



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SINALOA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR**  
**DOCTORADO EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS**



**HISTORIA DE VIDA DE *Bagre panamensis***  
**(SILURIFORMES: ARIIDAE) EN EL SURESTE DEL GOLFO**  
**DE CALIFORNIA**

**TESIS DE DOCTORADO:**

**QUE COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE**  
**DOCTOR EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS**  
**EN EL ÁREA DE APROVECHAMIENTO SUSTENTABLE DE**  
**RECURSOS PESQUEROS**

**PRESENTA:**

**JUAN ANTONIO MALDONADO COYAC**

**DIRECTORES:**

**DR. JORGE SAÚL RAMÍREZ PÉREZ**

**DRA. REBECA SÁNCHEZ CÁRDENAS**

**(UAS-FACIMAR)**

**MAZATLÁN, SINALOA, MÉXICO, FEBRERO DE 2022.**



Dirección General de Bibliotecas  
Ciudad Universitaria  
Av. de las Américas y Blvd. Universitarios  
C. P. 80010 Culiacán, Sinaloa, México.  
Tel. (667) 713 78 32 y 712 50 57  
dgbuas@uas.edu.mx

## UAS-Dirección General de Bibliotecas

### Repositorio Institucional Buelna

#### Restricciones de uso

Todo el material contenido en la presente tesis está protegido por la Ley Federal de Derechos de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

Queda prohibido la reproducción parcial o total de esta tesis. El uso de imágenes, tablas, gráficas, texto y demás material que sea objeto de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente correctamente mencionando al o los autores del presente estudio empírico. Cualquier uso distinto, como el lucro, reproducción, edición o modificación sin autorización expresa de quienes gozan de la propiedad intelectual, será perseguido y sancionado por el Instituto Nacional de Derechos de Autor.

Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial  
Compartir Igual, 4.0 Internacional



## Resumen

El Chihuil marino, *Bagre panamensis*, ha sido capturado en la pesca artesanal del sureste del Golfo de California durante más de tres décadas, y aunque contribuye a la producción pesquera de México, falta información sobre su biología, pesquería y medidas que aseguren un uso sostenible de este recurso. En este sentido, se describe la historia de vida de *B. panamensis* a partir del análisis de tallas, pesos, composición sexual, aspectos reproductivos, condición energética, edad, crecimiento individual a través de un enfoque multi-modelo (MCVB, Gompertz, Logístico, Schnute y Richards), longevidad ( $A_{0.95}$ ), tasas de mortalidad total (Z), natural (M), por pesca (F) y explotación (E). Se recolectaron 435 organismos de septiembre de 2014 a noviembre de 2015. La población de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California está compuesta por hembras de mayor talla y peso que los machos, pero con igual composición sexual (1.1H:1M). El índice gonadosomático (IGS) indicó que *B. panamensis* tiene un ciclo reproductivo anual con una época reproductiva de abril a julio, época en la cual disminuye la alimentación según el índice de ingesta y de acuerdo con el factor de condición alométrico, su condición energética disminuye. La macroestructura de los otolitos mostró que los *lapilli* crecen más que los *sagittae* y *asterisci*; asimismo, en la microestructura del lapillus se encontraron depósitos de cristales de aragonita que se desarrollan de forma ortorrómbica y se depositan con menor frecuencia durante la época reproductiva, demostrando así que el crecimiento de *B. panamensis* se desacelera durante ese periodo. El seccionado y tinción de otolitos *lapilli* permitió determinar por primera vez una edad máxima de 14 años en hembras y 15 años en machos de *B. panamensis*, no obstante, no hubo diferencias significativas en la estructura de edades por sexo. El modelo de Gompertz describió mejor el crecimiento de los sexos combinados y de las hembras, mientras que el MCVB describió mejor el crecimiento de los machos. Hubo dimorfismo sexual en el crecimiento individual; las tasas de crecimiento de los machos ( $k$ ) fueron mayores que las de las hembras, pero la longitud asintótica ( $LT_{\infty}$ ) de los machos fue menor que la de las hembras, lo que estuvo relacionado con la estrategia reproductiva de incubación bucal. El  $A_{0.95}$  estimado fue de 11.45 años, y los estimados de mortalidad fueron: Z= 0.61, M= 0.43, F= 0.18 y E= 0.30. Estos resultados indican que este recurso aún no está sobreexplotado en el sureste del Golfo de California. Sin embargo, sugerimos monitorear *B. panamensis* y otras especies de bagres marinos mexicanos, debido a que la disminución en la captura de especies con mayor valor comercial por efectos ambientales o sobrepesca ha llevado a las pesquerías artesanales a enfocarse más en los bagres marinos, ya que están presentes todo el año.

**Palabras clave:** pesquería ribereña, bagre marino, crecimiento individual, incubación bucal, tasa de explotación.

## Abstract

The Chihuil sea catfish, *Bagre panamensis*, has been captured in the artisanal fishery of the southeastern Gulf of California for over three decades, and although it contributes to the fisheries production of Mexico, there is a lack of information on its biology, fishery and in measures that would ensure a sustainable use of this resource. In this sense, the life-history of *B. panamensis* is described from the analysis of sizes, weights, sexual composition, reproductive aspects, energy condition, age, individual growth through a multi-model approach (MCVB, Gompertz, Logistic, Schnute and Richards), longevity ( $A_{0.95}$ ), total (Z), natural (M), and fishing (F) mortality rates and exploitation rate (E). A total of 435 organisms were collected from September 2014 to November 2015. The population of *B. panamensis* in the southeastern Gulf of California consists of females of greater size and weight than males, but with the same sexual composition (1.1H:1M). The gonadosomatic index (IGS) indicated that *B. panamensis* has an annual reproductive cycle with a reproductive season from April to July, time in which feeding decreases according to the intake index and according to the allometric condition factor, its energy condition decreases. The otoliths macrostructure showed that the *lapilli* grow more than the *sagittae* and *asterisci*; likewise, deposits of aragonite crystals were found in the lapillus microstructure that develop orthorhombically and are deposited less frequently during the reproductive season, thus demonstrating that the growth of *B. panamensis* slows down during that period. The sectioning and staining of *lapilli* otoliths made it possible to determine for the first time a maximum age of 14 years in females and 15 years in males of *B. panamensis*, however, there were no significant differences between ages by sex. The Gompertz model better described the growth of the combined sexes and females, while the VBGM better described the growth of males. There was sexual dimorphism in individual growth; growth rates of males ( $k$ ) were higher than those of females, but the asymptotic length ( $TL_{\infty}$ ) of males was lower than that of females, which was related to the reproductive strategy of mouthbrooding. The estimated  $A_{0.95}$  was 11.45 years, and the mortality estimates were:  $Z= 0.61$ ,  $M= 0.43$ ,  $F= 0.18$  and  $E= 0.30$ . These results indicate that this resource is not yet overexploited in the southeastern Gulf of California. However, we suggest monitoring *B. panamensis* and other species of Mexican sea catfish, because the decrease in the capture of species with greater commercial value due to environmental effects or overfishing has led artisanal fisheries to focus more on sea catfish, since who are present all year-round.

**Keywords:** artisanal fishery, sea catfish, buccal incubator, individual growth, sexual dimorphism, exploitation rate.

## **DEDICATORIA**

*A mi esposa Sonia Elizabeth por apoyarme incondicionalmente y  
darme la dicha ser padre.*

*A mi hijo Damián por ser el motor que me impulsa a seguir adelante.*

*A mis padres, Margarita y Sotero por motivarme a superarme y ser una  
mejor persona cada día.*

*A mis hermanas, Lupita y Miriam y a mis sobrinos Ulises, Maricela y  
Matías.*

*En memoria*

*Dr. Deivis Samuel Palacios Salgado †*

*(1979-2017)*

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad Autónoma de Sinaloa por brindarme sus instalaciones en todo momento y permitirme formarme académicamente.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de manutención otorgada (CVU: 634578) para mi desempeño en el programa de Doctorado en Ciencias en Recursos Acuáticos de la Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa y lograr la obtención del grado.

A los pescadores ribereños de Mazatlán, en especial a los pescadores de la Isla de La Piedra por permitirnos recolectar muestras de bagres de los desembarques.

A mis directores de tesis, el Dr. Jorge Saúl Ramírez Pérez y la Dra. Rebeca Sánchez Cárdenas por guiarme y formarme académicamente, sobre todo por sembrar en mí esas ganas de construir nuevos conocimientos, sin olvidar su amistad incondicional.

Al Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera (CRIAP) del Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura (INAPESCA) con sede en Guaymas, Sonora. En específico a la Dra. Dana Isela Arizmendi Rodríguez encargada del proyecto Merluza por permitirme realizar una estancia de investigación en su laboratorio.

A los revisores de tesis, Dra. Dana Isela Arizmendi Rodríguez, Dr. Luis Antonio Salcido Guevara y Dr. Guillermo Rodríguez Domínguez, por sus recomendaciones que fueron de gran importancia para el desarrollo y culminación de este trabajo.

Al mi amigo, el Dr. Marcelino Ruiz Domínguez por compartir sus conocimientos a través de asesorías.

A la Lic. Nerika Azucena Benítez Pardo, secretaria del posgrado, por siempre estar disponible para aclarar cualquier duda y agilizar cada trámite.

Al Laboratorio de Ecología de Pesquerías (LEP), a la Dra. María Candelaria (Maestra Mirna), a la Dra. Rebeca y al Dr. Luis, encargados del LEP, agradezco su amistad.

A mis compañeros y amigos del LEP, Jennifer, Diana Laura, María de los Ángeles, María Isabel, Josué, Ignacio y Eduardo.

A mi suegra Janeth, a la abuela Refugio y a Rubí.

A mis amigos y compadres María, Mike y su bendición Ander; a doña Lucí y don Ángel por su amistad y permitirme junto con mi esposa e hijo ser parte de su familia.

Al Dr. Jorge Saúl y su esposa María Isabel por su amistad.

## Tabla de contenido

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	iv
<b>LISTA DE TABLAS</b> .....	vii
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>II. ANTECEDENTES</b> .....	5
2.1 Estructura de tallas .....	5
2.2 Aspectos reproductivos.....	5
2.2.1 Ciclo y época reproductiva.....	5
2.2.2 Fecundidad .....	7
2.2.3 Incubación bucal .....	7
2.2 Edad y crecimiento .....	10
2.3 Tallas y edades de madurez sexual.....	15
2.3 Dimorfismo sexual .....	16
2.4 Composición sexual.....	17
2.5 Obtención y almacenamiento de energía.....	19
2.6 Tasas de mortalidad y explotación.....	20
2.7 Estrategias de historia de vida .....	21
<b>III. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA</b> .....	24
<b>IV. HIPÓTESIS</b> .....	24
<b>V. OBJETIVOS</b> .....	25
5.1 OBJETIVO GENERAL .....	25
5.2 OBJETIVOS PARTICULARES .....	25
<b>VI. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	26
6.1 Muestreo.....	26
6.2 Estructura de tallas y pesos .....	28
6.3 Composición sexual.....	28
6.4 Época reproductiva y estado de condición energético .....	29
6.4.1 Índice gonadosomático .....	29
6.4.2 Índice de ingesta.....	29
6.4.3 Índice hepatosomático .....	30
6.4.4 Factor de condición alométrico .....	30
6.5 Descripción macroscópica y microscópica de los otolitos .....	31
6.6 Determinación de la edad .....	32

6.6.1 Seccionado y tinción de otolitos .....	32
6.6.2 Precisión de la estimación de la edad .....	33
6.6.3 Periodicidad y patrón de formación de anillos de crecimiento ..	34
6.6.4 Estructura de edades .....	34
6.6.4 Relación entre las medidas del otolito, longitud total y edad del pez .....	35
6.7 Crecimiento individual (enfoque multimodelo).....	35
6.7.1 Estimación de parámetros .....	35
6.7.2 Longevidad .....	38
6.7.3 Intervalos de confianza .....	38
6.7.4 Selección del mejor modelo de crecimiento .....	39
6.7.5 Modelo de crecimiento promedio .....	39
6.7.6 Comparación del crecimiento entre sexos .....	40
6.8 Tasas de mortalidad y explotación .....	41
6.8.1 Mortalidad total .....	41
6.8.2 Mortalidad natural .....	41
6.8.3 Tasa de explotación .....	42
<b>VII. RESULTADOS</b> .....	<b>43</b>
7.1 Estructura de tallas y pesos .....	43
7.2 Composición sexual.....	44
7.2 Época reproductiva y estado de condición energético .....	45
7.2.1 Índice gonadosomático .....	45
7.2.2 Índice de ingesta.....	46
7.2.3 Índice hepatosomático .....	47
7.2.4 Factor de condición alométrico .....	48
7.3 Descripción macroscópica y microscópica de los otolitos .....	50
7.4 Determinación de la edad .....	52
7.4.1 Periodicidad y patrón de formación de anillos de crecimiento ..	52
7.4.2 Particularidades de los anillos de crecimiento.....	54
7.4.3 Estructura de edades .....	56
7.4.4 Relación medidas del otolito, longitud total y edad del pez .....	57
7.5 Descripción del crecimiento individual .....	58
7.5.1 Longevidad .....	60
7.5.2 Intervalos de confianza .....	60

7.5.3 Modelo de crecimiento promedio .....	62
7.5.4 Comparación del crecimiento entre sexos y razón crecimiento a la edad.....	63
7.6 Tasas de mortalidad y explotación.....	64
<b>VIII.DISCUSIÓN</b> .....	66
8.1 Estructura de tallas y pesos .....	66
8.2 Composición sexual.....	66
8.3 Época reproductiva y estado de condición energético .....	67
8.4 Descripción macroscópica y microscópica de los otolitos .....	69
8.5 Determinación de la edad .....	70
8.5.1 Periodicidad y patrón de formación de anillos de crecimiento ..	70
8.5.2 Particularidades de los anillos de crecimiento.....	71
8.5.3 Estructura de edades.....	72
8.5.4 Relación entre las medidas del otolito, longitud total y edad del pez .....	74
8.6 Crecimiento individual.....	74
8.6.1 Descripción del crecimiento individual y selección del modelo más adecuado.....	74
8.6.2 Longevidad .....	77
8.6.3 Comparación del crecimiento entre sexos .....	77
8.7 Mortalidad y nivel de explotación .....	79
<b>IX. CONCLUSIONES</b> .....	81
<b>X. RECOMENDACIONES</b> .....	83
<b>XI. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	84

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Zona de pesca de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California. .... 27
- Figura 2.** Vista ventral del cráneo que muestra la ubicación de los otolitos *lapilli* (óvalos rojos), *sagittae* y *asterisci* (óvalo amarillo) de *B. panamensis*, dentro de la cavidad auditiva que se localiza en la posición anterior del pez. .... 32
- Figura 3.** Medidas del diámetro (DO) y radio (RO) de otolitos *lapilli* de *B. panamensis*. .... 35
- Figura 4.** Distribución de la frecuencia de tallas de machos (n=221) y hembras (n=235) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. .... 43
- Figura 5.** Distribución de la frecuencia del peso total de machos (n=221) y hembras (n=235) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. .... 44
- Figura 6.** Variación del índice gonadosomático (IGS) de machos (n= 211) y hembras (n= 224) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar. .... 46
- Figura 7.** Variación del índice de ingesta (II) de machos (n=101) y hembras (n=113) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar. .... 47
- Figura 8.** Variación del índice hepatosomático de machos (n=211) y hembras (n=224) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar. .... 48
- Figura 9.** Variación mensual del factor de condición ( $K_A$ ) de machos (n= 211) y hembras (n= 224) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar. .... 49
- Figura 10.** Otolitos de *B. panamensis* con enumeración de sus características morfológicas. Orientación de los otolitos en el pez: dorsal (D), ventral (V), anterior (A) y posterior (P). Los puntos rojos en el *lapillus* indican de extremo a extremo el diámetro del otolito. .... 51
- Figura 11.** Micrografías electrónicas de barrido de otolitos *lapilli* de *B. panamensis*. a y b) Bandas oscuras (flechas) y blanquecinas en la cara

cortada del otolito. c y d) Estrías del núcleo (cr) que indican el crecimiento radial (flechas punteadas) de los cristales de aragonito (flechas con línea continua). e y f) Los cristales de aragonito agrupados a lo largo (flechas y marcas de puntos). g y h) Vista de cristales de aragonito que revela la forma prismática variable (flechas). ..... 52

**Figura 12.** Sección transversal del otolito *lapillus* de *B. panamensis* teñido con rojo neutro, observado bajo luz reflejada. Orientación del otolito en el pez: dorsal (D), ventral (V), proximal (Pr) y distal (Di). Estructuras: núcleo (N), banda color rojo claro (RC), banda color rojo intenso (RI). Los puntos verdes indican los anillos de crecimiento..... 53

**Figura 13.** Frecuencias mensuales de bandas rojo claro (RC) y rojo intenso (RI) en el borde de los otolitos *lapilli* y promedio mensual del índice gonadosomático (IGS) de machos y hembras de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Error estándar (barras). ..... 54

**Figura 14.** Secciones transversales del otolito *lapillus* de *B. panamensis* con diferentes tipos de anillos de crecimiento (a). Frecuencia relativa de los diferentes tipos de anillos de crecimiento (simple, doble y triple) con respecto al número total de anillos de crecimiento en los otolitos *lapilli* (b). ..... 55

**Figura 15.** Secciones transversales del otolito *lapillus* de *B. panamensis* con alteración del ancho de una banda de rojo claro (RC) (flechas amarillas). ..... 56

**Figura 16.** Estructura de edades de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. .... 57

**Figura 17.** Relación entre el diámetro (DO) y radio (RO) del lapillus contra la LT y la Edad (n= 360) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. .... 58

**Figura 18.** Perfiles de verosimilitud de los parámetros del modelo más adecuado en la descripción del crecimiento para cada set de datos de *B. panamensis* (A= sexos combinados, B= hembras y C= machos). ..... 61

**Figura 19.** Contornos de verosimilitud para los parámetros  $LT_{\infty}$  y k que representan los intervalos de confianza conjuntos en cada set de datos y modelo de crecimiento más adecuado de *B. panamensis*. ..... 61

**Figura 20.** Curvas que describen el crecimiento individual de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California. Cada círculo representa un dato edad-talla y la línea representa la curva descrita por el modelo más adecuado por set de datos incluyendo el parámetro ( $LT_{\infty}$ ) correspondiente en cada caso (a= Sexos combinados, b= Hembras y c= Machos). ..... 62

**Figura 21.** Curvas de crecimiento por sexo descritas por el MCVB para *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. .... 63

<b>Figura 22.</b> Razón de cambio en talla a la edad por sexo para <i>B. panamensis</i> . .....	64
<b>Figura 23.</b> Estimación de la tasa de mortalidad total de <i>B. panamensis</i> mediante el ajuste de la curva de captura a los datos edad-abundancia plenamente reclutados. ....	64

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla I.</b> Algunos estudios de edad realizados con otolitos <i>lapilli</i> de bagres marinos de la familia Ariidae. No especificado (NS).....	12
<b>Tabla II.</b> Parámetros de crecimiento estimados para 18 especies de bagres Ariidae de diferentes partes del mundo.....	14
<b>Tabla III.</b> Tasas de mortalidad total (Z), natural (M), por pesca (F) y explotación (E) de varias especies de bagres marinos de diferentes regiones del mundo. ....	21
<b>Tabla IV.</b> Ecuaciones utilizadas para la estimación de la tasa instantánea de mortalidad natural en <i>B. panamensis</i> .....	42
<b>Tabla V.</b> Composición sexual mensual y total para <i>B. panamensis</i> del sureste del Golfo de California.....	45
<b>Tabla VII.</b> Características morfológicas de los otolitos de <i>B. panamensis</i> , señaladas en la figura 10.....	50
<b>Tabla VII.</b> Correlación del tipo de borde (RC y RI) con el índice gonadosomático (IGS) de machos (M) y hembras (H) de <i>B. panamensis</i> del sureste del Golfo de California.....	54
<b>Tabla VIII.</b> Parámetros de crecimiento individual estimados a partir del conjunto de datos talla-edad para sexos combinados, hembras y machos de <i>B. panamensis</i> del sureste del Golfo de California.....	59
<b>Tabla IX.</b> Valores de AIC, $\Delta_i$ , $w_i$ , $LT_\infty$ y la $LT_\infty$ promedio obtenidos de los modelos ajustados con los datos de longitud a la edad del total de datos y por sexo, para <i>B. panamensis</i> del sureste del Golfo de California. ..	60
<b>Tabla X.</b> Estimado de mortalidad natural (M) por ecuación utilizada para <i>B. panamensis</i> del sureste del Golfo de California.....	65

## I. INTRODUCCIÓN

Los bagres Siluriformes son uno de los grupos de peces más diversos en el ambiente acuático, dado que este orden cuenta con un total de 39 familias que incluyen al menos 3972 especies validadas taxonómicamente (Fricke *et al.*, 2020). De las cuales, solo dos familias (Ariidae y Plotosidae) han logrado colonizar con éxito el ambiente marino y estuarino (Kailola y Bussing, 1995; Betancur-R. *et al.*, 2007; Nelson *et al.*, 2016), siendo Ariidae la más diversa, con 155 especies clasificadas en 58 géneros (Fricke *et al.*, 2020).

Once de las 25 especies de bagres marinos Ariidae que habitan en el Pacífico oriental tropical se localizan en el Pacífico mexicano (Allen y Robertson, 1994; Marceniuk y Betancur-R., 2008; Robertson y Allen, 2015; Marceniuk *et al.*, 2017). Entre ellas se encuentra el Chihuil Bandera *Bagre panamensis* (Gill, 1863), que se distribuye desde las costas sureñas de California en EE.UU., Baja California, Baja California Sur, Golfo de California, México, hasta las costas de Perú (Robertson y Allen, 2015; Froese y Pauly, 2018).

En el litoral del Pacífico mexicano y principalmente en el sureste del Golfo de California, las especies de bagres marinos se capturan incidentalmente con redes de arrastre por la pesquería industrial de camarón y de manera objetivo con redes enmalle y cimbra (palangres de fondo) por la pesquería ribereña (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1976; Saucedo-Barrón y Ramírez-Rodríguez, 1994; Amezcua *et al.*, 2006; Muro-Torres y Amezcua, 2011). Estas especies presentan gran aceptación y demanda en el mercado por la calidad de su carne, valor nutricional y la accesibilidad de su precio, lo que atrae la atención del consumidor (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1976; Álvarez-Almaraz, 2012; López *et al.*, 2018; Osuna-Ruiz *et al.*, 2019).

En México estas especies han sido objetivo de pesca de la flota ribereña desde hace más de tres décadas, reportando las capturas de este recurso multi específico bajo el nombre común de “bagre” o “Bandera”. De acuerdo con la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, los bagres marinos ocupan el lugar #26 en volumen de producción nacional y, los estados que reportan mayores

capturas en el litoral del Golfo de México y Mar Caribe son: Tabasco (4121 t) y Campeche (2033 t), mientras que, en el litoral del Océano Pacífico son: Sinaloa (1097 t), Nayarit (3066 t) y Guerrero (2166 t) (CONAPESCA, 2018). En otro caso particular, destaca la región sur de Sinaloa (puerto de Mazatlán), donde se capturaron cerca de 70 toneladas de bagres marinos (*Occidentarius platypogon* y *B. panamensis*), durante la temporada de pesca 2015 (Díaz-Valdés y Sánchez-Canizalez, 2015).

Así, de las diversas especies de bagres marinos capturadas en el Pacífico mexicano, *Bagre panamensis* (Gill, 1863) es la especie más representativa en la captura incidental de la pesquería industrial de camarón (Amezcuca *et al.*, 2006; Madrid-Vera *et al.*, 2007), mientras que para la pesquería ribereña (pequeña escala) representa un recurso objetivo cuando las capturas de otras especies de importancia comercial (*v. g.* tiburón, pargo, berrugata, sierra, baqueta) disminuyen, lo anterior debido a la presencia de *B. panamensis* durante todo el año, por tanto, representa una alternativa viable para el pescador y más aún, durante la época de agregación reproductiva (Amezcuca *et al.*, 2006; Muro-Torres y Amezcuca, 2011; Zavala-Leal *et al.*, 2019; Maldonado-Coyac *et al.*, 2019). Además de su importancia pesquera, *B. panamensis* y demás bagres de mar, son ecológicamente importantes, pues su función principal en el ambiente consiste en regular la densidad poblacional de peces pequeños e invertebrados, permitiendo así el flujo de nutrientes y energía en la red trófica (Gracia y Lozano, 1980; Mendoza-Carranza, 2003; Muro-Torres *et al.*, 2017; Pusey *et al.*, 2020).

No obstante la importancia del recurso, la pesquería solo está regulada mediante herramientas que otorgan derechos de uso (permiso de pesca comercial de escama) (DOF, 2012; 2018), aun cuando las características de historia de vida del recurso (baja fecundidad, huevos grandes, incubación bucal, crecimiento lento, madurez tardía y muy longevos) coinciden con niveles altos de vulnerabilidad (Rimmer y Merrick, 1983; Muro y Amezcuca, 2011; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013; Zavala-Leal *et al.*, 2019), que sugieren la necesidad de contar con un plan de manejo específico que garantice la sostenibilidad del recurso. Por último, pero no menos importante, la información

y normas de pesca oficiales para bagres marinos son escasas, en la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2012) (órgano oficial regulatorio de la pesca en México) se presenta solamente una ficha parcial de este recurso (bagres marinos), en la cual, solo se reporta el estado de la pesquería para el Golfo de México y Mar Caribe, misma que se reporta con una situación denominada “en deterioro”, así, dentro de la misma ficha se señala la imperante necesidad de generar conocimiento de índole biológico-pesquero que permitan conocer el estado del recurso en ambos litorales del país y, coadyuven en la publicación de una norma regulatoria o plan de manejo pesquero para el recurso (DOF, 2004; 2006; 2018).

La pesca es una actividad del sector productivo primario que requiere de generación de conocimiento para dar soporte a la administración del uso de los recursos pesqueros y como una política general, el propósito está dirigido a lograr que la actividad pesquera se realice sobre un marco de sustentabilidad (Arreguín-Sánchez y Arcos-Huitrón, 2011). Para lograr tal propósito, es importante obtener información relevante sobre la historia de vida de las especies (Wootton y Smith, 2015).

La teoría de historia de vida se refiere al patrón de eventos de supervivencia y reproducción durante la vida de un organismo (Petrik, 2019). Esta a su vez da a conocer la relación adaptativa entre los rasgos de historia de vida y los entornos físicos y sociales encontrados en el ambiente (Wootton y Smith, 2015). Los rasgos de historia de vida incluyen el tamaño máximo del cuerpo, longevidad, edad y talla de madurez sexual, fecundidad, tamaño de huevos y cuidado parental (Bruton, 1996; Campana y Thorrold, 2001; Wootton, 1990; Wootton y Smith, 2015; Petrik, 2019). Dicha teoría defiende que tales rasgos han sido moldeados por la selección natural para optimizar las compensaciones relacionadas con el crecimiento, la reproducción y la supervivencia (Petrik, 2019). Aunque las especies tienden a presentar diferentes historias de vida, todas se basan en el mismo principio evolutivo, que es el de maximizar la aptitud física para asignar energía a través de diferentes tasas de supervivencia, desarrollo y reproducción (Nettle y Frankehuis, 2019; Healy *et al*, 2019)

Conocer la historia de vida de las especies es de gran importancia para la ciencia pesquera, ya que esto nos ayuda a conocer cómo influye la pesca sobre los rasgos biológicos y con ello se pueden desarrollar medidas o estrategias regulatorias que permitan maximizar el uso de los recursos sin afectar su estabilidad en el ambiente. Bajo este argumento, en el presente trabajo se estudia la edad, el crecimiento individual, aspectos reproductivos, condición energética y la estructura del stock (estructura de tallas, pesos y edades, composición sexual, longevidad, tasas de mortalidad y explotación) de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California.

## II. ANTECEDENTES

La demanda comercial de bagres en México ha ido aumentando en los últimos años, esto radica en que los bagres marinos son una fuente importante de proteína barata que se encuentra siempre disponible para su consumo (Muro-Torres y Amezcua, 2011; Álvarez-Almaraz, 2012; Díaz-Valdés y Sánchez-Canizalez, 2015; CONAPESCA, 2017; López *et al.*, 2018; Osuna-Ruiz *et al.*, 2019). En el sureste del Golfo de California *B. panamensis* se considera un recurso objetivo cuando disminuye la abundancia de otras especies de mayor valor comercial, puesto que suele registrarse en las capturas durante todo el año (Muro-Torres y Amezcua, 2011; Díaz-Valdés y Sánchez-Canizalez, 2015; Zavala-Leal *et al.*, 2019).

### 2.1 Estructura de tallas

Las tallas más comunes reportadas para *B. panamensis* y *O. platypogon* en el sureste del Golfo de California, varían de 14.5 a 52.5 cm de LT y se ha reportado que las hembras grandes son más frecuentes que los machos (Muro-Torres, 2011; Anislado-Tolentino *et al.*, 2014; Denton-Castillo, 2016; Muro-Torres *et al.*, 2017). Para el bagre *Ariopsis guatemalensis*, se han registrado tallas de 6 a 27 cm de LT en la costa de Guerrero (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1976) y de 22.4 a 54 cm de LT en la costa de Oaxaca (Bautista-Romero *et al.*, 2012). Para la misma área se han reportado tallas de 18 a 26.5 de LT para *A. seemanni* (sinonimia con *A. gilberti*) y de 12 a 37.4 cm de LT para *Notarius troschellii* (Bautista-Romero *et al.*, 2012).

### 2.2 Aspectos reproductivos

#### 2.2.1 Ciclo y época reproductiva

La biología reproductiva juega un papel importante en la determinación de la productividad y, por lo tanto, de la capacidad de resistencia de la población a la explotación pesquera, perturbación causada por otras actividades humanas o el efecto ambiental (Morgan, 2008). La explicación de estos procesos a nivel celular es finalmente necesaria para determinar e interpretar correctamente el potencial de reproducción de una población (Jakobsen *et al.*, 2009). Una vez que

se genera dicha información, esta nos sirve para describir el ciclo y época reproductiva a partir de la frecuencia en las fases y estadios de desarrollo ovárico y testicular.

Entre los trabajos que describen la biología reproductiva de los bagres marinos en el mundo, se ha reportado que estos organismos presentan un ciclo reproductivo anual con un único desove por temporada, esta última tiende a variar entre especies de acuerdo al tiempo y el espacio donde se distribuyan (Burns y Ramírez, 1990; Tilney, 1990; Barbieri *et al.*, 1992; Mazzoni *et al.*, 2000; Gomes y Gerson-Araújo, 2004a; Mendoza-Carranza y Hernández-Franyutti, 2005; Muro-Torres y Amezcua, 2011; Amezcua y Muro-Torres, 2012; Caballero-Chávez, 2013; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013; Denton-Castillo, 2016; Zavala-Leal *et al.*, 2019).

En la costa sureste de Sudáfrica, el bagre *Galeichthys feliceps* presenta un periodo reproductivo que abarca de septiembre a diciembre, mientras que en *G. ater*, dicho periodo va de agosto a octubre (Tilney, 1990). Por otra parte, en Río de Janeiro, Brasil, el bagre *Aspistor luniscutis* muestra un periodo reproductivo de octubre a febrero, similar al de *G. genidens* (Gomes y Araújo, 2004), con un desarrollo sincrónico de las gónadas por lotes (Barbieri *et al.*, 1992; Mazzoni *et al.*, 2000; Gomes y Gerson-Araújo, 2004a).

En el noroeste del Brasil, el *B. marinus* se reproduce de marzo a mayo (Pinheiro *et al.*, 2012), mientras que en el Golfo de México su periodo reproductivo abarca de abril a octubre (Caballero-Chávez, 2013). En el Océano Pacífico, el bagre azul *A. guatemalensis* de la Laguna de Olomega de El Salvador, presenta un periodo reproductivo de abril a agosto (Burns y Ramírez, 1990). Para el bagre *O. platypogon* se ha reportado un periodo reproductivo de mayo a agosto (Amezcua y Muro-Torres, 2012) y de mayo a julio (Denton-Castillo, 2006) en el sureste del Golfo de California; para la misma zona de estudio, *B. panamensis* presenta un periodo reproductivo de mayo a agosto (Muro-Torres y Amezcua, 2011; Zavala-Leal *et al.*, 2019).

### **2.2.2 Fecundidad**

La mayoría de los trabajos sobre los aspectos reproductivos en bagres marinos destacan que estos organismos producen de 14 a 184 huevos de gran tamaño (10-20.5 mm de diámetro), los cuales llega a pesar más de tres gramos (Rimmer y Merrick, 1983; Tilney 1990; Barbieri *et al.*, 1992; Mazzoni *et al.*, 2000; Acero, 2004; Gomes y Gerson-Araújo, 2004a; Mendoza-Carranza y Hernández-Franyutti, 2005; Muro-Torres y Amezcua, 2011; Amezcua y Muro-Torres, 2012). También se ha descrito que el número y tamaño de los huevos varía en función de la talla de la hembra y del macho, en particular del tamaño de la boca del macho incubador (Rimmer y Merrick 1983; Tilney, 1990; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013). En la región sureste del Golfo de California se ha estimado una fecundidad de 37 ovocitos para *O. platypogon* (Muro-Torres y Amezcua, 2011) y 36 para *B. panamensis* (Amezcua y Muro-Torres, 2012); asimismo, han encontrado bagres machos realizando incubación oral de huevos y embriones a partir de julio (Muro-Torres y Amezcua, 2011; Amezcua y Muro-Torres, 2012).

### **2.2.3 Incubación bucal**

Las más de 60,000 especies de peces vivientes (Nelson *et al.*, 2016) presentan una gran diversidad de “estilos” o “modos” reproductivos, presentes en más de 32 gremios reproductivos que se caracterizan y diferencian por una variedad de sistemas de género, estructura social, dinámicas de desove, modos de fertilización, sistemas de apareamiento, características sexuales secundarias, zonas de preferencia reproductiva hasta el cuidado de huevos y crías por parte de los padres (Balon 1975, 1990, Bruton, 1996, Ishimatsu *et al.* 2018). Los modos reproductivos de los peces se agrupan en tres tipos, de acuerdo a criterios etológicos y son denominados como “no protectores, protectores y portadores” (Balon 1975, 1990) y los bagres presentan estilos reproductivos de los tres tipos.

El estilo de los no protectores se caracteriza por la ausencia de un comportamiento de protección o cuidado de las crías por parte de los padres, es decir, no presentan cuidado parental (Balon, 1990; Bruton, 1996). Mientras que los protectores se distinguen por proteger a sus crías de los depredadores y al

mismo tiempo mantenerlas oxigenadas, para lo cual seleccionan sustratos adecuados (v. g. algas, rocas, etc.) o construyen nidos (Balon, 1990; Bruton, 1996). Por su parte, los portadores mantienen a sus crías en su cuerpo mientras se desarrollan, ya sea adheridos a la piel, en una bolsa o marsupio, o en un útero (Bruton, 1996; Balon, 1990). Entre los portadores se encuentran los estilos reproductivos más especializados en el cuidado de las crías (Balon, 1975; Sato, 1986, 1990; Bruton, 1996; Helfman *et al.*, 2009; Cohen, 2015).

Sin lugar a dudas, uno de los estilos reproductivos que más fascina al estudio del comportamiento reproductivo dentro del grupo de los bagres, es la incubación de huevos y crías en la cavidad bucal (incubación oral). La incubación bucal de los bagres puede ser realizada solo por el padre (cuidado parental) como se ha reportado en los bagres marinos de la familia Ariidae o por ambos padres (cuidado biparental) como ocurre en los bagres de agua dulce de la familia Claroteidae (Sato 1986, Bruton 1996, Helfman *et al.* 2009, Cohen 2015). Además, existe una forma parasitaria de incubación bucal que es poco común en los bagres, pero que se ha reportado en la especie *Synodontis multipunctatus*, conocida como bagre “cukoo” (Blažek *et al.*, 2018; Cohen *et al.*, 2018), esta especie aprovecha el momento en el que las tilapias del género *Ophthalmotilapia* y *Cyphotilapia* desovan sus ovocitos para ser fertilizados y es allí donde al mismo tiempo, el bagre cukoo realiza el desove y revuelve sus huevos con los de tilapia para que sean incubados en boca de las tilapias hembra y una vez eclosionados, las crías de bagre se alimenten de los huevos de tilapia y sean protegidos hasta estar listos para la vida libre (Sato, 1986; Bruton, 1996; Helfman *et al.*, 2009; Cohen, 2015).

Si bien, se ha demostrado que la incubación bucal aumenta la supervivencia de los bagres, estos llegan a ser altamente vulnerables ante la pesca, puesto que son capturados cuando se encuentran reproduciéndose y, por lo tanto, realizando el proceso de incubación, lo que a largo plazo podría ocasionar un descenso en sus poblaciones (De la Rosa-Martínez, 1981; Rimmer y Merrick, 1983; Rimmer, 1985; Tilney 1990; Gomes y Gerson-Araújo, 2004a; Mendoza-Carranza *et al.*, 2012; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013).

En primer lugar, porque habría una alta mortalidad de crías por la extracción de los padres incubadores y, en segundo lugar, porque existe el peligro de que al explotar de manera indiscriminada a uno u otro sexo, ocurra un desequilibrio en la proporción de sexos que, a su vez, afectaría la dinámica de la población (De la Rosa-Martínez, 1981; Tilney, 1990).

Algunos autores han resaltado la importancia que tienen los bagres marinos macho (Rimmer y Merrick, 1983; Rimmer, 1985; Tilney, 1990; Gomes y Gerson-Araújo, 2004a; Mendoza-Carranza *et al.*, 2012; Segura-Berttolini y Mendoza-Carranza, 2013), o bagres de agua dulce de ambos sexos (Ochi *et al.* 2000, 2001), durante el proceso de incubación de acuerdo al papel que desempeñan. Puesto que, la mayoría de los estudios relacionados con la biología reproductiva de los peces y los esquemas de manejo que proponen, dan mayor importancia a la susceptibilidad reproductiva de las hembras cuando son capturadas por la pesquería (Trippel, 2003; Segura-Berttolini y Mendoza-Carranza, 2013), no obstante, podemos darnos cuenta que no sólo las hembras son fundamentales para asegurar el éxito de la supervivencia de la especie, sino también los machos.

Durante la época de reproducción e incubación de huevos y crías los bagres marinos dejan de alimentarse y llega a ser un proceso crítico, en primer lugar, porque los machos mantienen los huevos y crías dentro de la boca por un tiempo prolongado ( $\geq$  dos meses) y, por otro lado, durante la maduración las hembras presentan cavidades abdominales ocupadas por el ovario lleno de huevos muy grandes ( $\geq$  15 mm), lo que conlleva a una disminución en la condición energética (Rimmer y Merrick, 1982; Reis, 1986b). Por lo anterior, dichas características biológicas relacionadas con el proceso reproductivo, en específico el de incubación de huevos y crías fueron tomadas en cuenta en este trabajo, puesto que Muro-Torres y Amezcua (2011) han reportado dicha estrategia reproductiva en *B. panamensis*, además de que es de gran relevancia para la evaluación pesquera del recurso en el sureste del Golfo de California.

## 2.2 Edad y crecimiento

Los otolitos son estructuras utilizadas para el equilibrio o la audición en todos los peces teleósteos (Campana, 1999). Están compuestos de material inorgánico (>90% de carbonato de calcio; Campana, 1999) y  $\leq 10\%$  de material orgánico (glucoproteínas, proteoglicanos y colágenos; Lundberg *et al.*, 2015), que crece a lo largo de la vida de un pez (Schulz-Mirbach *et al.*, 2018). Los peces tienen tres pares diferentes de otolitos (*sagitta*, *lapillus* y *asteriscus*) que pueden desarrollarse mediante cualquier combinación de las tres formas más comunes (calcita, aragonita y valerita) en las que cristaliza el carbonato de calcio (Gauldie, 1993; Oliveira *et al.*, 1996; Pracheil *et al.*, 2019; Thomas y Swearer, 2019). Estos pueden estar ubicados en cámaras membranosas (sáculo, utrículo y lagena) conectadas por canales semicirculares en el oído interno de los peces (Campana, 1999; Schulz-Mirbach *et al.*, 2018). En la mayoría de las especies de peces, el otolito de *sagitta* es el más grande y se usa con mayor frecuencia para estimar la edad (Panfili *et al.*, 2001). Sin embargo, en el superorden Ostariophysi, incluidos los bagres marinos (Siluriformes: Ariidae), los otolitos *lapilli* tienden a ser más grandes y robustos (Assis, 2005; Diogo, 2005) y son las estructuras más adecuadas para los estudios de edad de los peces (Maciel *et al.*, 2018), mediante el método de corte, pulido y definición de la periodicidad de la deposición de material (Reis, 1986; Cheraghi Shevi *et al.*, 2015; Maciel *et al.*, 2018; Flinn *et al.*, 2019; Tabla I).

El conocimiento de la edad de los peces es necesario para estimar la tasa de crecimiento, la tasa de mortalidad y la productividad (Cailliet *et al.*, 2001; Campana, 2001; Piddocke *et al.*, 2015); que han sido particularmente importantes para la estimación y el seguimiento del rendimiento de la biomasa en la pesca y la acuicultura con fines de gestión sostenible. Dentro del conjunto de especies de bagres que se capturan actualmente por pesquerías artesanales mexicanas (DOF, 2012, 2018), *B. panamensis* ha sido una de las especies más explotadas (Arreguín-Sánchez y Arcos-Huitrón, 2011) y en la actualidad existe un creciente interés por su conservación y uso responsable en la pesca y la acuicultura (Maldonado-Coyac *et al.*, 2018), pero su manejo aún es incipiente.

En estudios anteriores, la edad de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California se ha definido contando los anillos de crecimiento en otolitos *lapilli* enteros sin aplicar algún tratamiento (Tabla I). La definición de edad a partir de otolitos completos podría ser fácil y precisa en individuos jóvenes (Khan *et al.*, 2016), pero en especímenes más viejos, no es posible visualizar todos los anillos de crecimiento (*i. e.* >10 años; VanderKooy *et al.*, 2009), ya que los anillos se superponen más cerca del borde del otolito y generalmente la edad podría estar subestimada (Panfili *et al.*, 2002; Easey y Millner, 2008; Volpedo y Vaz-Dos-Santos, 2015; Khan *et al.*, 2016); y por tanto, existe un mayor error de interpretación (Campana, 2001). Mientras que en los individuos más jóvenes podría ser difícil identificar el primer anillo de crecimiento anual (*v. g.* *Brachyplatystoma rousseauxii*, Castelnau 1855), debido a la presencia de anillos falsos (Hauser *et al.*, 2018).

Desafortunadamente, el proceso de estimación de la edad de los peces basado en cualquier estructura ósea incorpora un error debido a la subjetividad que se origina con la preparación e interpretación de las características periódicas en las estructuras calcificadas, e incluso en la misma estructura que el otolito, los resultados en las estimaciones de edad pueden diferir entre investigadores (Campana, 2001). En la pesca, esto es particularmente preocupante debido a que un error de envejecimiento puede contribuir a la sobreexplotación de una población o especie, a menudo debido a una subestimación de la edad (en lugar de una sobreestimación) que resulta en estimaciones demasiado optimistas de la tasa de crecimiento y mortalidad (revisión de Campana, 2001). Entre los bagres de la familia Ariidae e incluso en los géneros *Bagre*, existe una alta variación en la estimación de la edad, con edades máximas de 3.5 a 36 años, e incluso diferentes estudios han obtenido edades máximas que difieren en más del 50% en la misma especie, es decir, en *B. marinus*, se han definido las edades máximas de 10, 24 y 25 años, considerando tallas máximas muy cerradas (55.7 cm de LT, 57.7 cm de longitud furcal y 55 cm de longitud total, respectivamente) (Tabla 1).

**Tabla I.** Algunos estudios de edad realizados con otolitos *lapilli* de bagres marinos de la familia Ariidae. No especificado (NS).

Especies y método de edad	Sexo	Máxima		País	Referencias
		Edad	Talla		
<b>Otolito y opérculo entero</b>					
<i>Plicofollis tenuispinis</i> (Day, 1877)	Ambos	3.5	41.0 cm LT	India	Dan (1980).
<b>Otolito entero</b>					
<i>Bagre bagre</i> (Linnaeus, 1766)	Ambos	6	42.0 cm LT	Brasil	Costa & Juras (1981, 1982).
<i>Ariopsis guatemalensis</i> (Günther, 1864)	Ambos	6	43.4 cm LF	México	Warburton (1978)
<i>Occidentarius platypogon</i> (Günther, 1864)	Ambos	8	52.5 cm LT	México	Muro-Torres (2011)
<i>Bagre panamensis</i>	Ambos	8	50.5 cm LT	México	Muro-Torres (2011)
<b>Otolito seccionado</b>					
<i>Netuma thalassina</i> (Rüppell, 1837)	Ambos	11	NS	India	Dmitrenko (1975).
<i>Netuma thalassina</i>	Ambos	19	NS	Kuwait	Bawazeer (1987).
<i>Plicofollis dussumieri</i> (Valenciennes, 1840)	Ambos	12	76.7 cm LF	Irán	Cheraghi Shevi <i>et al.</i> (2015).
<i>Galeichthys feliceps</i> (Valenciennes, 1840)	Macho	16	37.9 cm LF	Sudáfrica	Tilney (1990).
<i>Galeichthys feliceps</i>	Hembra	18	37.9 cm LF	Sudáfrica	Tilney (1990).
<i>Galeichthys ater</i> (Castelnau, 1861)	Macho	15	31.9 cm LF	Sudáfrica	Tilney (1990).
<i>Galeichthys ater</i>	Hembra	15	31.9 cm LF	Sudáfrica	Tilney (1990).
<i>Genidens barbatus</i> (Lacepède, 1803)	Hembra	36	98.0 cm LT	Brasil	Reis (1986b).
<i>Genidens genidens</i> (Cuvier, 1829)	Macho	11.5	38.0 cm LT	Brasil	Maciel <i>et al.</i> (2018).
<i>Genidens genidens</i>	Hembra	11.5	47.0 cm LT	Brasil	Maciel <i>et al.</i> (2018).
<i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus, 1766)	Macho	20	34 cm LT	EE.UU.	Armstrong <i>et al.</i> (1996).
<i>Ariopsis felis</i>	Hembra	23	43.9 cm LF	EE.UU.	Armstrong <i>et al.</i> (1996).
<i>Ariopsis felis</i>	Ambos	24	49.2 cm LT	EE.UU.	Flinn <i>et al.</i> (2019).
<i>Bagre marinus</i> (Mitchill, 1815)	Macho	18	49.5 cm LF	EE.UU.	Armstrong <i>et al.</i> (1996).
<i>Bagre marinus</i>	Hembra	24	57.7 cm LF	EE.UU.	Armstrong <i>et al.</i> (1996).
<i>Bagre marinus</i>	Ambos	10	55.7 cm LT	EE.UU.	Flinn <i>et al.</i> (2019).
<i>Bagre marinus</i>	Macho	14	50.0 cm LT	EE.UU.	Miguez (2019).
<i>Bagre marinus</i>	Hembra	25	55.0 cm LT	EE.UU.	Miguez (2019).

En este contexto, no siempre es apropiado utilizar un método único para estimar la edad (Beamish y Mcfarlane, 1983; Maciel *et al.*, 2018), y se recomienda volver a estimar la edad utilizando métodos mejorados o mejores. Los métodos de tinción de corte transversal y rojo neutro se han utilizado ampliamente para mejorar el contraste de los anillos de crecimiento y estimar la edad en los otolitos *sagittae* de varias especies de peces marinos (Richter y Mcdermott, 1990; Arneri *et al.*, 1998, 2001; Franks *et al.*, 2001; Peltonen *et al.*, 2002; Easey y Millner, 2008), y por tanto para reducir el error de interpretación (Easey y Millner, 2008). Mientras que la microscopía electrónica de barrido (SEM) es una herramienta muy poderosa que proporciona información útil sobre la estructura y composición de los otolitos de peces, incluso con resolución diaria si es necesario (Panfili *et al.*, 2009). En este sentido y utilizando estas técnicas mencionadas, se describió el registro de edad en otolitos *lapilli* de *B. panamensis* y algunos atributos morfológicos de la forma externa y microestructura de cristales inorgánicos de otolitos.

De manera similar que en los estudios de edad, la descripción del crecimiento individual de las especies de peces, no debe basarse en el uso de un solo modelo de crecimiento, ya que no todas las especies muestran los mismos parámetros de la historia de vida (Winemiller y Rose, 1992; King y McFarlane, 2003), por lo tanto, el uso de un solo modelo para determinar el crecimiento individual no se puede generalizar (Anislado-Tolentino *et al.*, 2014), ya que un error en la evaluación de los parámetros de la historia de vida, como la edad, el crecimiento y la mortalidad, tendría un efecto negativo en el manejo de las pesquerías (Beamish y McFarlane, 1983; Campana, 2001).

Desde finales del siglo pasado, la descripción del crecimiento individual en diversas especies marinas, incluidos los peces, se había basado en el uso *a priori* del modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB; von Bertalanffy, 1938), que hasta ese momento era considerado uno de los modelos que mejor describían los parámetros de crecimiento (Katsanevakis y Maravelias, 2008), esto también se refleja en los estudios dirigidos a bagres marinos (Tabla II); sin embargo, actualmente se ha demostrado que el uso de la inferencia multimodelo basado en la teoría de la información (AIC por sus siglas en inglés), proporciona una alternativa más sólida para estudiar el crecimiento de los peces (Burnham y Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008), en comparación con el uso *a priori* del modelo de von Bertalanffy (Katsanevakis y Maravelias, 2008), de tal manera que dicho enfoque ha sido adoptado actualmente por muchos autores para estimar los parámetros de crecimiento en varias especies de peces (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008; Anislado-Tolentino *et al.*, 2014; Arzola-Sotelo, 2014; Aragón-Noriega *et al.*, 2015; Bolser *et al.*, 2018; Oribe-Pérez *et al.*, 2020; Flinn y Midway, 2021). El AIC nos brinda la ventaja de seleccionar dentro de un conjunto de modelos candidatos, el modelo con mejor plausibilidad biológica y estadística (Burnham y Anderson, 2002). Dicha metodología también ha sido aplicada en bagres marinos como *O. platypogon* (Anislado-Tolentino *et al.*, 2014), *B. marinus* (Miguez, 2019) y en bagres dulceacuícolas (*v. g. Pseudoplatystoma oriconoense*; González *et al.*, 2019), donde los resultados no han favorecido al MCVB, siendo los modelos de

tipo sigmoide (v. g. Gompertz y Schnute), los más adecuados para describir el crecimiento individual de estas especies (Tabla II).

**Tabla II.** Parámetros de crecimiento estimados para 18 especies de bagres Ariidae de diferentes partes del mundo.

Especies	País	L <sub>∞</sub> (cm)	K (año <sup>-1</sup> )	t <sub>0</sub>	Modelo	Referencias
<i>Arius maculatus</i>	Indonesia	45	0.73	-	MCVB	Dwiponggo <i>et al.</i> (1986), según Froese y Pauly (1996).
<i>Plicofollis dussumieri</i>	India	102.7	0.17	-0.50	MCVB	Vasudevappa y James (1989), según Froese y Pauly, (1996).
<i>P. tenuispinis</i>	India	82	0.21	-0.18	MCVB	Dan (1980), según Froese y Pauly (1996).
<i>N. thalassinus</i>	India	92.2	0.10	-0.79	MCVB	Modificado de Dmitrenko (1975)
<i>P. tenuispinis</i>	Omán	50.15	0.50	-0.38	MCVB	Mehanna <i>et al.</i> (2012).
<i>Netuma thalassinus</i>	Kuwait	106.4	0.06	-2.10	MCVB	Bawazeer (1987).
<i>Calarius heudelotii</i>	Guinea	70	0.14	-0.39	MCVB	Conand <i>et al.</i> (1995).
<i>A. latiscutatus</i>	Guinea	65	0.15	-0.31	MCVB	Conand <i>et al.</i> (1995).
<i>C. parkii</i>	Guinea	61.2	0.17	-0.28	MCVB	Conand <i>et al.</i> (1995).
<i>C. heudelotii</i>	Camerún	68	0.15	-	MCVB	N'jock (1990), según Froese y Pauly (1996).
<i>Galeichthys feliceps</i>	Sudáfrica	40.7	0.12	-1.83	MCVB	Tilney (1990).
<i>G. ater</i>	Sudáfrica	34.8	0.07	-0.14	Schnute	Tilney (1990).
<i>Genidens barbatus</i>	Brasil	63.8	0.13	-0.20	MCVB	Reis (1986).
<i>G. barbatus</i>	Brasil	118.6	0.04	-1.50	MCVB	Velasco <i>et al.</i> (2007).
<i>G. genidens</i>	Brasil	49.47	0.19	0.00	MCVB	Maciel <i>et al.</i> (2018).
<i>Cathorops spixii</i>	Venezuela	29.8	0.34	-	MCVB	Etchevers (1978).
<i>Notarius troschelii</i>	Costa Rica	48	0.20	-	MCVB	Stephenson (1980), según Froese y Pauly (1996).
<i>Ariopsis guatemalensis</i>	México	124.8	0.07	-0.38	MCVB	Modificado de Warburton (1978).
<i>Bagre panamensis</i>	México	55.25	0.24	-0.37	MCVB	Muro-Torres (2011).
<i>Occidentarius platypogon</i>	México	57.27	0.26	-0.46	MCVB	Muro-Torres (2011).
<i>O. platypogon</i>	México	59.9	0.39	-1.95	Gompertz	Anislado-Tolentino <i>et al.</i> , 2014.

En los bagres marinos juveniles de *G. barbatus* de las costas de Brasil, se ha descrito que el crecimiento acelerado se presenta durante la época cálida (octubre-abril) y el crecimiento lento durante los meses más fríos (mayo-septiembre) (Velasco, 1998). Para la misma especie, Reis (1992, 1986) describió que los adultos crecen más rápido durante el invierno, ya que encontró una mayor deposición de material inorgánico (calcio) en los otolitos *lapilli* seccionados. Aunado a esto, tanto Reis (1986) como Velasco y Reis (2004) destacan que el estrés causado por el cambio ambiental de agua marina a agua salobre debido a la migración, junto con la ausencia de alimento, provoca una

baja tasa de crecimiento y baja deposición de material en los otolitos y otras estructuras calcificadas.

Por otra parte, varios estudios han destacado que el crecimiento individual en bagres marinos favorece a las hembras, debido a que alcanzan tallas máximas teóricas ( $L_{\infty}$ ) superiores a los machos a la misma edad, lo que les permite desarrollar mayores cavidades abdominales para producir gónadas grandes con pocos huevos de gran tamaño ( $\pm 2$  cm de diámetro), en contraste, los machos presentan tasas de crecimiento más rápido que las hembras y una talla máxima teórica más baja (Reis, 1986a; Armstrong *et al.*, 1996; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013; Flinn *et al.*, 2019; Miguez, 2019), por su parte, los machos se capacitan para desarrollar cavidades orofaríngeas más amplias, lo que aumenta la capacidad de portación de huevos y crías.

### **2.3 Tallas y edades de madurez sexual**

La talla y edad de primera madurez definida como aquella en la que el 50% de los individuos de una población son sexualmente maduros (Trippel y Harvey, 1991; Trippel, 1995), requiere de estimaciones precisas, puesto que son de gran utilidad para el manejo pesquero (Fontoura *et al.*, 2009); en principio porque la talla de madurez sexual se utiliza como punto de referencia para establecer la talla mínima de captura (Corgos y Freire, 2006), además de que es un indicador del tamaño poblacional por efecto de la pesca (Trippel, 1995; Rochet y Trenkel, 2003), pues se ha demostrado que la presión de pesca intensa y sostenida, induce la maduración temprana de los recursos explotados (Trippel, 1995).

En algunas especies de bagres distribuidas en varias regiones del mundo se han determinado dichos parámetros de madurez sexual, entre las cuales destaca un primer estudio realizado en la costa sureste de Sudáfrica, donde se determinó que la talla y edad de madurez sexual para *G. feliceps* se alcanza a los 29.5 cm de LF y 9 años de edad, mientras que para *G. ater* se estimó a los 23.05 cm de LF y 7 años de edad (Tilney, 1990). Por otro lado, en las costas de Brasil se reportó que *G. genidens* madura sexualmente a los 18.0 cm de LT (Barbieri *et al.*, 1992), pero posteriormente se estimó una talla menor tanto en

hembras (15.5 cm de LT) como en machos (16 cm de LT) (Mazzoni *et al.*, 2000); para la misma región, las hembras y machos de *G. barbatus* maduran sexualmente a los 40 cm de LT y a los 8.5 y 9 años de edad respectivamente (Reis, 1986c). Para la región del Golfo de México, en específico las costas de Florida *A. felis* alcanza la madurez sexual a los 25 cm de LF y 5 años de edad, mientras que *B. marinus* madura a los 33 cm de LF y 5 años de edad (Armstrong *et al.*, 1996); para la misma especie en la zona de Campeche se estimó la talla de madurez a los 18 cm de LT (Caballero-Chávez, 2013). En el litoral del Pacífico en la zona que comprende el sureste del Golfo de California se ha calculado la madurez sexual a los 37.6 cm de LT y 3.3 años de edad para el bagre *O. platypogon* (Amezcuca y Muro-Torres, 2012), mientras que para *B. panamensis* en la misma zona se ha estimado a los 35 cm de LT y 3.8 años de edad (Muro-Torres y Amezcuca, 2011).

### **2.3 Dimorfismo sexual**

Dimorfismo sexual significa que los dos sexos de una especie difieren en apariencia externa, por ejemplo, en tamaño, color, forma, desarrollo de apéndices (*v. g.* como cuernos, dientes, plumas o aletas) y también en la producción de olor o sonido; no obstante, aquellas especies con apariencia y características externas idénticas son denominadas monomórficas (Ralls y Mesnick, 2009; Mori *et al.*, 2017). Los rasgos dimórficos sexuales con frecuencia juegan un papel en la comunicación intraespecífica, a menudo como señales visuales, acústicas, químicas o táctiles (Hopkin *et al.*, 1990). Estos rasgos por lo general suelen presentarse de forma permanente o solo durante la época reproductiva, por lo que dependiendo de la apariencia que presenten, será posible o no diferenciar a cada sexo (Wootton y Smith, 2015).

En bagres marinos existen diversas características morfológicas que permiten diferenciar a un sexo del otro y que han sido descritas como aspectos de dimorfismo sexual (Rimmer y Merrick, 1983; Rimmer, 1985), algunas de ellas se encuentran presentes de forma permanente, donde las hembras llegan a presentar una longitud total, talla en aletas pélvicas, parches de dientes y longitud postorbital superiores a los machos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1976;

Rimmer y Merrick, 1983; Burns y Ramírez, 1990; Barbieri *et al.*, 1992; Velasco y Reis, 2004; Denton-Castillo, 2016; Maciel *et al.*, 2018; Maldonado-Coyac *et al.*, 2019; Miguez, 2019); en el caso de las aletas pélvicas de mayor tamaño en las hembras, se cree que la funcionalidad biológica es dar soporte a los huevos cuando son desovados (expulsados), es decir, con ambas aletas se forma una canasta que evita la dispersión de ellos para que el macho pueda fecundarlos y sujetarlos con la boca más fácilmente (Rimmer y Merrick, 1983; Rimmer, 1985). De forma temporal, específicamente durante la madurez sexual, las hembras desarrollan órganos accesorios en forma de parche en la región axial (dorsal) de las aletas pélvicas, las cuales llegan a ser más pronunciadas durante la época reproductiva (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1976; Rimmer y Merrick, 1983; Burns y Ramírez, 1990; Barbieri *et al.*, 1992), por otra parte, los machos durante la época reproductiva reducen el tamaño de los parches de dientes ubicados en el techo de la boca para no dañar los huevos y crías durante la incubación (Tilney, 1990; Wang *et al.*, 2005; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013), al mismo tiempo, amplían la cavidad orofaríngea de tal manera que les proporcione la capacidad de portar un mayor número de huevos y crías (Tilney, 1990; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013).

El dimorfismo sexual en talla (LT) en bagres marinos, como ya se mencionó con anterioridad en el apartado de edad y crecimiento, favorece a las hembras sobre los machos a la misma edad, en contraste, los machos presentan tasas de crecimiento más rápido que las hembras y una talla máxima teórica más baja (Reis, 1986a; Tilney, 1990; Armstrong *et al.*, 1996; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013; Maciel *et al.*, 2018; Flinn *et al.*, 2019; Miguez, 2019), asimismo, se destaca que las hembras de mayor talla siempre son más frecuentes que los machos en las capturas.

## **2.4 Composición sexual**

Las variaciones en la proporción de sexos en los peces son causadas principalmente por varios mecanismos fisiológicos y ecológicos (*v. g.* uso de hábitat, relación intra e intraespecífica, rol sexual), entre otros como la temperatura, salinidad, estación climática y las interacciones con otras especies

(Taqwa *et al.*, 2020), la depredación (Fryxell *et al.*, 2015), así como por causas antropogénicas como la pesca, ya sea como consecuencia de la selectividad por talla en especies con dimorfismo sexual en talla, o porque un sexo es más susceptible a la captura debido a mayores niveles de actividad, mayor audacia o porque los sexos ocupan diferentes hábitats (Rowe y Hutchings, 2003). En especies con un rol biológico específico como el cuidado parental, el sexo que brinda el cuidado puede ser más susceptible a la captura debido a su limitado movimiento en la columna de agua, principalmente por su comportamiento defensor del nido (huevos y crías) o territorio (Wootton y Smith, 2015). En peces con cuidado parental, son los machos quien comúnmente realizan el cuidado de la descendencia, por tanto, resulta ser el sexo más susceptible a cualquiera de los factores antes mencionados; de manera que un sesgo en la proporción de sexos hacia las hembras en una especie parental podría tener el efecto de limitar la reproducción de las hembras debido a la imposibilidad de encontrar un macho capaz de encargarse del cuidado de sus huevos (Wootton y Smith, 2015).

La mayoría de los trabajos que describen la composición sexual de las poblaciones de bagres marinos han hipotetizado que tanto la pesca como el uso de hábitat, tienden a sesgar a uno de los dos sexos dependiendo de la época del año y la actividad biológica que se encuentren desarrollando. Ejemplo de ello, es lo reportado por Tilney (1990) en la costa sudeste de Sudáfrica, donde encontró mayor abundancia de hembras en las capturas durante el periodo de desove e incubación oral, 1.65:1 para *G. feliceps* y 2.23:1 en *G. ater*. Estos resultados le permitieron plantearse dos hipótesis: la población de machos maduros era considerablemente menor que las hembras maduras; los machos eran menos frecuentes en las capturas porque ocupaban hábitats diferentes a las hembras y, por lo tanto, eran menos susceptibles a la pesca.

En la laguna costera Maricá de Río de Janeiro en Brasil, Mazzoni *et al.*, (2000) reportaron una composición sexual de 1:1 en el bagre *G. genidens* ( $X^2=0.08$ ,  $p>0.01$ ); para la misma especie Maciel *et al.* (2018b) encontraron una composición sexual de 2:1, donde el número de hembras fue superior al de

machos en los meses de junio, julio, septiembre, noviembre, diciembre y enero, coincidente con la época reproductiva de la especie.

Para el Golfo de México, Mendoza-Carranza y Hernández-Franyutti (2005) encontraron mayor abundancia de hembras en *B. marinus* durante los meses de noviembre (76%), enero (72%) y marzo (77%); en años posteriores Caballero-Chávez (2013) encontró un patrón similar en la composición sexual (1.6:1), atribuyendo a la pesca como el principal determinante de la composición sexual de la especie. Por otro lado, en el sureste del Golfo de California Muro-Torres y Amezcua (2011) determinaron una composición sexual anual de 1.2:1 para *B. panamensis* ( $X^2= 2.083$ ;  $p>0.05$ ) y solo durante la primavera encontraron diferencias significativas ( $p<0.05$ ), es decir, la composición estuvo sesgada hacia las hembras (1.9:1) durante la época reproductiva e incubación oral de huevos y crías. En la misma zona de estudio Amezcua y Muro-Torres (2012) no encuentran diferencias en la composición sexual de *O. platypogon* ( $X^2= 0.038$ ;  $p>0.05$ ); resultados similares ( $X^2= 1.694$ ;  $p= 0.193$ ) fueron reportados por Denton-Castillo (2016), con excepción del mes de febrero, donde hubo mayor abundancia de hembras de gran tamaño ( $X^2= 7.538$ ;  $p= 0.006$ ). Muro-Torres y Amezcua (2011) no descartaron que exista migración reproductiva o segregación sexual por parte de las hembras, pues dicho comportamiento también ha sido reportado por Mishima y Tanji (1981) en Brasil para el bagre *G. genidens*.

## **2.5 Obtención y almacenamiento de energía**

Los teleósteos son capaces de suministrar energía mediante la alimentación y a través de una serie de procesos fisiológicos utilizan parte de la misma energía, transformándola en la descendencia para garantizar su éxito reproductivo (Vazzoler, 1996). El crecimiento, la actividad reproductiva, así como el cuidado de la progenie, conlleva a un mayor desgaste energético, por ello, es de suma importancia analizar la condición de los organismos cuando se encuentran realizando este tipo de procesos fisiológicos (Vazzoler, 1996).

Una estrategia reproductiva de los peces ante estos procesos de desgaste energético es el desarrollo de grasa en las vísceras, musculatura e hígado (Vazzoler, 1996). Tal como se ha descrito en bagres marinos machos y hembras de *Cathorops melanopus*, *Ariopsis felis* (Kobelkowsky y Castillo-Rivera, 1995), *B. marinus* (Kobelkowsky y Castillo-Rivera, 1995; Segura-Berttolini y Mendoza-Carranza, 2013), *A. guatemalensis* (Burns y Ramírez, 1990), *B. panamensis* (Amezcuca y Muro-Torres, 2012) y *O. platypogon* (Amezcuca y Muro-Torres, 2012; Denton-Castillo, 2016), previo y durante la época reproductiva; dicho almacenamiento de grasa tiene la función de ser un reservorio energético de rápida disponibilidad para cuando los organismos sufran un gasto energético debido al crecimiento, reproducción (producción de gametos, migración reproductiva e incubación de huevos y crías) (Burns y Ramírez, 1990; Vazzoler, 1996; Kobelkowsky y Castillo-Rivera, 1995; Amezcuca y Muro-Torres, 2012; Segura-Berttolini y Mendoza-Carranza, 2013; Denton-Castillo, 2016).

## **2.6 Tasas de mortalidad y explotación**

El propósito general de la ciencia pesquera hacia los responsables del ordenamiento pesquero es proveer bases sólidas sobre la historia de vida de las especies y el efecto que la pesca ejerce sobre estos para así poder desarrollar e implementar medidas de manejo acordes a cada recurso, con el fin de maximizar su aprovechamiento sin perjudicar su viabilidad y estabilidad en el ambiente (King, 2007; Gherard *et al.*, 2013), con el fin de que las generaciones futuras puedan seguir aprovechando estos recursos (Jenning *et al.*, 2000). Por ello, los parámetros de historia de vida como el crecimiento, madurez sexual y las tasas de mortalidad son clave en la evaluación de las poblaciones de peces y de mayor trascendencia para aquellas que están estructuradas en unidades pesqueras (Cadrin *et al.*, 2004; Ruiz-Domínguez y Quiñonez-Velázquez, 2018).

En bagres marinos existe cierta variación en los estimados de la tasa de mortalidad total ( $Z$ ), natural ( $M$ ), por pesca ( $F$ ) y tasa de explotación ( $E$ ), alrededor del mundo (Tabla III). Donde los principales aspectos vinculados a dicha variación son la biología, ecología, área de distribución (latitud),

competencia intraespecífica e interespecífica y aspectos ambientales como la variación promedio de la temperatura superficial del mar (TSM).

**Tabla III.** Tasas de mortalidad total (Z), natural (M), por pesca (F) y explotación (E) de varias especies de bagres marinos de diferentes regiones del mundo.

Especie	Región	Parámetros (año <sup>-1</sup> )				Edad (años)	Talla (cm)	Referencias
		Z	M	F	E			
<i>Bagre marinus</i>	EE.UU.	0.23	0.1	0.13		0-24	14-49.5 LF	Bahía de Tampa, Florida (Armstrong <i>et al.</i> , 1996).
<i>B. marinus</i>	México	1.74	0.46	1.28	0.74	2-6**	≈18-52 LF	Campeche (Santos-Valencia <i>et al.</i> , 2008).
<i>B. marinus</i>	México	1.61	0.74	0.87	0.54	1-7**	23.5-55.5 LF	Campeche (Caballero-Chávez, 2016).
<i>Arius maculatus</i>	Taiwán	1.29	0.86	0.43	0.24	0-5**	1.5-27.5 LT	Condado de Yunlin (Chu <i>et al.</i> , 2011).
<i>A. maculatus</i>	Filipinas	0.99	0.67	0.33	0.33	0-8**	6.1-68 LF	Mindanao (Jumawan <i>et al.</i> , 2020).
<i>A. latiscutatus</i> y <i>A. parkii</i>	África	0.65	0.2	0.45		0-12**	14-60 *	Gambia (Castro <i>et al.</i> , 2013).
<i>Cathorops spixii</i>	Brasil	1.01				*	2-22 LT	Bahía Caraguatatuba (Denadai <i>et al.</i> , 2013).
<i>Plicofollis tenuispinis</i>	Omán	1.78	0.79	0.98	0.55	0-6**	19-46.7 LF	Mar Árabe (Mehanna <i>et al.</i> , 2012).
<i>P. tenuispinis</i>	India	1				0-7**	14-45 LT	Costa Visakhapatnam (Dan, 1981).
<i>P. argyropleuron</i>	Malasia	2.56	1.39	1.17		0-4**	7.5-27.5 LT	Kedah (Rosli <i>et al.</i> , 2015).

Nota: no especifica qué tipo de talla midió (\*), ni edad relativa (\*\*).

## 2.7 Estrategias de historia de vida

Los rasgos de historia de vida como la edad, el crecimiento, reproducción, comportamiento reproductivo (rol social), son determinantes primordiales del desempeño de la población, lo cual es fundamental tanto para la ecología como para el manejo de los recursos (Bagenal, 1973; Winemiller y Rose, 1992; Wootton y Smith, 2015). Las estrategias o rasgos de vida que dan lugar a la historia de vida de una especie o una población, en muchos casos no se ajustan a un mismo modelo de vida y, por tanto, una medida de manejo no puede ser aplicable de manera uniforme (McArtur y Wilson, 1967; Balon, 1990; Wootton, 1990; Winemiller y Rose, 1992; King y McFarlane, 2003). Ante esto, algunos autores han dedicado tiempo en definir modelos de historia de vida, basándose en los parámetros de historia de vida de los peces.

Una de las primeras aportaciones sobre los modelos de historia de vida, es la selección r-k, propuesto por McArtur y Wilson (1967), quienes definieron a “r” como aquellos organismos que presentan un rápido desarrollo, tamaño corporal pequeño, reproducción temprana, vida corta y con una sola reproducción en su

vida (semélparos); mientras que la selección “k” favorece a organismos de lento desarrollo, altamente competitivos, reproducción tardía, tamaño corporal grande, así como una reproducción repetida (iteróparos).

Más adelante, Kawasaki (1983) propone un grupo intermedio entre r-k, en el que solo se toman en cuenta a peces con vida larga, fecundidad alta, gónadas pequeñas, hembras de gran tamaño y en general, llegan a alcanzar tallas máximas. Esta estrategia proporciona mayor ventaja a organismos pelágicos (Clupeidae y Scombridae).

Una nueva propuesta fue realizada por Winemiller y Rose (1992), a partir de la selección r-k, la variación ambiental y de 16 rasgos de historia de vida de 216 especies pertenecientes a 57 familias de peces, que dieron origen a tres modelos de historia de vida: oportunista, periódica y en equilibrio. En el que la estrategia “periódica” está dirigida hacia los peces que alcanzan grandes tallas, retrasan su madurez, son altamente fecundos, presentan sincronía por cada evento de desove (varios desoves) y baja supervivencia de la descendencia (sin cuidado parental) (Winemiller y Rose, 1992). Por otra parte, la estrategia “oportunista” solo incluye a especies de peces pequeños con crecimiento rápido, maduración temprana, baja fecundidad por puesta, huevos pequeños cuya temporada de desove es prolongada y la supervivencia de la progenie es baja (sin cuidado parental) (Winemiller y Rose, 1992). Por último, la estrategia de “equilibrio” es compatible con especies de peces de talla media, adaptados a ambientes muy estables con recursos limitados, madurez tardía, un número limitado de huevos por puesta que llegan ser de gran tamaño, tasa intrínseca de crecimiento baja, supervivencia alta en etapas juveniles (*i. e.* baja tasa de mortalidad natural) y una característica distintiva de la estrategia de vida en equilibrio, es el cuidado parental de huevos de gran tamaño y con crías eclosionadas muy desarrolladas que son resguardados en la cavidad orofaríngea de bagres de agua dulce Clariidae (Ochi *et al.*, 2000; 2001), marinos Ariidae (diámetro de huevos de 16 a 20.5 mm) y peces cueva Amblyopsidae (pez ciego) que presenta incubación branquial de pocos huevos de gran tamaño (Winemiller y Rose, 1992). Aunque existen otros peces

pequeños de vida bentónica como el pez aguja, caballitos de mar, algunos gobios y gusanos, que comparten las mismas estrategias de vida (Winemiller y Rose, 1992); inclusive algunas especies de elasmobranquios como el tiburón seis branquias (*Hexanchus griseus*), el cazón espinoso común (*Squalus acanthias*), la raya gigante (*Beringraja binoculata*) y la raya patín de nariz larga (*B. rhina*), han sido clasificados en esta estrategia (King y McFarlane, 2003).

Una cuarta estrategia surgió a partir de los modelos que Winemiller y Rose (1992) propusieron y a la que McCann y Shuter (1997) denominaron “salomónica”, ya que en esta solo se incluyen los rasgos de historia de vida de organismos semélparos del género *Salmo* e iteróparos del género *Onchoryncus*.

Una quinta estrategia fue propuesta por King y McFarlane (2003), donde retoman los criterios de Winemiller y Rose (1992) y McCann y Shuter (1997) para evaluar seis aspectos de la historia de vida de 42 especies marinas, con la finalidad de integrar los atributos que definen a la “estrategia intermedia”, entre los cuales destacan aquellos organismos de larga vida (atún, caballa, merluza y otros) que alcanzan edades máximas (10 a 20 años), son de gran tamaño y altamente migratorias, soportan condiciones ambientales desfavorables y el menor tiempo de generación los hace más vulnerables a las fluctuaciones en la biomasa.

### III. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Ante la demanda de recursos pesqueros a nivel nacional y a la disminución en las capturas de especies de mayor valor comercial en el sureste del Golfo de California, la pesquería ribereña del sur de Sinaloa ha enfocado sus esfuerzos en especies que siempre están presentes en las capturas y que eran despreciadas por su bajo valor en el mercado, tal es el caso de los bagres marinos como *B. panamensis*, que ahora se considera un recurso objetivo ante la disminución de otros recursos. Además, tanto la pesquería ribereña como la pesquería de arrastre camaronesa, afectan anualmente varias etapas de la historia de vida de esta especie, puesto que se capturan mayormente durante la época de reproducción e incubación de huevos y crías. Por otra parte, cabe destacar que los bagres marinos carecen de medidas regulatorias y de información precisa sobre los parámetros de historia de vida que sean útiles para su manejo y aprovechamiento sustentable.

### IV. HIPÓTESIS

- Los atributos de edad, crecimiento, longevidad, reproducción y mortalidad de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California sustentan una estrategia de historia de vida en equilibrio.
- La salud de la población de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California esta perturbada de acuerdo con la historia de vida y tasa de explotación que presenta.

## V. OBJETIVOS

### 5.1 OBJETIVO GENERAL

Describir la historia de vida y el nivel de explotación de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California.

### 5.2 OBJETIVOS PARTICULARES

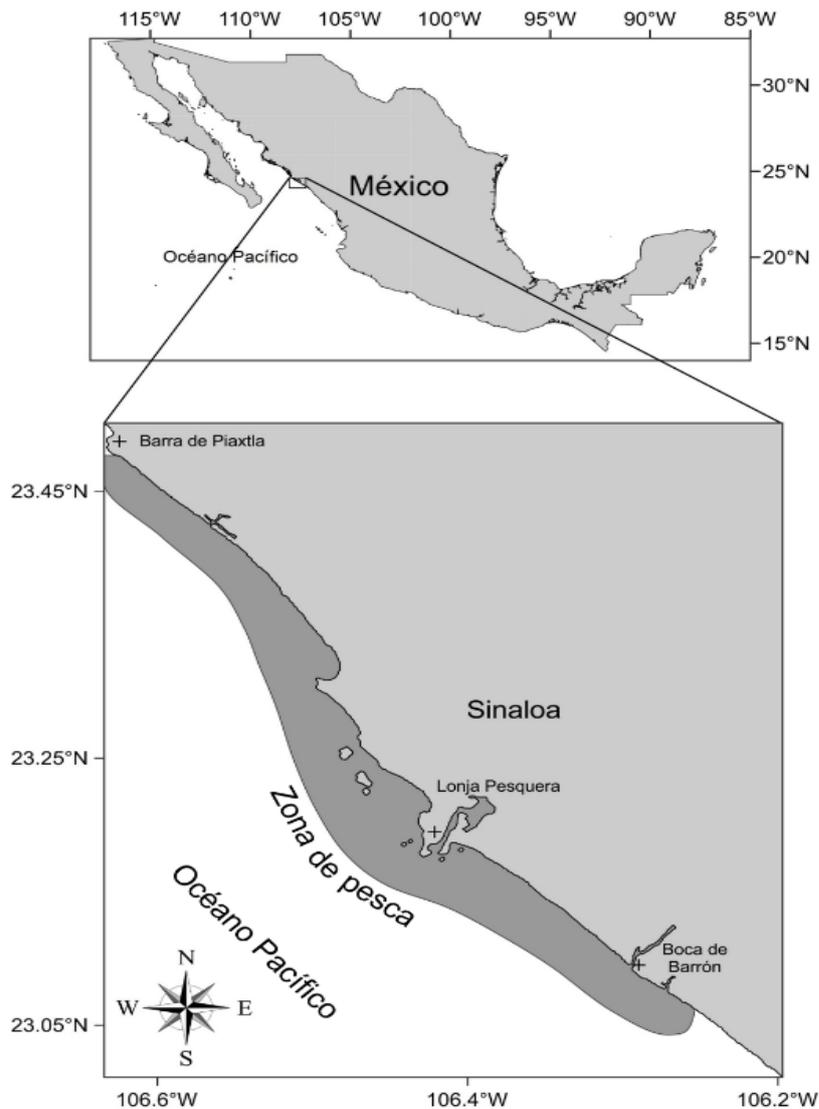
- Analizar la estructura de tallas y pesos de *B. panamensis*.
- Especificar la composición sexual de *B. panamensis*.
- Describir la época reproductiva y condición energética de *B. panamensis*.
- Describir las características morfológicas macroscópicas y microscópicas de los otolitos de *B. panamensis*.
- Determinar la edad y analizar la estructura de edades de *B. panamensis*.
- Evaluar el estado de condición energética en relación con el patrón reproductivo y crecimiento de *B. panamensis*.
- Describir el crecimiento individual de *B. panamensis*.
- Estimar la longevidad de *B. panamensis*.
- Estimar las tasas de mortalidad total, natural, por pesca y tasa de explotación de *B. panamensis*.

## VI. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Muestreo

La recolecta de muestra de *B. panamensis* se realizó semanalmente durante un periodo de 15 meses (septiembre de 2014 a noviembre de 2015) y en total se obtuvieron 435 organismos de la pesca ribereña del sureste del Golfo de California que tiene como sitio de desembarque en la comunidad de la Isla de La Piedra en Mazatlán, Sinaloa (Fig. 1). La mayoría de los organismos fueron capturados de manera directa con el arte de pesca llamada “cimbra de fondo o aplanada”, la cual está integrada por una línea madre que va desde los 300 a 900 m de longitud, en la que cada 5 m cuelgan los reinales provistos de anzuelos tipo japonés (garra de águila) y noruego del número 12 y 5. Otro arte de pesca con que fueron capturados una minoría de estos organismos, fue la red de enmalle de 2 ½” y 3” pulgadas de luz de malla de 100 m de longitud.

Los organismos fueron identificados siguiendo la guía de identificación de Allen y Robertson (1994) y las claves específicas para Chihuil marino de Kailola y Bussing (1995). La clasificación taxonómica de la especie fue corroborada en el sistema de información en línea para peces del Pacífico tropical de Robertson y Allen (2015), en la plataforma de FISHBASE (Froese y Pauly, 2020), así como en la plataforma electrónica de registro mundial de especies marinas (WORMS, por sus siglas en inglés).



**Figura 1.** Zona de pesca de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California.

Durante los muestreos semanales, los ejemplares de *B. panamensis* se mantenían en hielo para frenar su deterioro y que posteriormente fueran procesados. Primeramente, se tomaron las medidas morfométricas correspondientes a la LT y LF, con un ictiómetro (precisión  $\pm 1$  cm) y se obtuvo el peso total (PT) con una balanza digital (precisión  $\pm 1$  g). Posteriormente, se realizó la disección, haciendo un corte ventral desde el poro urogenital hasta la boca, se extrajeron las gónadas y se pesaron con una balanza analítica (precisión  $\pm 0.01$  g), se identificó el sexo de cada organismo de acuerdo con las características morfocromáticas y el contenido de los lóbulos gonadales.

## 6.2 Estructura de tallas y pesos

La estructura de tallas y pesos de *B. panamensis* se describió para cada sexo mediante la distribución de frecuencias relativas. La prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov se utilizó para evaluar la similitud estadística entre las estructuras de tallas y pesos de cada sexo, bajo la hipótesis nula ( $H_0$ ) de que los datos siguen una distribución igual; y la hipótesis alternativa ( $H_A$ ) de que el conjunto de datos no sigue una distribución igual; utilizando el estadístico de prueba con un nivel de significancia  $P=0.05$  (Zar, 2010).

$$D_{max} = \left| \frac{F_1}{n_1} - \frac{F_2}{n_2} \right|$$

Donde:  $D_{max}$  es el máximo valor absoluto de la diferencia de las frecuencias acumuladas;  $F_1$  es la frecuencia acumulada de las hembras;  $F_2$  es la frecuencia acumulada de los machos; y  $n_1$  es el número de datos de las hembras;  $n_2$  es el número de datos de los machos.

## 6.3 Composición sexual

La composición sexual se estimó para la muestra total y por mes. Se aplicó la prueba Chi Cuadrada ( $\chi^2$ ) para evaluar estadísticamente la hipótesis nula ( $H_0$ ) de que la proporción de sexos observada es igual a 1:1, y la hipótesis alternativa ( $H_A$ ) de que la proporción de sexos observada es diferente de 1:1 (Sokal y Rohlf, 2009).

$$\chi^2 = \sum \frac{(f_{ij} - f_j)^2}{f_j}$$

Donde:  $f_i$  es la frecuencia observada del género o sexo, expresada en número; y  $f_j$  es la frecuencia esperada del género o sexo, expresada en número.

## 6.4 Época reproductiva y estado de condición energético

### 6.4.1 Índice gonadosomático

El índice gonadosomático es una expresión que se basa en el incremento del tamaño de la gónada a medida que se acerca el momento del desove y varía con el estado de desarrollo de los ovocitos, el cual se calculó mediante la siguiente ecuación (Pinheiro *et al.*, 2006):

$$IGS = \frac{PG}{PE} * 100$$

Donde: PG es el peso de la gónada y PE es el peso corporal eviscerado húmedo del pez.

Se aplicó un análisis de varianza de una vía para saber si existían diferencias significativas entre los valores del IGS de cada mes, *a posteriori* se aplicó una prueba de comparaciones múltiples de Tukey para identificar el origen de las diferencias y estas se representaron con letras diferentes entre cada grupo analizado. Dichos análisis se realizaron con un nivel de significancia  $P=0.05$ , usando el software estadístico STATISTICA versión 7.0.

### 6.4.2 Índice de ingesta

El índice de ingesta (II), se estimó para demostrar si los organismos se alimentan durante el proceso de maduración y sobre todo durante la incubación. El II se calculó a partir del promedio mensual de la masa total del estómago y la masa corporal de cada organismo (Rosas-Luis, 2007), a partir de la siguiente ecuación:

$$II = \frac{MG}{PE} * 100$$

Donde: MG es la masa total del estómago; y PE es el peso eviscerado del pez.

Se aplicó un análisis de varianza de una vía para saber si existían diferencias significativas entre los valores del II de cada mes, *a posteriori* se aplicó una prueba de comparaciones múltiples de Tukey para identificar el origen

de las diferencias y estas se representaron con letras diferentes entre cada grupo analizado. Dichos análisis se realizaron con un nivel de significancia  $P=0.05$ , usando el software estadístico STATISTICA versión 7.0.

#### 6.4.3 Índice hepatosomático

El Índice Hepatosomático (IHS) fue calculado como indicador del nivel de reservas energéticas del organismo (Chellappa *et al.*, 1995), a partir de la relación porcentual entre el peso del hígado con el peso eviscerado del pez, siguiendo la fórmula:

$$IHS = \frac{MH}{PE} * 100$$

Donde: MH es la masa del hígado y PE es el peso eviscerado del pez.

Se aplicó un análisis de varianza de una vía para saber si existían diferencias significativas entre los valores del IHS de cada mes, *a posteriori* se aplicó una prueba de comparaciones múltiples de Tukey para identificar el origen de las diferencias y estas se representaron con letras diferentes entre cada grupo analizado. Dichos análisis se realizaron con un nivel de significancia  $P=0.05$ , usando el software estadístico STATISTICA versión 7.0.

#### 6.4.4 Factor de condición alométrico

El estado de condición se estimó mediante el factor de condición alométrico ( $K_A$ ) de Le Cren (1951). El cual, es un indicador cuantitativo del grado de salud o bienestar de los peces, basado en la relación que guarda el peso con respecto a la talla (Vazzoler, 1996).

$$K_A = \left( \frac{W_t}{L_t^b} \right) * 100$$

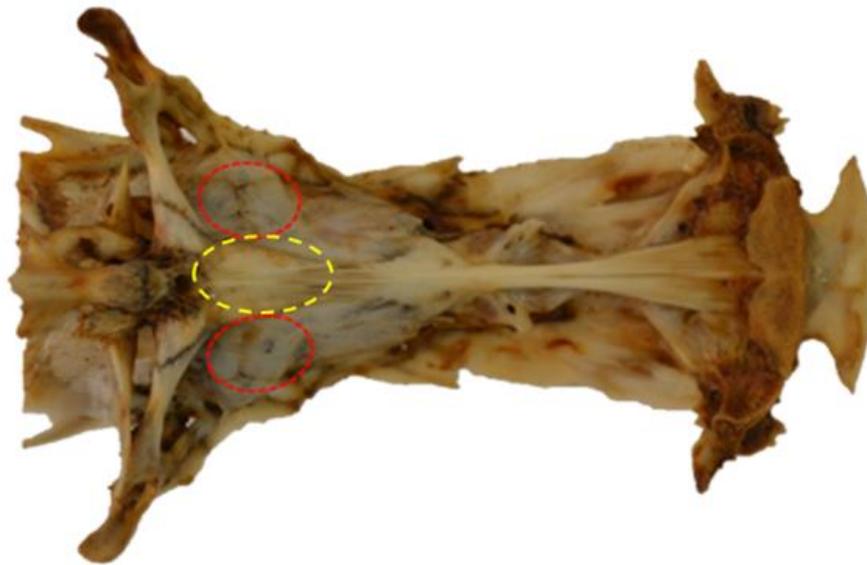
Donde:  $W_t$  es el peso total,  $L_t$  es la longitud total (LT) y  $b$  es el coeficiente de la regresión ( $W_t=a*L_t^b$ ).

Se aplicó un análisis de varianza de una vía para saber si existían diferencias significativas entre los valores del  $K_A$  de cada mes, *a posteriori* se

aplicó una prueba de comparaciones múltiples de Tukey para identificar el origen de las diferencias y estas se representaron con letras diferentes entre cada grupo analizado. Dichos análisis se realizaron con un nivel de significancia  $P=0.05$ , usando el software estadístico STATISTICA versión 7.0.

## 6.5 Descripción macroscópica y microscópica de los otolitos

Los tres pares de otolitos, *sagittae* (singular *sagitta*) *lapilli* (singular *lapillus*) y *asterisci* (singular *asteriscus*) de 10 individuos fueron extraídos (Fig. 2), fotografiados e identificados para describir su morfología externa de acuerdo a Martínez y Monasterio de Gonzo (1991), Volpedo y Echeverría (2000), Acero y Betancur (2007), Chen *et al.* (2011), Aguilera *et al.* (2013), Santificetur *et al.* (2017) y Volpedo *et al.* (2017). Además, algunos de estos otolitos *lapilli* se prepararon en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido del Centro Universitario de Ciencias Exactas e Ingenierías de la Universidad de Guadalajara, para observar su microestructura usando un microscopio electrónico de barrido de emisión de campo (FE-SEM), marca Tescan modelo MIRA 3 LMU. Este procedimiento consistió en incrustar el *lapillus* en resina epoxi y cortarlos transversalmente a través del núcleo usando una cuchilla circular con punta de diamante. Enseguida, las caras cortadas del otolito se pulieron utilizando polvos de alúmina de 1000, 300 y 50 nm de espesor para eliminar posibles rasguños en la superficie de la estructura. Después del pulido, la sección se sumergió en una solución de HCl al 1% durante 25 segundos, se lavó con agua doblemente destilada y se secó en una perilla (bulbo) para revelar la ultra-estructura. Finalmente, la superficie se revistió con una capa delgada de oro (Au) de aproximadamente 2 nm para darle propiedades conductoras y adquirir las imágenes sin efecto de carga, en dos modalidades, electrones secundarios (SE) y electrones retrodispersados (BSE) mediante microscopía de escaneo electrónico (SEM). Luego, se describieron algunos atributos de la microestructura del *lapillus* según Tomás y Geffen (2003), Cermeño *et al.* (2006) y Green *et al.* (2009).



**Figura 2.** Vista ventral del cráneo que muestra la ubicación de los otolitos *lapilli* (óvalos rojos), *sagittae* y *asterisci* (óvalo amarillo) de *B. panamensis*, dentro de la cavidad auditiva que se localiza en la posición anterior del pez.

## 6.6 Determinación de la edad

### 6.6.1 Seccionado y tinción de otolitos

En total se usaron 371 otolitos *lapilli* izquierdos para estimar la edad de *B. panamensis*. Uno de cada otolito *lapillus* (izquierdo) de todos los pares de otolitos recolectados se fotografió primero junto a una escala (precisión de 0.01 mm), y luego se incrustó en resina epóxica y se cortó transversalmente a través del núcleo usando una cuchilla circular con punta de diamante (Isomet, Buehler™). Una cara cortada de cada otolito se tiñó durante 30 minutos en una solución de rojo neutro preparada con 100 ml de agua destilada, 0.2 g de rojo neutro, 0.5 ml de ácido acético glacial y 1 g de cloruro de sodio (Easey y Millner, 2008); luego se lavó con agua destilada para eliminar el exceso de solución y se fotografió. La tinción de rojo neutro descalcificó una capa delgada de la superficie de la cara cortada de los otolitos para exponer la matriz de proteínas que se tiñe por el rojo neutro (Arneri *et al.*, 1998; Easey y Millner, 2008), pues la tinción es menos intensa cuando hay una menor concentración de proteínas y una mayor concentración de material inorgánico como los cristales de carbonato de calcio (Richter y McDermott, 1990; Arneri *et al.*, 1998; Easey y Millner, 2008). Las fotografías de los *lapilli* enteros y cortados se obtuvieron usando una cámara

(Nikon 5200) a través del ocular de un microscopio estereoscópico (OLYMPUS SZ61) con un aumento de 10x, con luz reflejada.

### 6.6.2 Precisión de la estimación de la edad

Los anillos de crecimiento de los otolitos fueron contados por dos lectores (independientemente) en las imágenes digitales de los *lapilli* cortados y teñidos; un anillo de crecimiento estaba compuesto por bandas adyacentes de color rojo claro (RC) y rojo intenso (RI).

La precisión de la lectura entre ambos lectores se calculó con el porcentaje de error promedio (PEP; Beamish y Fournier, 1981), mediante la siguiente ecuación:

$$PEP = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[ \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right] * 100$$

Donde: N es el tamaño de muestra; R es el número de conteos por muestra;  $X_{ij}$  es la edad estimada por el lector  $i$  para la muestra  $j$ ; y  $X_j$  es el promedio de las edades estimadas para el pez  $j$ .

También se calculó la precisión con el coeficiente de variación (CV), mediante la siguiente ecuación:

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R - 1}}{X_j^2}} * 100$$

Donde: R es el número de conteos por muestra;  $X_{ij}$  es la edad estimada por el lector  $i$  para la muestra  $j$  y  $X_j$  es el promedio de las edades estimadas para el pez  $j$ .

### 6.6.3 Periodicidad y patrón de formación de anillos de crecimiento

Para validar la edad se registró si el otolito tenía una banda rojo claro (RC) o rojo intenso (RI) en el borde y se analizó el porcentaje mensual del tipo de banda para cada sexo. Posteriormente, se utilizó una prueba de correlación no paramétrica (Spearman) para medir el grado de asociación entre los bordes (RC y RI) y el IGS de cada sexo (Zar, 2010). Además, se identificaron y describieron algunas particularidades y anomalías de los anillos de crecimiento de acuerdo con (Cermeño *et al.*, 2006, 2008; Green *et al.*, 2009; ICES, 2009; Cerna y Plaza, 2016; Hauser *et al.*, 2018), y su ocurrencia fue explorada con respecto al número de anillos de crecimiento por sexo. Adicionalmente, para describir el posible efecto de las anomalías climáticas (*i. e.* cambio en la temperatura superficial del mar) en las malformaciones encontradas en las bandas RC de los *lapilli*, se analizó si había correspondencia entre la edad en que se registraron las malformaciones, con respecto a la presencia de los fenómenos océanos-atmosféricos, El Niño y La Niña, en la región del océano Pacífico oriental, a partir de los datos reportados por la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de EE.UU., conocido a nivel mundial como NOAA, por sus siglas en inglés [[https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ONI\\_v5.php](https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php)].

### 6.6.4 Estructura de edades

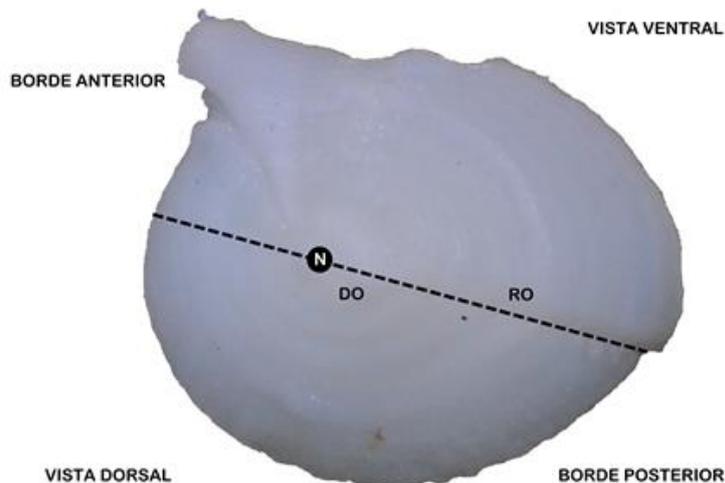
La estructura de edades de *B. panamensis* se describió para cada sexo mediante la distribución de frecuencias relativas. La prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov se utilizó para evaluar la similitud estadística entre las estructuras de edades por sexo, bajo la hipótesis nula ( $H_0$ ) de que los datos siguen una distribución igual; y la hipótesis alternativa ( $H_A$ ) de que el conjunto de datos no sigue una distribución igual; utilizando el estadístico de prueba con un nivel de significancia  $P=0.05$  (Zar, 2010).

$$D_{max} = \left| \frac{F_1}{n_1} - \frac{F_2}{n_2} \right|$$

Donde:  $D_{\max}$  es el máximo valor absoluto de la diferencia de las frecuencias acumuladas;  $F_1$  es la frecuencia acumulada de las hembras;  $F_2$  es la frecuencia acumulada de los machos; y  $n_1$  es el número de datos de las hembras;  $n_2$  es el número de datos de los machos.

#### 6.6.4 Relación entre las medidas del otolito, longitud total y edad del pez

El *lapillus* izquierdo entero se fotografió con una cámara (Nikon 5200) a través del ocular de un microscopio estereoscópico (10x, OLYMPUS SZ61) y se midió el diámetro (DO) y el radio (RO) del otolito al mm más cercano (Fig. 3) con el software SigmaScan Pro, versión 5.0 (Systat Software Inc.). Posteriormente, con el fin de saber si el otolito explica claramente el crecimiento somático del pez, se evaluó el grado de asociación entre las variables DO y RO contra la LT y la edad, mediante análisis de regresión lineal y potencial ajustados por el método de mínimos cuadrados (Zar, 2010).



**Figura 3.** Medidas del diámetro (DO) y radio (RO) de otolitos *lapilli* de *B. panamensis*.

### 6.7 Crecimiento individual (enfoque multimodelo)

#### 6.7.1 Estimación de parámetros

Para describir el crecimiento individual de *B. panamensis*, se realizó una inferencia multimodelo usando 371 datos edad-talla de *B. panamensis*. Se utilizaron cuatro modelos candidatos, los cuales tienden a presentar un valor

asintótico de la longitud a edades avanzadas. Los modelos utilizados se describen a continuación:

1. El modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) es una expresión matemática que fue derivada a partir de supuestos basados en la fisiología del crecimiento, particularmente considerando dos procesos opuestos, el catabolismo y el anabolismo (Von Bertalanffy, 1938), y se describe mediante la siguiente ecuación:

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

Donde:  $L_T$  es la longitud total de un individuo de la clase de edad  $t$ ;  $L_{\infty}$  es la longitud media de organismos muy viejos (longitud total asintótica);  $k$  es el coeficiente de crecimiento que determina qué tan rápido se alcanza  $L_{\infty}$  (parámetro de curvatura) y  $t_0$  es la edad teórica cuando la longitud total es igual a cero (parámetro de condición inicial).

2. El modelo de crecimiento de Gompertz presenta una forma sigmoidea en su curva y asume un decremento exponencial de la tasa de crecimiento con relación a la edad (Katsanevakis, 2006). El modelo es de tipo asintótico y presenta tres parámetros en su ecuación:

$$L_{(t)} = L_{\infty} e^{(-e^{-k_2(t-t_2)})}$$

Donde:  $L_t$  es la longitud a la edad  $t$ ,  $L_{\infty}$  es la longitud total asintótica,  $k_2$  es la tasa de disminución exponencial de la tasa relativa de crecimiento con la edad (con unidades de  $\text{año}^{-1}$ ),  $t$  es la edad a la longitud  $L(t)$  y  $t_2$  es el punto de inflexión de la curva y la edad a la cual la tasa absoluta de crecimiento comienza a declinar.

3. El modelo logístico tiende a caracterizar bien el crecimiento cuando es relativamente lento durante la ontogenia inicial (Griffiths *et al.*, 2010). El modelo es de tipo sigmoideo, asintótico y presenta también tres parámetros en su ecuación:

$$L_{(t)} = L_{\infty} \left(1 + e^{-k_3(t-t_3)}\right)^{-1}$$

Donde:  $L_t$  es la longitud a la edad  $t$ ;  $L_{\infty}$  es la longitud total asintótica;  $t$  es la edad a la longitud;  $k_3$  es un parámetro de tasa de crecimiento relativo (con unidades año<sup>-1</sup>);  $t_3$  es el punto de inflexión de la curva sigmoidea.

4. El modelo de Schnute-Richards es de cinco parámetros y su ventaja es su versatilidad, ya que dependiendo del valor de los parámetros ( $\delta$ ,  $v$  y  $\gamma$ ) puede representar distintos tipos de curvas (Schnute y Richards, 1990).

$$L_{(t)} = L_{\infty} \left(1 + \delta e^{k_4 t^v}\right)^{1/\gamma}$$

Donde:  $L_t$  es la longitud a la edad  $t$ ;  $L_{\infty}$  es la longitud total asintótica;  $t$  es la edad a la longitud  $L(t)$ ;  $\delta$ ,  $v$ ,  $\gamma$  son parámetros adimensionales y  $k_4$  tiene unidades de año<sup>-1</sup>.

La estimación de los parámetros ( $\theta_i$ ) de cada modelo se realizó minimizando el negativo del logaritmo de la máxima verosimilitud (LL) utilizando el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter et al., 1996):

$$-LnLL\left(\frac{\theta}{datos}\right) = -\sum_t \left[ \frac{1}{2} Ln(2\pi) \right] - \left[ \frac{1}{2} Ln(\sigma^2) \right] - \left( \frac{LnLT_{obs} - LnLT_{esp}}{2\sigma^2} \right)$$

Donde:  $LT_{obs}$  son las longitudes totales observadas y  $LT_{esp}$  esperadas, en el que la longitud total esperada es obtenida de cada modelo evaluado y  $\sigma^2$  es la varianza. Se usó una estructura del error aditivo a partir de la siguiente ecuación:

$$\sigma = \sqrt{\sum \frac{(LT_{obs} - LT_{esp})^2}{n}}$$

Donde:  $\sigma$  es la desviación estándar de los errores calculados  $(LT_{obs} - LT_{esp})^2$ , el valor de  $n$  representa el número de edades observadas.

### 6.7.2 Longevidad

Para el cálculo de la longevidad se utilizó la ecuación de Taylor (1958), al cual, se parametriza a partir de los estimados del modelo de crecimiento individual de von Bertalanffy (1938).

$$A_{0.95} = t_0 + \frac{2.996}{k}$$

Donde:  $A_{0.95}$  es la edad límite o tiempo requerido para alcanzar el 95% de la  $LT_{\infty}$ ,  $t_0$  es la edad a la que el pez tiene longitud total cero y  $k$  es el coeficiente de crecimiento individual.

### 6.7.3 Intervalos de confianza

Los intervalos de confianza (IC) de los parámetros  $\theta_i$  en los modelos de crecimiento candidatos se estimaron usando dos métodos; por perfiles de verosimilitud, cuando la estimación de parámetros  $\theta_i$  ( $LT_{\infty}$ ,  $k$  y  $t_0$ ) se realizó individualmente (Hilborn & Mangel, 1997), partiendo de una distribución de  $\chi^2$  con  $n=1$  grados de libertad (gl), donde todos los valores menores o iguales a 3.84 fueron aceptados por el estimador (Zar, 2010; Morales-Bojórquez & Nevárez-Martínez, 2005); y por el método de contornos de verosimilitud, cuando la estimación del IC de los parámetros  $\theta_i$  ( $LT_{\infty}$  y  $k$ ) fue conjunta, por tanto, se utilizó una distribución de  $\chi^2$  con  $n=2$  grados de libertad, donde aquellos valores menores o iguales a 5.99 fueron aceptados dentro de los IC (Zar, 2010). El estimador de  $\chi^2$  es el siguiente (Haddon, 2001):

$$2[\ln LL_{(\theta_{est})} - \ln LL_{(\theta_i)}] < \chi_{gl,1-\alpha}^2$$

Donde:  $LL(\theta_{est})$  es la probabilidad logarítmica negativa del valor más probable de  $\theta_i$ ,  $LL(\theta_i)$  es la probabilidad logarítmica negativa basada en la hipótesis del valor de  $\theta_i$  (perfil o contorno), y  $\chi_{1-\alpha}^2$  es el valor de la distribución  $\chi^2$  con un nivel de confianza  $1 - \alpha = 0.05$  y  $gl = 1$  (perfil) o  $2$  (contorno) (Haddon, 2001).

#### 6.7.4 Selección del mejor modelo de crecimiento

La selección del mejor modelo (mejor ajuste) que describió el crecimiento de *B. panamensis*, se realizó utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) (Akaike, 1973; Burnham y Anderson, 2002).

$$AIC = 2LL + 2\theta_i$$

Donde: LL es la verosimilitud logarítmica negativa resultante en cada uno de los ajustes y  $\theta_i$  es el número de parámetros en el modelo.

Para todos los modelos ajustados, se calcularon los valores de  $\Delta_i$  como la diferencias entre AIC:

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$$

Donde:  $\Delta_i$  es el valor delta o el incremento de Akaike,  $AIC_i$  es el criterio de información de Akaike y  $AIC_{min}$  es el valor mínimo del criterio de información de Akaike.

El modelo con el valor más bajo de  $AIC_i$  ( $AIC_{min}$ ) fue considerado el más adecuado para describir el crecimiento individual de *B. panamensis*, para lo cual se tomaron en cuenta los siguientes criterios: modelos con un  $\Delta_i > 10$  no presentan soporte estadístico, por lo tanto, deben ser descartados; modelos con  $\Delta_i < 2$  tendrán un soporte estadístico robusto; y los modelos con  $4 < \Delta_i < 7$  tendrán un menor soporte estadístico (Burnham y Anderson, 2002).

#### 6.7.5 Modelo de crecimiento promedio

También se calculó la plausibilidad de cada modelo (el peso de la evidencia a favor del modelo  $\hat{w}_i$ ) para fortalecer la evaluación de cada modelo, mediante la ponderación de Akaike ( $w_i$ ).

$$W_i = \frac{e^{-0.5\Delta_i}}{\sum_{i=1}^4 e^{-0.5\Delta_i}}$$

Posteriormente se calculó el estimado promedio del único parámetro común entre los modelos candidatos ( $\overline{LT}_{\infty}$ ), este se estimó al promediar la

variable de respuesta predicha ( $LT_i$ ) de cada modelo, utilizando los  $w_i$  correspondientes como ponderaciones (Burnham y Anderson, 2002).

$$\overline{LT}_\infty = \sum_{i=1}^4 w_i \widehat{LT}_{\infty, i}$$

El error estándar incondicional de  $\overline{LT}_\infty$  ( $EE(\overline{LT}_\infty)$ ) fue estimado como:

$$EE(\overline{LT}_\infty) = \sum_{i=1}^4 w_i \left( Var\left(\frac{\widehat{LT}_{\infty, i}}{g_i}\right) + (\widehat{LT}_{\infty, i} - \overline{LT}_\infty)^2 \right)^{\frac{1}{2}}$$

Donde:  $Var(\widehat{LT}_{\infty, i}|g_i)$  es la variación de la longitud asintótica estimada según el modelo  $g_i$ , condicionada al modelo (Burnham y Anderson, 2002). Los intervalos al 95% de confianza de la  $\overline{LT}_\infty$  ( $IC(\overline{LT}_\infty)$ ) fueron estimados como:  $\overline{LT}_\infty \pm 2EE(\overline{LT}_\infty)$  (Burnham y Anderson, 2001).

#### 6.7.6 Comparación del crecimiento entre sexos

En caso de que los resultados del enfoque multimodelo indiquen que ambos sexos comparten un modelo que describa el comportamiento del crecimiento individual con alto soporte estadístico ( $\Delta_i < 2$ ), se compararan las curvas generadas mediante el Análisis de la Suma Residual de Cuadrados (ARSS) (Chen *et al.*, 1992):

$$F = \frac{\frac{RSS_p - RSS_s}{3(K-1)}}{\frac{RSS_s}{N-3K}}$$

Donde: F es el estadístico F con  $3 \times (K - 1)$  y  $N - 3 \times K$  grados de libertad, K es el número de curvas que se compara, N es el tamaño de la muestra total o agrupada, RSSs es suma de cuadrados residuales por sexo y RSSp es suma de cuadrados residuales del ajuste de agrupado (Haddon, 2011).

En caso de identificar diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre sexos, se estimará y graficará la razón de cambio en longitud total por sexo por unidad de

tiempo (año<sup>-1</sup>). Para esto se calculará la longitud total esperada ( $LT_{ESP}$ ) por sexo para el modelo en común con mayor soporte estadístico y un intervalo de tiempo equivalente a la edad máxima registrada en cualquiera de los dos sexos, esto se realizará utilizando los parámetros previamente estimados en el presente trabajo, posteriormente, se graficará la diferencia entre la  $LT_{ESP}$  en el año  $t_{+1}$  y en el año  $t$ . Esto permitirá entender gráficamente la ubicación del punto de inflexión y cambios en la tendencia de la tasa de crecimiento individual por sexo para *B. panamensis*.

## 6.8 Tasas de mortalidad y explotación

### 6.8.1 Mortalidad total

Para estimar la mortalidad total ( $Z$ ) se utilizó la curva de captura usando el modelo de Baranov (Gulland, 1978). Donde se considera a la abundancia por grupo de edad en la captura como un reflejo de la abundancia de la población.

$$n = ae^{-bt}$$

Dónde:  $n$  es el número de organismos,  $a$  es el intercepto,  $b$  es el negativo de la mortalidad total y  $t$  es la edad en años de los organismos.

### 6.8.2 Mortalidad natural

La tasa instantánea de mortalidad natural ( $M$ ) se calculó utilizando nueve ecuaciones (Tabla IV), las cuales se encuentran contenidas dentro de la función "M.empirical" del paquete "fishmethods" del software "R" (enumeradas en la Tabla III, de acuerdo al paquete), así, una vez parametrizadas las ecuaciones y obtenidos los resultados de estas, los estimados fueron promediados sin ponderación; los parámetros de historia de vida utilizados para alimentar a estas ecuaciones, provienen en su mayoría del presente trabajo y de una extensa revisión bibliográfica. Los parámetros utilizados fueron:  $LT_{\infty}$ , longitud asintótica;  $W_{\infty}$ , peso asintótico y  $k$ , tasa de crecimiento obtenidos del modelo de crecimiento individual de von Bertalanffy;  $T$ , temperatura superficial media anual del agua;  $t_{max}$ , edad máxima observada para la especie;  $t_m$ , edad de madurez sexual;  $Bl$ ,

longitud del cuerpo en cm;  $L$ , longitud del pez a lo largo de la trayectoria del crecimiento.

**Tabla IV.** Ecuaciones utilizadas para la estimación de la tasa instantánea de mortalidad natural en *B. panamensis*.

Ecuación	Parámetros de historia de vida	Referencia
$\ln(M) = -0.0066 - 0.279 * \ln(L_{\infty}) + 0.6543 * \ln(k) + 0.4634 * \ln(T)$	$L_{\infty}, k, T$	(1) Pauly, 1980.
$\ln(M) = -0.0066 - 0.279 * \ln(W_{\infty}) + 0.6543 * \ln(k) + 0.4634 * \ln(T)$	$W_{\infty}, k, t_0$	(2) Pauly, 1980.
$M = at_{max}^b$	$t_{max}$	(3) Hoenig, 1983.
$\ln(Z) = 1.45 - 1.01 * \ln(t_{max})$	$t_{max}$	(3) Hoenig, 1983.
$M = 3k/e^{(akt_{max}-1)}$	$k, t_{max}$	(4) Alverson y Carney, 1975.
$M = 3k/e^{(t_m K)-1}$	$k, t_m$	(5) Roff, 1984.
$\ln(M) = 0.55 - 1.61\ln(L) + 1.44\ln(L_{\infty}) + \ln(k)$	$L, L_{\infty}, k$	(9) Gislason et al., 2010.
$M = 4.899t_{max}^{-0.916}$	$t_{max}$	(10) Then <i>et al.</i> , 2014.
$M = 4.118k^{0.73}L_{\infty}^{-0.33}$	$L_{\infty}, k$	(11) Then <i>et al.</i> , 2014.

### 6.8.3 Tasa de explotación

La tasa de explotación (E) se estimó utilizando la ecuación de Gulland (1971).

$$E = \frac{F}{Z}$$

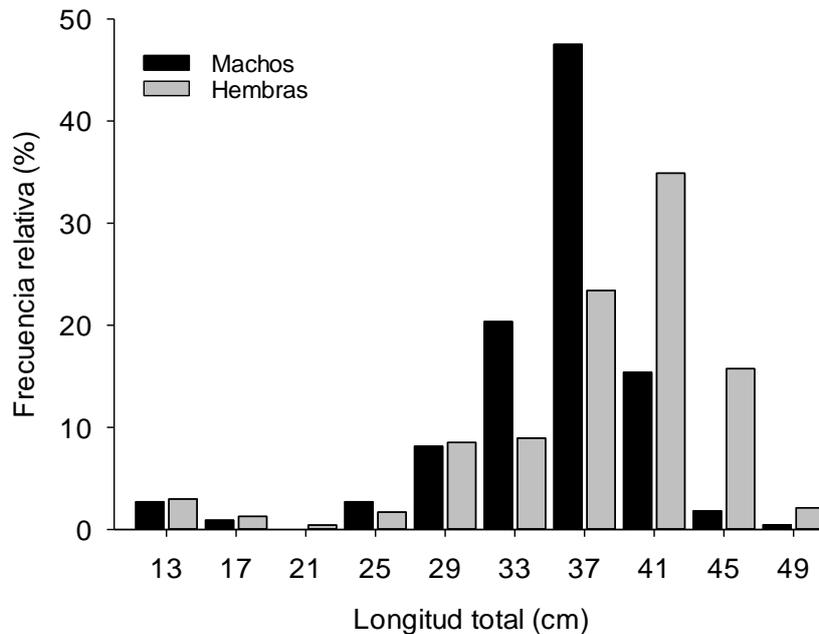
Donde: F es la mortalidad por pesca (Z-M),

Esta relación asume que la tasa de explotación óptima ocurre cuando la mortalidad por pesca (F) es igual a la mortalidad natural (M), por lo que de manera general se considera que esto sucede cuando E es igual a 0.5.

## VII. RESULTADOS

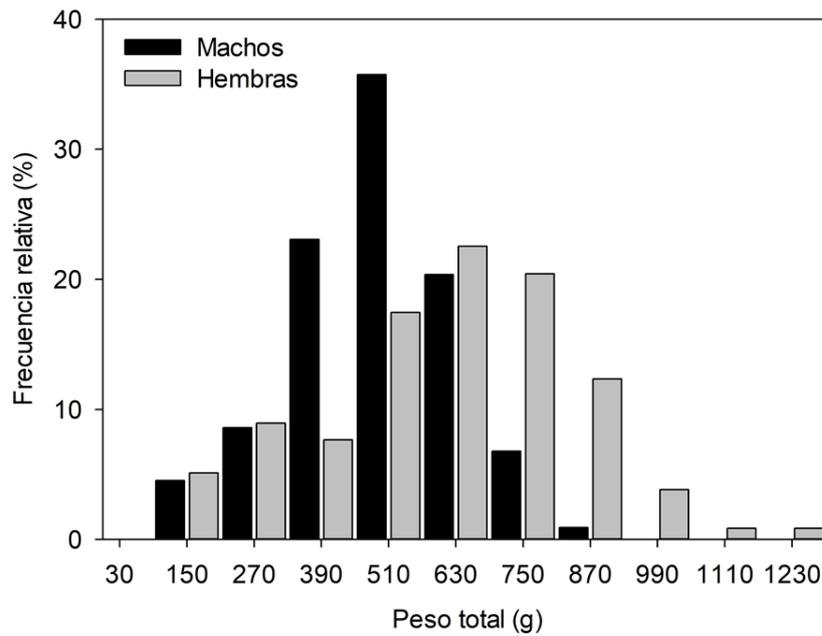
### 7.1 Estructura de tallas y pesos

La estructura de tallas de machos y hembras mostraron diferencias significativas ( $D_{\max}= 0.011$ ;  $P= 0.001$ ). En ambos sexos se registraron tallas de 13 a 49 cm de LT; sin embargo, las clases de tallas con mayor frecuencia en los machos fueron las de 33, 37 y 41 cm LT, con 83% (Fig. 4), mientras que, en hembras fueron más frecuentes las clases de tallas 37, 41 y 45 cm LT (Fig. 4). Las hembras representaron a los organismos de mayor tamaño en la población de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.



**Figura 4.** Distribución de la frecuencia de tallas de machos ( $n=221$ ) y hembras ( $n=235$ ) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

La estructura del peso total entre sexos mostró diferencias significativas ( $D_{\max}=0.016482$ ,  $P=0.001$ ). Las hembras estuvieron mejor representadas entre los intervalos de clase de 510 y 750 g (Fig. 5). Los machos, por su parte, estuvieron representados por los intervalos de clase 309 y 630 (Fig. 5).



**Figura 5.** Distribución de la frecuencia del peso total de machos (n=221) y hembras (n=235) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

## 7.2 Composición sexual

Al evaluar la composición sexual para el total de la muestra de *B. panamensis*, no se encontraron diferencias significativas entre la proporción 1:1 ( $\chi^2=0.43$ ,  $P=0.512$ ), a excepción del mes de julio de 2015 en el que dominaron las hembras sobre los machos (2.33:1; Tabla V).

**Tabla V.** Composición sexual mensual y total para *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

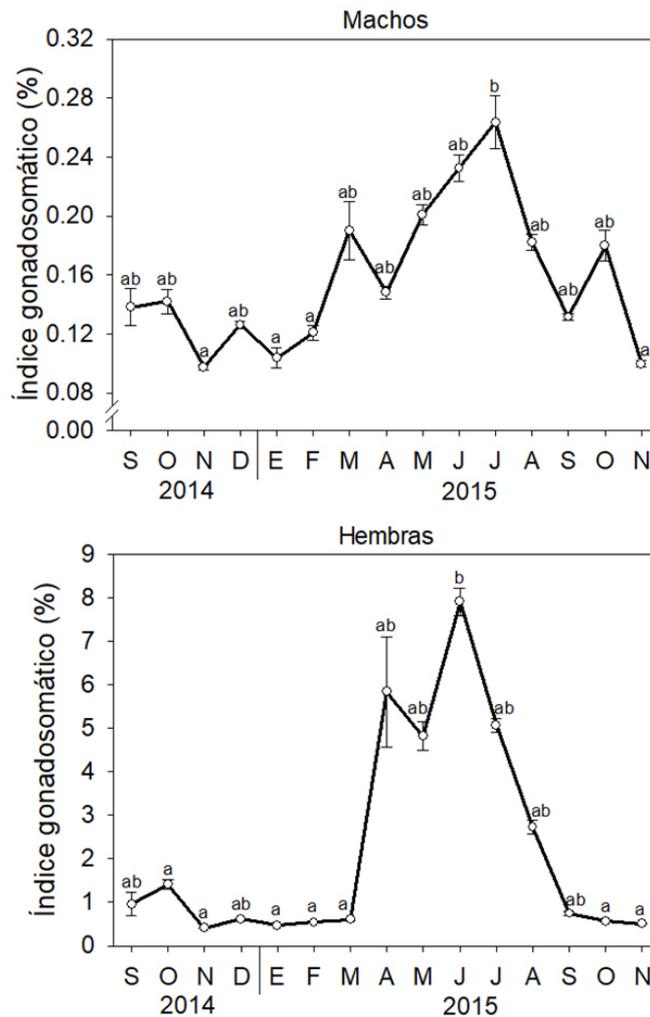
Año	Mes	Machos	Hembras	n total	Proporción	Valor esperado	$\chi^2$	p
2014	Septiembre	4	5	9	1M:1.25H	4.5	0.11	0.739
	Octubre	12	22	34	1M:1.83H	17.0	2.94	0.086
	Noviembre	23	12	35	1M:0.52H	17.5	3.46	0.063
	Diciembre	6	10	16	1M:1.67H	8.0	1.00	0.317
	Enero	26	22	48	1M:0.85H	24.0	0.33	0.564
	Febrero	20	28	48	1M:1.40H	24.0	1.33	0.248
	Marzo	15	15	30	1M:1H	15.0	0.00	1.000
	Abril	15	15	30	1M:1H	15.0	0.00	1.000
2015	Mayo	15	15	30	1M:1H	15.0	0.00	1.000
	Junio	11	15	26	1M:1.36H	13.0	0.62	0.433
	Julio	9	21	30	1M:2.33H	15.00	4.80	0.028*
	Agosto	26	20	46	1M:0.77H	23.00	0.78	0.376
	Septiembre	18	8	26	1M:0.44H	13.00	3.85	0.050
	Octubre	8	13	21	1M:1.63H	10.50	1.19	0.275
	Noviembre	13	14	27	1M:1.0.8H	13.50	0.04	0.847
TOTAL		221	235	456	1M:1.1H	228.00	0.43	0.512

El asterisco (\*) indica diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) y se rechaza  $H_0$ ,  $\chi^2$  es el estadístico de prueba y  $p$  es la probabilidad.

## 7.2 Época reproductiva y estado de condición energético

### 7.2.1 Índice gonadosomático

La variación mensual del IGS de machos y hembras se muestra en la figura 6, en la que se observan diferencias significativas entre los valores del IGS por mes, para hembras ( $F_{(14,209)} = 3.107$ ,  $p = 0.0002$ ) y machos ( $F_{(14,196)} = 2.711$ ,  $p = 0.0011$ ), durante el periodo evaluado. El IGS de las hembras presentó dos picos altos, el primer incremento lo tuvo de marzo (0.6%) a abril (5.8%), el cual disminuyó en mayo (4.8%) e incrementó hasta alcanzar su pico máximo en junio (7.9%). En el caso de los machos, estos presentaron al menos tres picos altos en su IGS; el primero tuvo lugar en marzo (0.19%) y el segundo que fue el que presentó el mayor incremento, ocurrió en julio (0.26%), y el último, se presentó en octubre (0.18%). Los incrementos máximos del IGS de machos y hembras durante marzo a julio de 2015, podrían ser un indicar claro que durante esos meses las gónadas de *B. panamensis* alcanzan su máximo desarrollo. Se encontró una fuerte correlación positiva y significativa ( $r_s = 0.80$ ,  $p = 0.0003$ ) entre el IGS de ambos sexos.

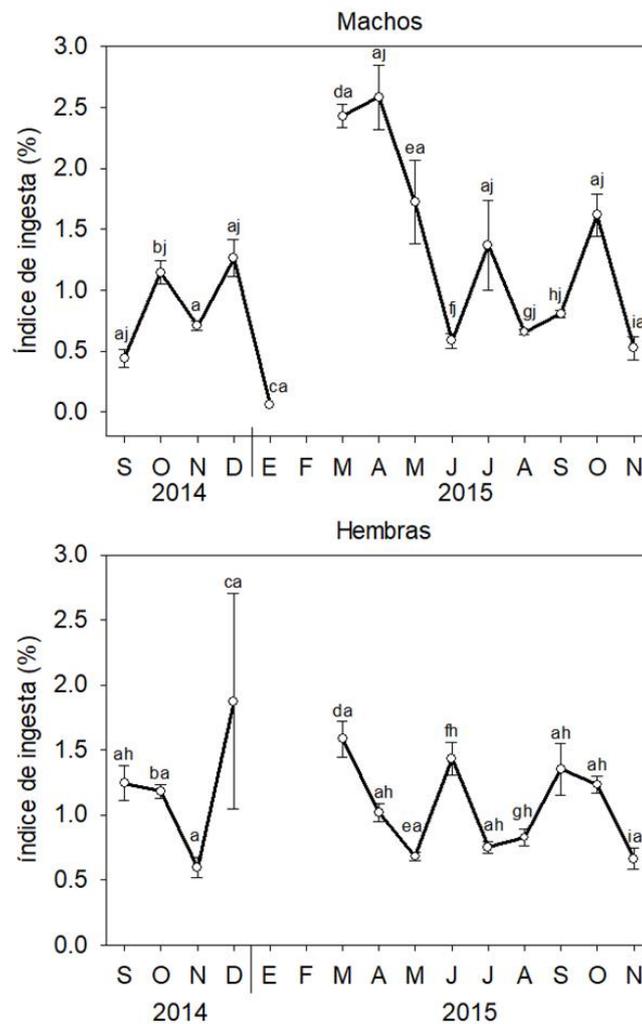


**Figura 6.** Variación del índice gonadosomático (IGS) de machos (n= 211) y hembras (n= 224) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar.

### 7.2.2 Índice de ingesta

La figura 7 muestra la variación mensual porcentual del II durante el periodo evaluado, con diferencias significativas entre meses para hembras ( $F_{(14,209)} = 3.107$ ,  $p = 0.0002$ ) y para machos ( $F_{(14,196)} = 2.711$ ,  $p = 0.0011$ ). Los picos más altos del II de machos y hembras se presentaron durante los meses de diciembre de 2014 y marzo de 2015 (Fig. 7). Al correlacionar el II de machos y hembras, se encontró una débil correlación, positiva y no significativa ( $r_s = 0.41$ ,  $p = 0.1261$ ). En machos se registró una disminución del II durante mayo y junio, mientras que en hembras ocurrió durante abril y mayo (Fig. 7), y de acuerdo con el IGS, dicha disminución coincide con la época desove e incubación (huevos y

crías) de *B. panamensis*. Por otro lado, es importante mencionar que el peso del estómago no se obtuvo durante febrero de 2015 en machos y durante enero y febrero de 2015 en hembras, por ello aparecen espacios en blanco en dichos meses.

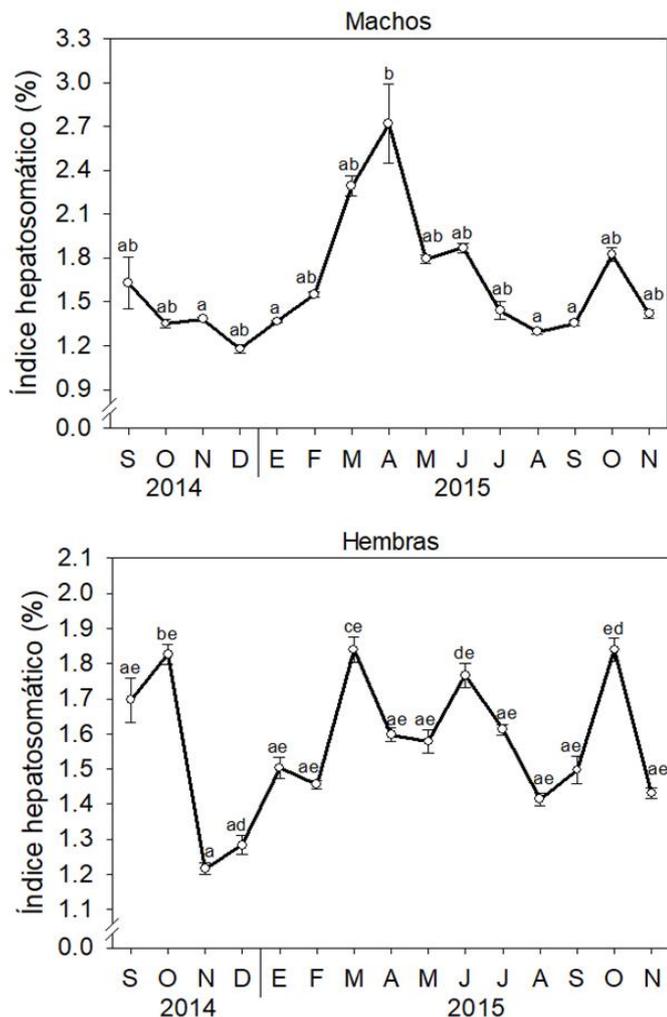


**Figura 7.** Variación del índice de ingesta (II) de machos (n=101) y hembras (n=113) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar.

### 7.2.3 Índice hepatosomático

El IHS mostró diferencias significativas entre meses para hembras ( $F_{(14,209)} = 3.396$ ,  $p = 0.0000$ ) y para machos ( $F_{(14,196)} = 1.8232$ ,  $p = 0.0374$ ). El IHS de machos presentó un incremento notable a partir de febrero, alcanzando su máximo (2.7%) en abril y comenzó a disminuir en mayo (1.8), llegando a su

mínimo (1.3%) en agosto (Fig. 8). Por otra parte, el IHS de las hembras mantuvo una oscilación constante durante todos los meses (Fig. 8), el valor mínimo (1.22%) lo registró en noviembre de 2014 y el máximo en marzo y octubre (1.84%) de 2015 (Fig. 8). Se encontró una moderada correlación, positiva y significativa ( $r_s = 0.61$ ,  $p = 0.0164$ ) entre el IHS de machos y hembras.

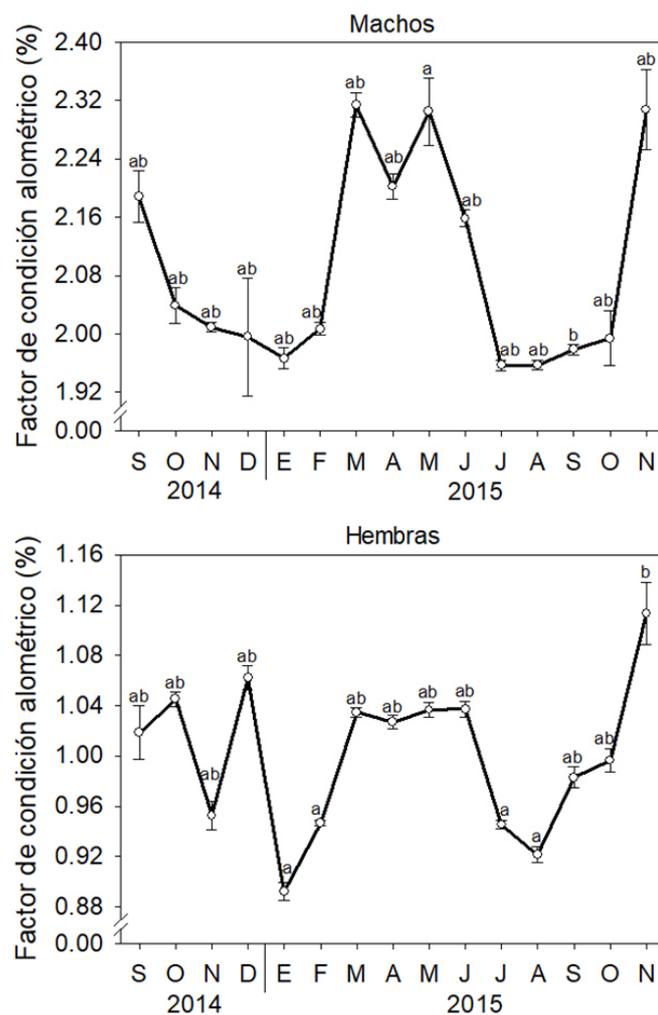


**Figura 8.** Variación del índice hepatosomático de machos ( $n=211$ ) y hembras ( $n=224$ ) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar.

#### 7.2.4 Factor de condición alométrico

Los valores de  $K_A$  presentaron diferencias significativas entre meses, para hembras ( $F_{(14,209)} = 3.37$ ,  $p = 0.0000$ ) y para machos ( $F_{(14,196)} = 2.635$ ,  $p = 0.0015$ ). La variación mensual de  $K_A$  en machos de *B. panamensis* fue moderada, los valores mínimos se registraron de octubre de 2014 a febrero de 2015 y de julio

a octubre de 2015, mientras que los valores máximos (2.0% a 2.3%) se presentaron entre los meses de marzo a mayo y noviembre de 2015 (Fig. 9). Por su parte, el  $K_A$  de hembras mostró menos variación (0.9% a 1.1%) y se mantuvo constante (1.0%) de marzo a julio (Fig. 9). Se encontró una moderada correlación, positiva y significativa ( $r_s = 0.70$ ,  $p = 0.0034$ ) entre sexos. Ambos sexos de *B. panamensis* mostraron una buena condición corporal previo (febrero, marzo) y durante la época reproductiva (abril, mayo, junio y julio), posterior a esto, fue notorio una pérdida en la condición corporal (julio y agosto).



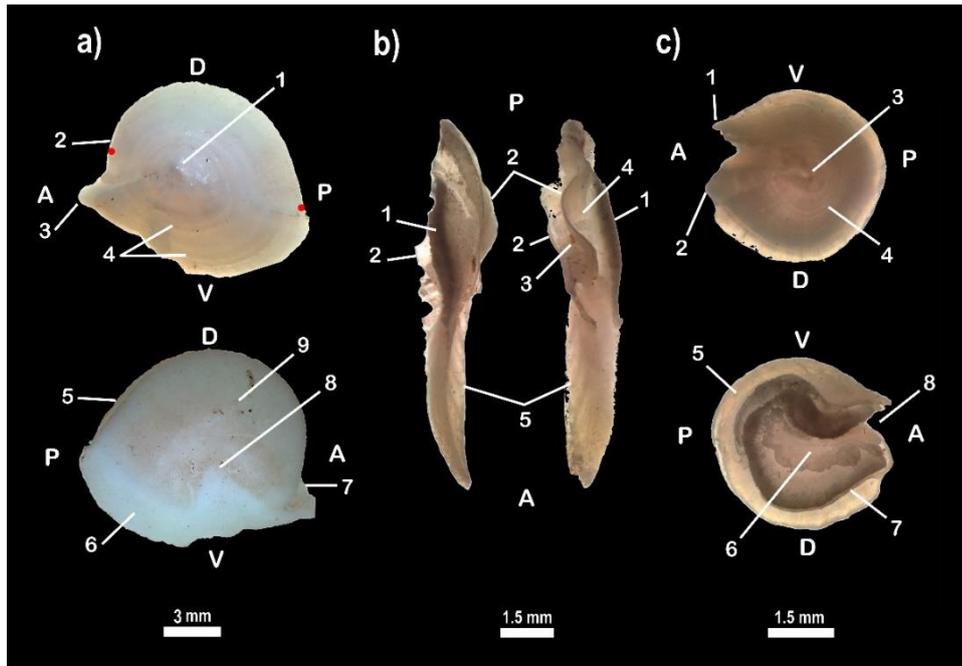
**Figura 9.** Variación mensual del factor de condición ( $K_A$ ) de machos ( $n = 211$ ) y hembras ( $n = 224$ ) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Las letras diferentes sobre las barras muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los valores mensuales. Las barras indican el error estándar.

### 7.3 Descripción macroscópica y microscópica de los otolitos

Los otolitos *lapilli* de *B. panamensis* son grandes (> 12 mm) y gruesos, con un aspecto globoso (círculo grueso), comprimidos, con el rostrum más desarrollado que el antirostrum, además presenta bandas de crecimiento en la superficie dorsal, difíciles de identificar en peces viejos debido a que se traslapan cerca del borde (Tabla VI; Fig. 10a). Por su parte, los *sagittae* son alargados (<10 mm), el margen anterior es más puntiagudo que el margen posterior, tiene un par de alas dorsales y ventrales que se retuercen desde el medio hasta el margen posterior del otolito; es una estructura frágil, con algunas bandas de crecimiento desde la parte media hasta el margen anterior del otolito, las cuales son difícil de identificar (Tabla VI; Fig. 10b). Por otro lado, los *asterisci* son pequeños (4.5 mm), más que los *lapilli* y *sagittae*, son muy frágiles, translúcidos y de forma circular, con bordes ligeramente ondulados, la cara es angular, mientras que el antirostrum es más o menos puntiagudo y poco desarrollado, lográndose apreciar entre una amplia excisura; asimismo, la fosa acústica presenta granulaciones en la superficie (Tabla VI; Fig. 10c).

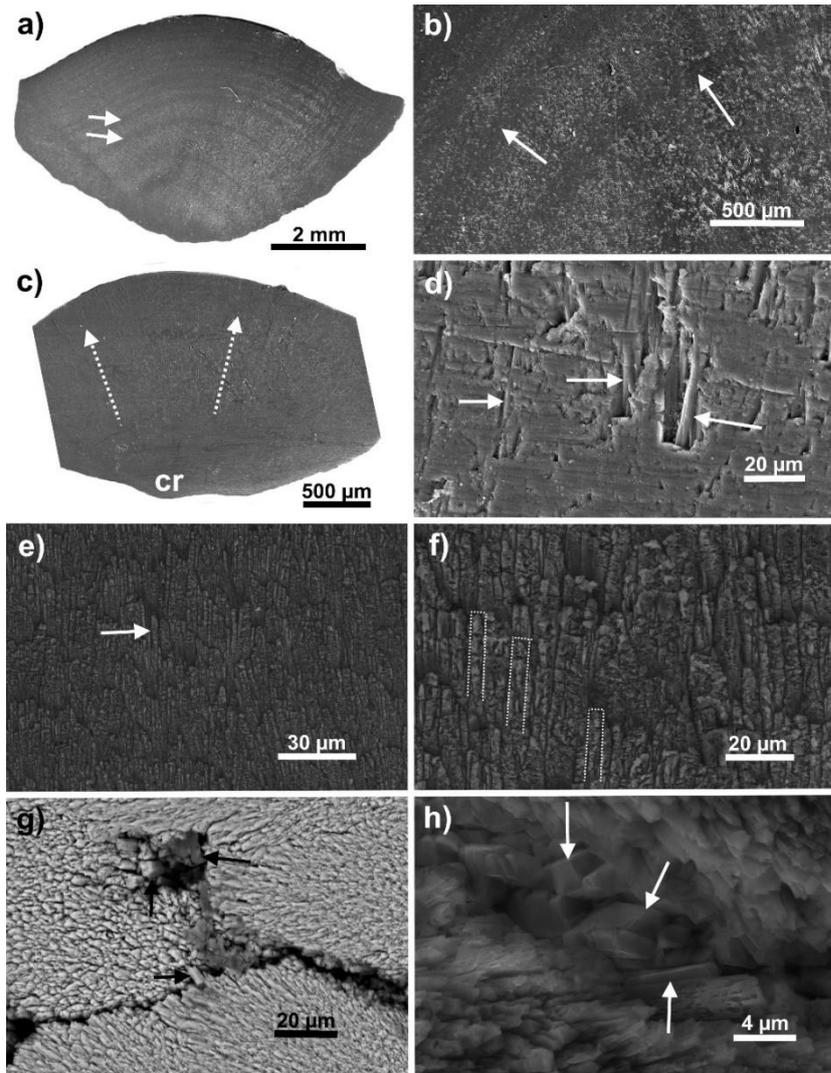
**Tabla VII.** Características morfológicas de los otolitos de *B. panamensis*, señaladas en la figura 10.

n	<i>Lapillus</i>	<i>Sagitta</i>	<i>Asteriscus</i>
1	Núcleo	Ala ventral	Rostrum
2	Antirostrum	Ala dorsal	Antirostrum
3	Rostrum	Fisura dorsal	Núcleo
4	Anillos de crecimiento	Fisura ventral	Anillo de Crecimiento
5	Fosa anterodistal semipronunciada	Anillos de crecimiento	Lobus major
6	Depresión mesial superficial		Sulcus "fosa acústica";
7	Curva mesial interna		Canaliculum
8	Sulcus acústico indistinto		Excisura "hendidura"
9	Gibbus maculae		



**Figura 10.** Otolitos de *B. panamensis* con enumeración de sus características morfológicas. Orientación de los otolitos en el pez: dorsal (D), ventral (V), anterior (A) y posterior (P). Los puntos rojos en el lapillus indican de extremo a extremo el diámetro del otolito.

Bajo el SEM, la microfotografía de bajo aumento de la cara cortada del otolito *lapillus* mostró bandas oscuras y blanquecinas (Fig. 11a-b), de las cuales aparecieron áreas más oscuras como resultado de la absorción de electrones asociada a la presencia de material orgánico insoluble. También se observaron tonalidades oscuras en todo el otolito (Fig. 11a), incluso en bandas blanquecinas, lo que indica que la matriz orgánica se distribuye por todo el otolito, pero con mayor concentración en las zonas más oscuras. Asimismo, se pudo apreciar que los *lapilli* presentan cristales de aragonito de forma prismática, largos y agrupados (Fig. 11e-f), y el crecimiento prismático es radial, desde el núcleo hasta el borde del otolito (Fig. 11c-d). La superficie de los cristales de aragonito es lisa y la forma prismática es variable (cuadrada, rectangular, pentagonal, hexagonal o irregular) (Fig. 11g-h). El ancho de los cristales de aragonito es de aproximadamente  $3,7 \pm 1,3 \mu\text{m}$ .



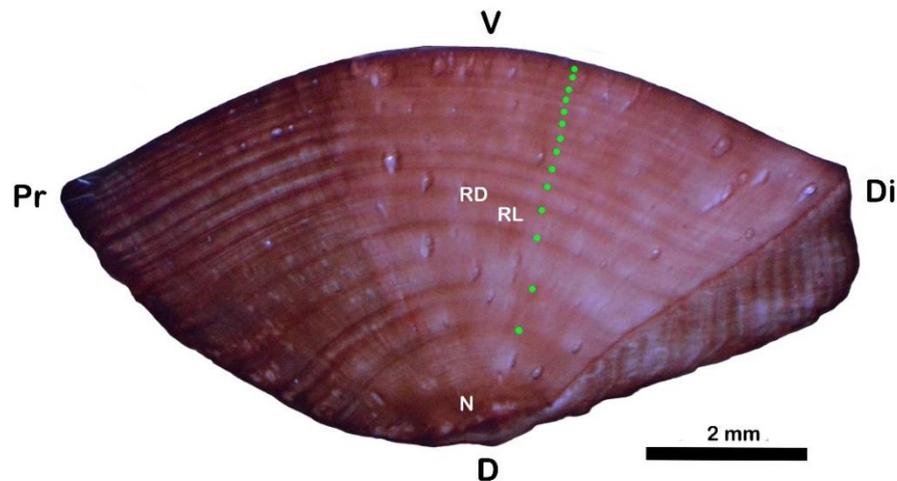
**Figura 11.** Micrografías electrónicas de barrido de otolitos *lapilli* de *B. panamensis*. a y b) Bandas oscuras (flechas) y blanquecinas en la cara cortada del otolito. c y d) Estrías del núcleo (cr) que indican el crecimiento radial (flechas punteadas) de los cristales de aragonito (flechas con línea continua). e y f) Los cristales de aragonito agrupados a lo largo (flechas y marcas de puntos). g y h) Vista de cristales de aragonito que revela la forma prismática variable (flechas).

## 7.4 Determinación de la edad

### 7.4.1 Periodicidad y patrón de formación de anillos de crecimiento

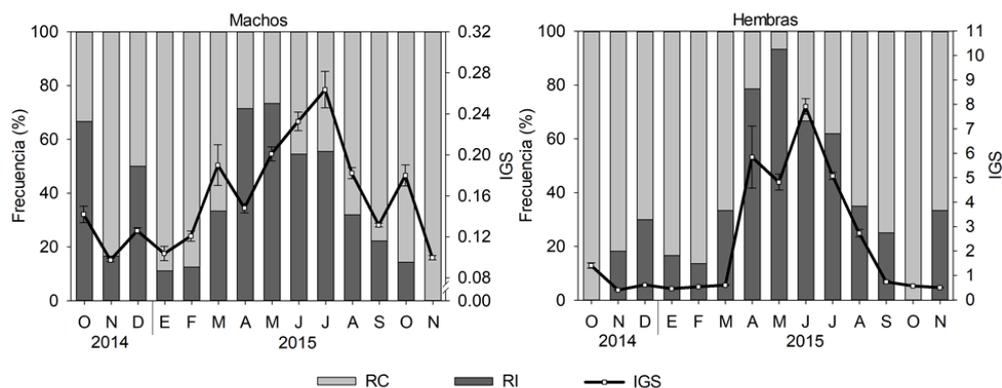
Un total de 371 otolitos *lapilli* de 176 machos y 195 hembras de *B. panamensis* fueron cortados, teñidos y examinados adecuadamente. Los otolitos *lapilli* forman anillos de crecimiento cuya banda de color rojo claro (RC) era más ancha y con menos fijación de colorante rojo neutro, lo que indica una mayor acumulación de cristales de calcio en la matriz de proteínas debido al

crecimiento; y cuya banda de color rojo intenso (RI) era más estrecha y con una mayor fijación del colorante rojo neutro, lo que indica una acumulación menor de cristales de calcio en la matriz de la proteína debido a la desaceleración del crecimiento (Fig. 12).



**Figura 12.** Sección transversal del otolito *lapillus* de *B. panamensis* teñido con rojo neutro, observado bajo luz reflejada. Orientación del otolito en el pez: dorsal (D), ventral (V), proximal (Pr) y distal (Di). Estructuras: núcleo (N), banda color rojo claro (RC), banda color rojo intenso (RI). Los puntos verdes indican los anillos de crecimiento.

Las frecuencias mensuales de las bandas RC y RI en el borde de los otolitos mostraron que un anillo de crecimiento se forma anualmente, porque su comportamiento presentó una oscilación periódica por año. Las bandas RI en el borde de los otolitos (desaceleración del crecimiento) fueron menos frecuentes de octubre a febrero, y sus frecuencias comenzaron a aumentar durante marzo, alcanzando una frecuencia máxima de abril a julio (temporada de desaceleración del crecimiento), y disminuyeron en agosto y septiembre, y el comportamiento de las frecuencias de las bandas RC fue inverso, y presentó las frecuencias más altas durante agosto a marzo (temporada de crecimiento acelerado) (Fig. 13). La temporada de desaceleración del crecimiento coincide con los valores más altos del IGS en ambos sexos de *B. panamensis*, respaldado por una correlación positiva entre las frecuencias de las bandas RI en los bordes y el IGS (Fig. 13; Tabla VII).



**Figura 13.** Frecuencias mensuales de bandas rojo claro (RC) y rojo intenso (RI) en el borde de los otolitos *lapilli* y promedio mensual del índice gonadosomático (IGS) de machos y hembras de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California. Error estándar (barras).

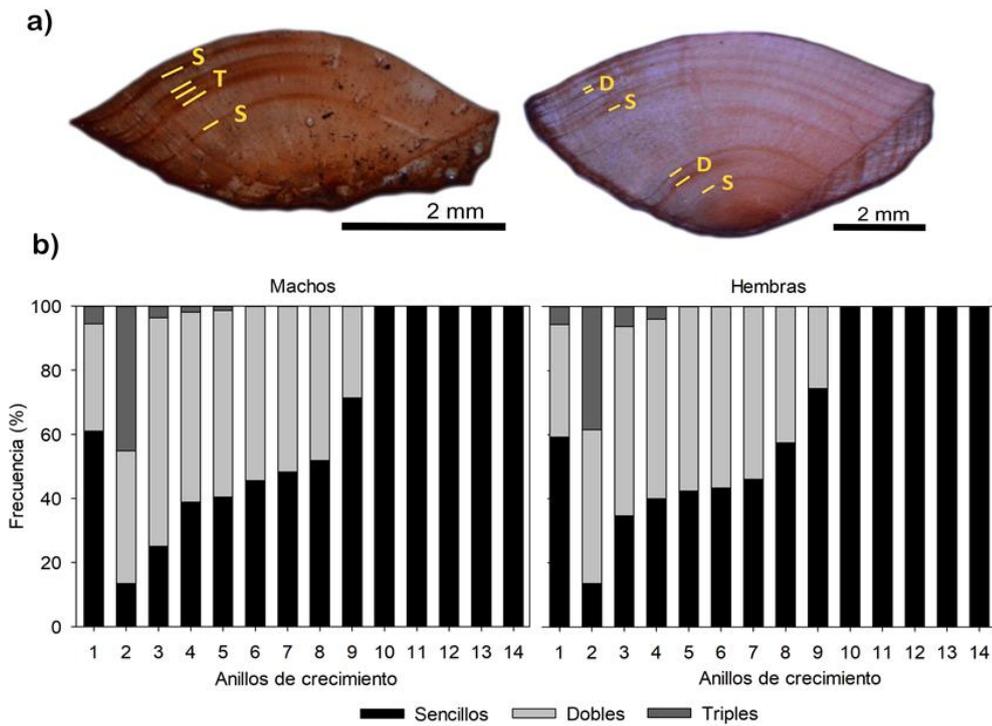
**Tabla VII.** Correlación del tipo de borde (RC y RI) con el índice gonadosomático (IGS) de machos (M) y hembras (H) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

Correlación	n	$r_s$	t(n-2)	p
RI-H & IGS-H	14	-0.68	-3.24	0.01
RC-H & IGS-H	14	0.68	3.24	0.01
RI-M & IGS-M	14	-0.67	-3.13	0.01
RC-M & IGS-M	14	0.67	3.13	0.01

Número de datos (n), coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ), estadístico t-student (t) y probabilidad (p).

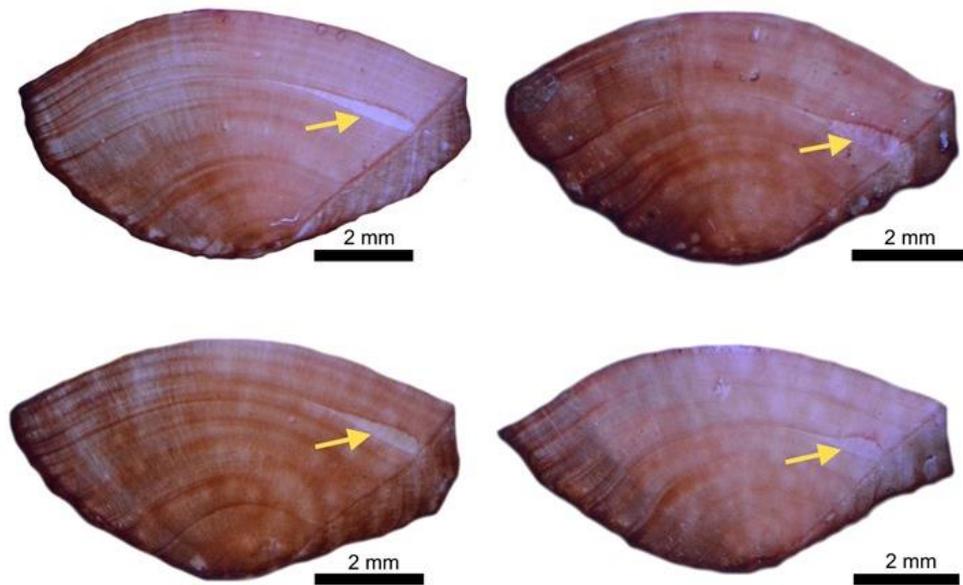
#### 7.4.2 Particularidades de los anillos de crecimiento

Algunos anillos de crecimiento de los otolitos *lapilli* en *B. panamensis* presentaron una composición diferente de las bandas RC y RI en el 35% de los individuos con respecto a lo descrito anteriormente. Por lo tanto, se identificaron tres tipos diferentes de anillos de crecimiento, caracterizados por bandas RI simples (S, normales), dobles (D) y triples (T) en su composición (Fig. 14a). Las bandas RI adicionales en los anillos de crecimiento D y T son discontinuas, es decir, las bandas no muestran continuidad alrededor del otolito completo (Fig. 8a). Los anillos de crecimiento T se observaron desde el primer anillo hasta el quinto en los machos y del primero al cuarto en las hembras; pero la frecuencia más alta (42%) se observó en el segundo anillo en ambos sexos (Fig. 14b). Los anillos de crecimiento D se observaron desde el primero hasta el noveno anillo (disminuido en el último) (Fig. 14b), y fueron más frecuentes (31%) que los anillos de crecimiento T (4%).



**Figura 14.** Secciones transversales del otolito *lapillus* de *B. panamensis* con diferentes tipos de anillos de crecimiento (a). Frecuencia relativa de los diferentes tipos de anillos de crecimiento (simple, doble y triple) con respecto al número total de anillos de crecimiento en los otolitos *lapilli* (b).

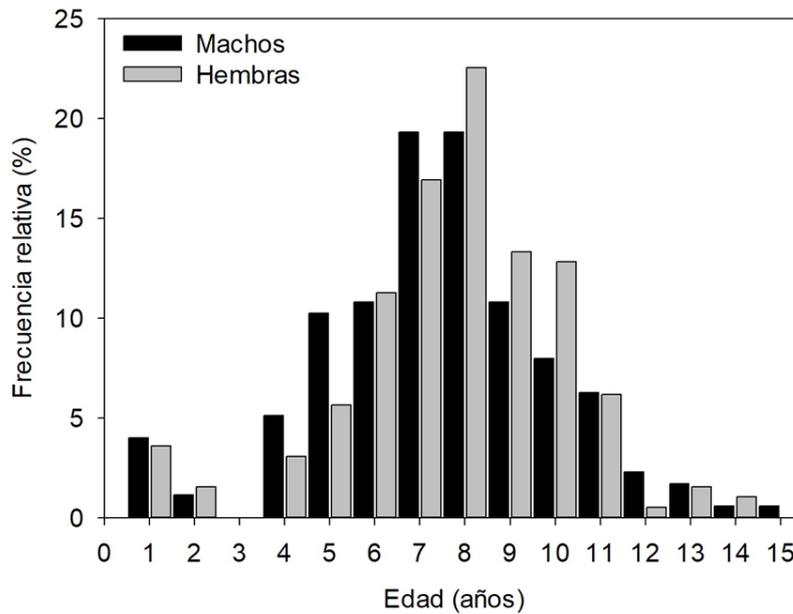
Además, se detectaron alteraciones del ancho de una banda RC entre el tercer y sexto anillo de crecimiento del otolito *lapillus*, en el 8,6% de los individuos. La alteración del ancho se ve como un ensanchamiento de la banda RC desde el margen posterior derecho hasta la parte media de la estructura otolítica (Fig. 15). Durante los años 2008, 2009, 2010, 2011 y 2012, correspondientes al registro de las alteraciones encontradas en las bandas RC en los *lapilli* de *B. panamensis*, fueron coincidentes con la presencia de los fenómenos climáticos el Niño y la Niña.



**Figura 15.** Secciones transversales del otolito *lapillus* de *B. panamensis* con alteración del ancho de una banda de rojo claro (RC) (flechas amarillas).

#### 7.4.3 Estructura de edades

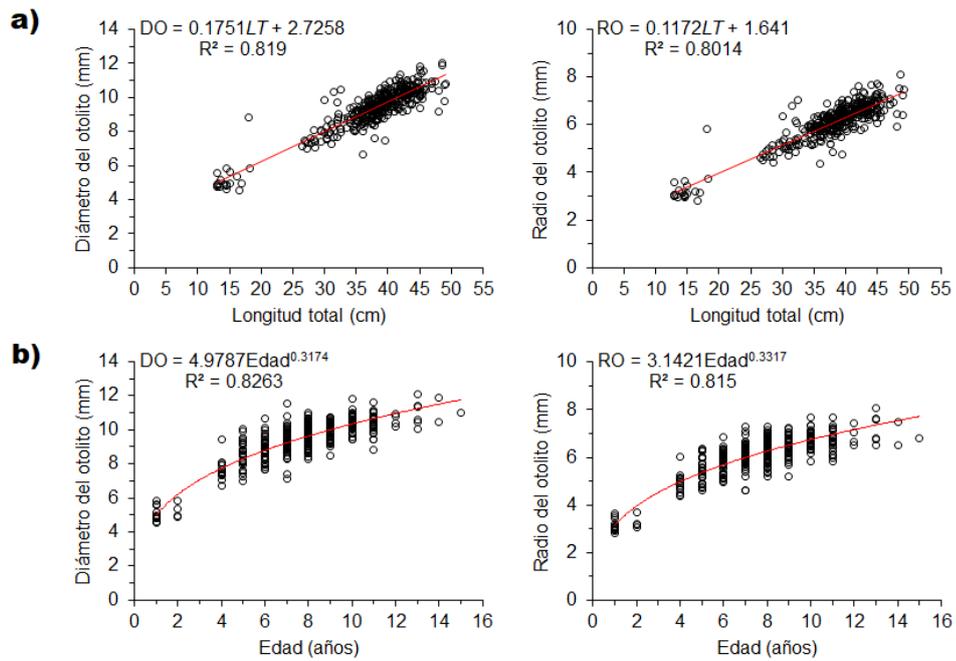
La población de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California la representaron organismos de uno a 14 años de edad en hembras ( $n=195$ ) y de uno a 15 años en machos ( $n=176$ ), los individuos viejos de cinco a nueve años fueron los más frecuentes y representaron al 70% de la población analizada (Fig. 16). La estructura de edades fue similar entre machos y hembras ( $D_{\max}= 0.021329$ ;  $P=0.1000$ ).



**Figura 16.** Estructura de edades de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

#### 7.4.4 Relación medidas del otolito, longitud total y edad del pez

El procesamiento y conteo de anillos de crecimiento en los 371 otolitos *lapilli* se realizaron sin dificultad. La precisión del conteo de anillos entre ambos lectores fue alta (PEP= 5.8% y CV= 8.1%). Los otolitos *lapilli* midieron de 4.6 a 12.1 mm de diámetro y 2.8 a 8.1 mm de radio. Los individuos presentaron tallas de 13 a 49.1 cm de LT y edades de 1 a 15 años. Las medidas DO-LT ( $R^2= 0.819$ ,  $P=0.0001$ ) y RO-LT ( $R^2= 0.8014$ ,  $P<0.0001$ ), se ajustaron adecuadamente a un modelo lineal, mientras que la relación DO-Edad ( $R^2= 0.8263$ ,  $P<0.0001$ ) y RM-Edad ( $R^2= 0.815$ ,  $P<0.0001$ ), se ajustaron mejor a un modelo potencial de manera positiva y significativa (Fig. 17). Los altos coeficientes de determinación muestran un alto grado de asociación entre las variables, es decir, los otolitos *lapilli* de *B. panamensis* crecen proporcionalmente conforme el pez aumenta de tamaño y se hace más viejo, por tanto, los *lapilli* fueron estructuras adecuadas para describir el crecimiento de *B. panamensis*.



**Figura 17.** Relación entre el diámetro (DO) y radio (RO) del *lapillus* contra la LT y la Edad (n= 360) de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

## 7.5 Descripción del crecimiento individual

Los cuatro modelos candidatos se ajustaron satisfactoriamente a cada conjunto de datos edad-talla (VIII), esto permitió incluir a todo el conjunto en la selección del mejor modelo, los cuales tienen un único parámetro en común y comparable ( $LT_{\infty}$ ).

**Tabla VIII.** Parámetros de crecimiento individual estimados a partir del conjunto de datos talla-edad para sexos combinados, hembras y machos de *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

Modelo	$LT_{\infty}$	$k$	$t_0$	$\delta$	$v$	$\gamma$	$-\ln(LL)$
<b>Sexos combinados</b>							
MCVB	45.22	0.25	-0.38				1490.20
Gompertz	43.75	0.37	1.40				1489.28
Logístico	42.89	0.48	2.43				1491.14
Schnute-Richards	44.05	0.41		-0.05	0.94	0.03	1489.21
<b>Hembras</b>							
MCVB	47.60	0.236	-0.36				776.85
Gompertz	45.74	0.35	1.58				775.80
Logístico	44.71	0.47	2.66				776.43
Schnute-Richards	45.60	0.32		-0.04	1.03	0.03	775.79
<b>Machos</b>							
MCVB	42.33	0.28	-0.38				683.24
Gompertz	41.25	0.40	1.19				683.50
Logístico	40.56	0.52	2.14				685.06
Schnute-Richards	42.33	0.63		-0.06	0.76	0.03	683.03

Al analizar los datos de sexos combinados, el modelo más adecuado fue Gompertz, seguido por MCVB y Logístico que mostraron un alto soporte estadístico ( $\Delta i = 1$  y  $\Delta i = 2$ , respectivamente) y, también pueden ser utilizados indistintamente en la descripción del crecimiento de esta especie en sexos combinados, mientras tanto, el modelo Schnute-Richards presentó un soporte estadístico moderado ( $\Delta i = 4$ ), por tanto, se recomienda utilizarlo con suma precaución o en la medida de lo posible, evitarlo (Tabla IX). Los estimados de  $LT_{\infty}$  fluctuaron entre 42.99 cm y 45.22 cm.

Para hembras, el modelo más adecuado fue Gompertz, seguido por el Logístico y MCVB con alto soporte estadístico ( $\Delta i = 1$  y  $\Delta i = 1$ , respectivamente), y para el modelo Schnute-Richards, se obtuvo el mismo resultado que para sexos combinados ( $\Delta i = 4.05$ ) (Tabla IX); los estimados de  $LT_{\infty}$  fluctuaron entre 44.71 cm y 47.60 cm. Finalmente, para machos el modelo que mejor describe la tendencia de los datos fue MCVB y Gompertz, mientras que el modelo Logístico y Schnute-Richards mostraron un soporte estadístico moderado ( $\Delta i = 2$  y  $\Delta i = 4$ , respectivamente) (Tabla IX); los estimados de  $LT_{\infty}$  fluctuaron entre 39.67 cm y 43.16 cm.

**Tabla IX.** Valores de AIC,  $\Delta_i$ ,  $w_i$ ,  $LT_\infty$  y la  $\overline{LT}_\infty$  promedio obtenidos de los modelos ajustados con los datos de longitud a la edad del total de datos y por sexo, para *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

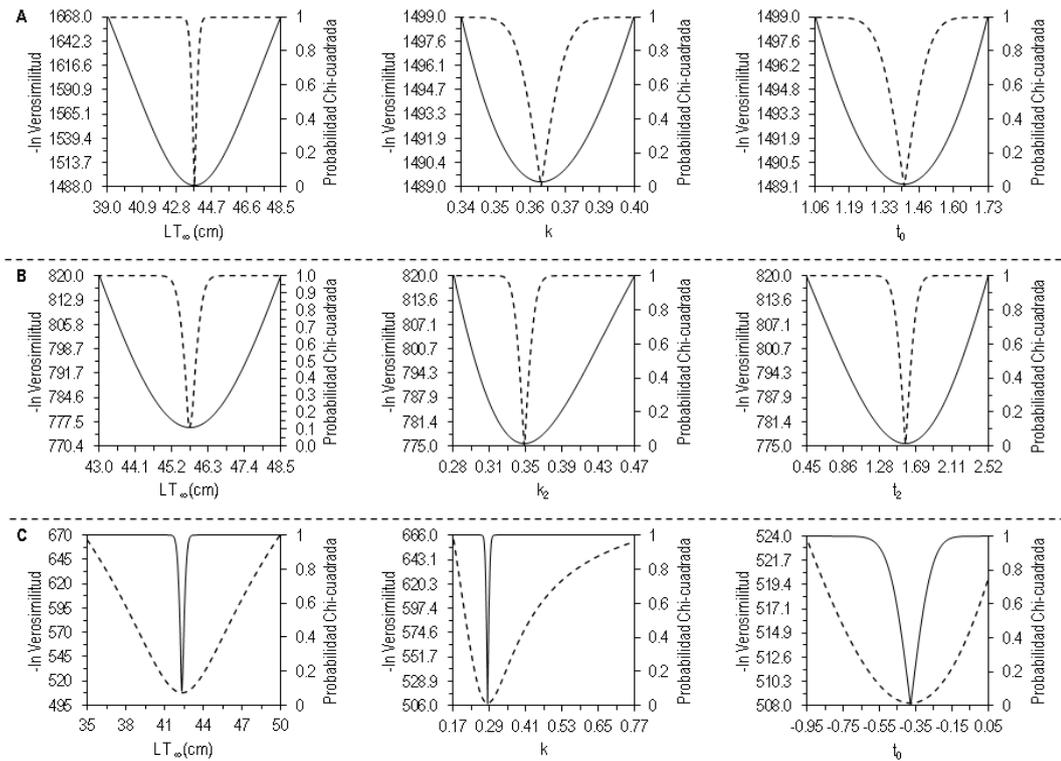
Modelos	$\theta_j$	AIC	$\Delta_i$	$w_i(\%)$	$LT_\infty(cm)$
<b>Sexos combinados</b>					
Gompertz	3	1495	0	27	43.75
MCVB	3	1496	1	26	45.22
Logístico	3	1497	2	25	42.89
Schnute-Richards	5	1499	4	22	44.05
<b>Hembras</b>					
Gompertz	3	782	0	41	45.74
Logístico	3	782	1	30	44.71
MCVB	3	783	1	24	47.60
Schnute-Richards	5	786	4	6	45.60
<b>Machos</b>					
MCVB	3	689	0	27	42.33
Gompertz	3	689	0	26	41.25
Logístico	3	691	2	24	40.56
Schnute-Richards	5	693	4	22	42.33

### 7.5.1 Longevidad

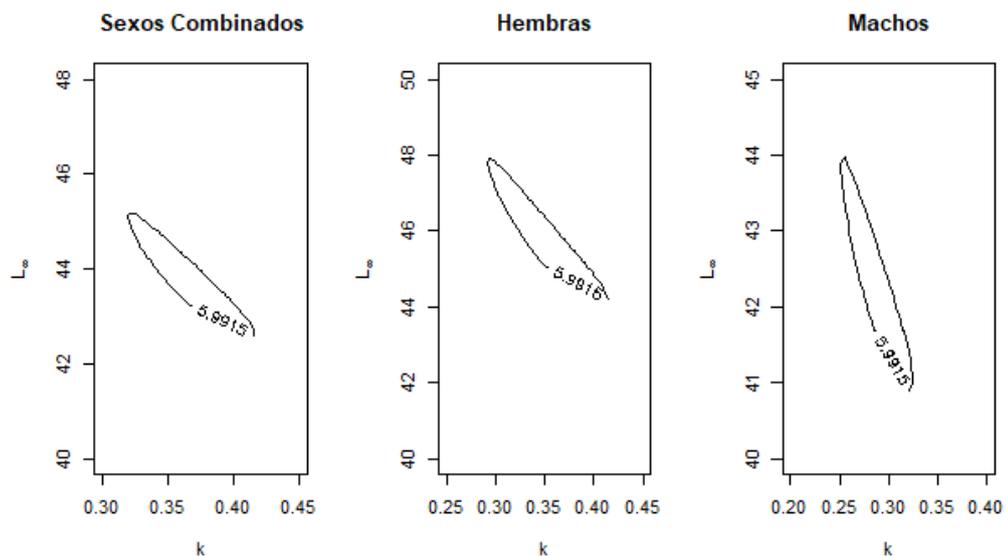
Los estimados de  $A_{0.95}$  obtenidos por set de datos indicaron que, para sexos combinados, *B. panamensis* tarda 11.45 años en alcanzar el 95% de la  $LT_\infty$  estimada; por sexos separados tenemos que, las hembras tardan 12.35 años, mientras que los machos tardan 10.14 años.

### 7.5.2 Intervalos de confianza

Los intervalos de confianza (95%) para el modelo más adecuado en el caso de sexos combinados:  $LT_\infty = 43.37/44.12$ ,  $k = 0.3517/0.3794$  y  $t_0 = 1.255/1.547$  (Fig. 18A), para hembras:  $LT_\infty = 45.3/46.2$ ,  $k = 0.336/0.366$  y  $t_0 = 1.39/1.76$  (Fig. 18B), y para machos:  $LT_\infty = 41.9/42.8$ ,  $k = 0.274/0.296$  cm y  $t_0 = -0.56/-0.203$  (Fig. 18C). Al calcular los contornos de verosimilitud para los parámetros  $LT_\infty$  (42.6-45.1 cm) y  $k$  (0.31-0.40 año<sup>-1</sup>) en sexos combinados,  $LT_\infty$  (44.1-47.9 cm) y  $k$  (0.29-0.40 año<sup>-1</sup>) en hembras y,  $LT_\infty$  (40.9-43.9 cm) y  $k$  (0.25-0.32 año<sup>-1</sup>) en machos, se observaron intervalos más amplios que cuando se calcularon individualmente (Fig. 19). En los tres casos, los parámetros de crecimiento mostraron una correlación fuerte e inversa, es decir, cuando uno de los parámetros aumentó su valor, el otro lo disminuyó y viceversa (Fig. 19).



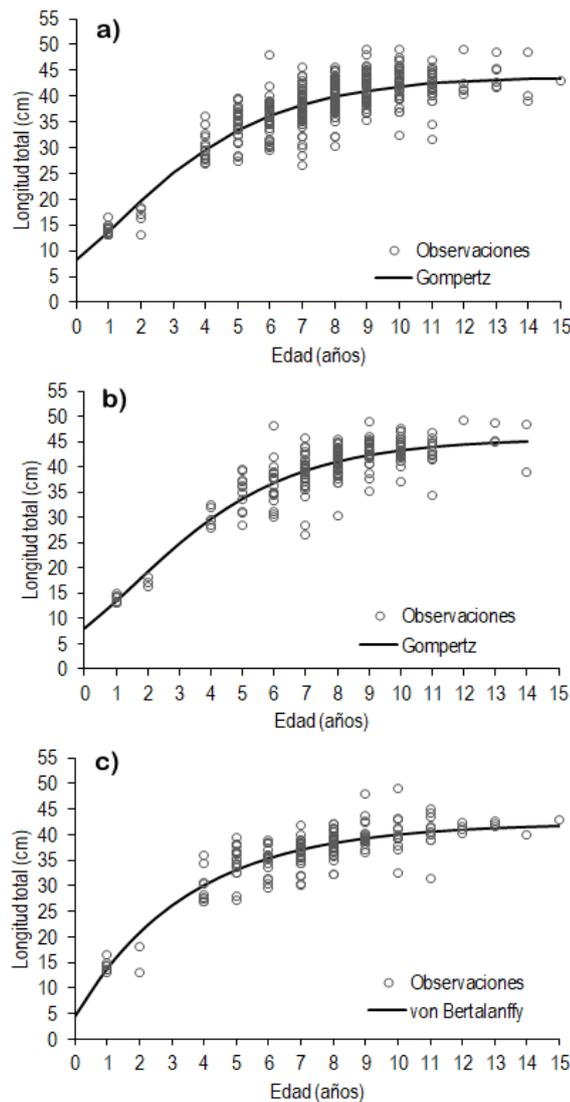
**Figura 18.** Perfiles de verosimilitud de los parámetros del modelo más adecuado en la descripción del crecimiento para cada set de datos de *B. panamensis* (A= sexos combinados, B= hembras y C= machos).



**Figura 19.** Contornos de verosimilitud para los parámetros  $LT_{\infty}$  y  $k$  que representan los intervalos de confianza conjuntos en cada set de datos y modelo de crecimiento más adecuado de *B. panamensis*.

### 7.5.3 Modelo de crecimiento promedio

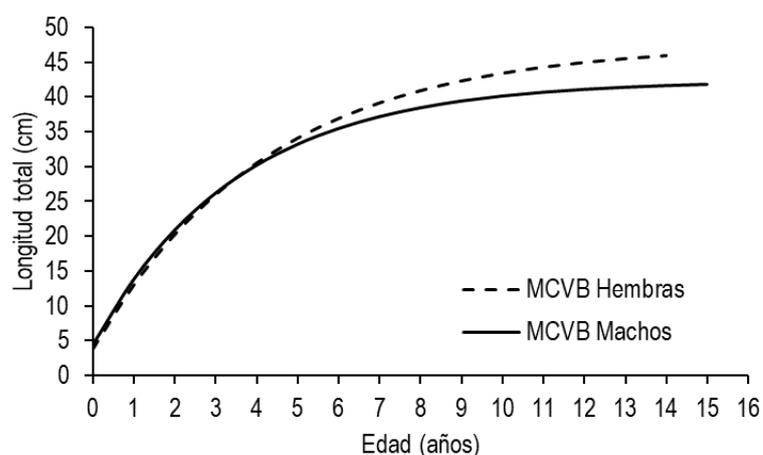
Dado que para ninguno de los sets de datos edad-talla evaluado se presentó un claro modelo ganador ( $w_i > 90\%$ ), se calculó el promedio ponderado de  $\overline{LT}_\infty$  (único parámetro común entre los modelos candidatos) e intervalos de confianza, para sexos combinados:  $\overline{LT}_\infty = 43.97$  e IC= 30.64/57.30; hembras:  $\overline{LT}_\infty = 45.89$  e IC= 31.65/60.12 y machos:  $\overline{LT}_\infty = 41.94$  e IC= 26.78/57.11. En la figura 20 se representa el modelo promedio estimado para cada set de datos de *B. panamensis*.



**Figura 20.** Curvas que describen el crecimiento individual de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California. Cada círculo representa un dato edad-talla y la línea representa la curva descrita por el modelo más adecuado por set de datos incluyendo el parámetro ( $\overline{LT}_\infty$ ) correspondiente en cada caso (a= Sexos combinados, b= Hembras y c= Machos).

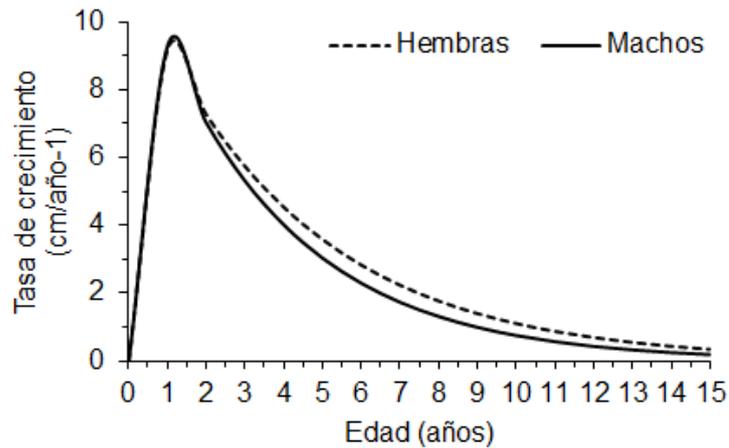
#### 7.5.4 Comparación del crecimiento entre sexos y razón crecimiento a la edad

En función de los resultados obtenidos del enfoque multimodelo, donde para ambos sexos (hembras y machos) el MCVB demostró ser adecuado y tener un robusto soporte estadístico para describir el crecimiento, se seleccionó para comparar las curvas de crecimiento individual (Fig. 21), identificando diferencias significativas en las curvas descritas por el modelo para cada sexo ( $F= 20.70$ ,  $P<0.05$ ). Al analizar el comportamiento de las curvas es notable que, durante los primeros cuatro años de vida ambos sexos mantienen el mismo patrón de crecimiento y, a partir de este punto, la talla a la edad por sexo presenta diferencias con una tendencia al aumento a través del tiempo (Edad 5= 0.95 cm, Edad 6= 1.51 cm, Edad 7= 2.04, Edad 8= 2.52 cm, Edad 9= 2.95 cm, Edad 10= 3.33 cm, Edad 11= 3.66 cm, Edad 12= 3.93, Edad 13= 4.17 y Edad 14= 4.36 cm).



**Figura 21.** Curvas de crecimiento por sexo descritas por el MCVB para *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

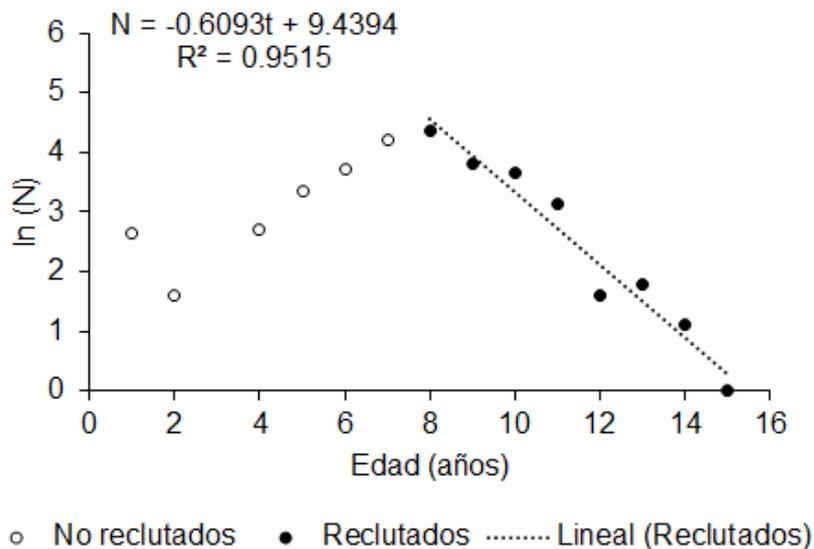
Posteriormente, al estimar la razón de cambio en la talla a la edad por año (tasa de crecimiento individual) por sexo, los resultados mostraron que las diferencias en el crecimiento realmente se manifiestan a partir de la Edad 2, el intervalo donde ambas curvas presentan la mayor diferencia se encuentra entre la Edad 4 y 7, es decir, el cambio en talla por unidad de tiempo es mayor para hembras que para los machos, por otra parte, en la Edad 14 y 15 las diferencias son comparables a las que se presentan en la Edad 1 (Fig. 22).



**Figura 22.** Razón de cambio en talla a la edad por sexo para *B. panamensis*.

### 7.6 Tasas de mortalidad y explotación

Con el objetivo de simplificar la estimación de la tasa de mortalidad total, se linealizó la ecuación de captura de Baranov (Gulland, 1978) y para el análisis, se consideró la información de abundancia por grupo de edad a partir del punto donde la especie está completamente reclutada a la pesquería (Edad 8) (Fig. 23). La información de abundancia por grupo de edad procede de los resultados publicados por Maldonado-Coyac *et al.* (2021) para esta especie en esta zona. El estimado de mortalidad total ( $Z$ ) fue de 0.61.



**Figura 23.** Estimación de la tasa de mortalidad total de *B. panamensis* mediante el ajuste de la curva de captura a los datos edad-abundancia plenamente reclutados.

Los estimados de mortalidad natural (M) por ecuación fluctuaron entre 0.24 y 0.67 (Tabla X), el total de estimados fue promediado sin considerar ponderación y el resultado obtenido fue 0.43.

**Tabla X.** Estimado de mortalidad natural (M) por ecuación utilizada para *B. panamensis* del sureste del Golfo de California.

Referencia por ecuación de mortalidad natural	M
(1) Pauly, 1980.	0.64
(2) Pauly, 1980.	0.56
(3) Hoenig, 1983.	0.30
(3) Hoenig, 1983.	0.28
(4) Alverson y Carney, 1975.	0.24
(5) Roff, 1984.	0.67
(9) Gislason et al., 2010.	0.30
(10) Then <i>et al.</i> , 2014.	0.41
(11) Then <i>et al.</i> , 2014.	0.43

La mortalidad por pesca (F) se estimó como la diferencia entre la mortalidad total y la mortalidad natural, resultando un valor de 0.18. Finalmente, el estimado de tasa de explotación fue de 0.30, coincidente con un status de sub-explotación del recurso.

## VIII. DISCUSIÓN

### 8.1 Estructura de tallas y pesos

La pesquería ribereña del sureste del Golfo de California incide sobre organismos de 22 a 49.5 cm de LT, siendo más frecuentes las hembras en tallas superiores a los machos. Resultados similares han sido reportados por Muro-Torres (2011) para la misma especie y también para *O. platypogon* (Muro-Torres, 2011; Anislado-Tolentino *et al.*, 2014; Denton-Castillo, 2016; Muro-Torres *et al.*, 2017). Al igual que en la estructura de tallas, las hembras de mayor peso fueron más frecuentes que los machos.

Para otras especies de bagres marinos como *A. guatemalensis*, se han registrado tallas de 6 a 27 cm de LT para el de la costa de Guerrero (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1976), aunque, se han encontrado tallas de 22.4 a 54 cm de LT para la costa de Oaxaca (Bautista-Romero *et al.*, 2012). Para *A. seemanni* (sinonimia con *A. gilberti*), las tallas reportadas oscilan entre los 18 y 26.5 cm de LT y para *Notarius troschelii* de 12 a 37.4 cm de LT en la costa de Oaxaca (Bautista-Romero *et al.*, 2012).

### 8.2 Composición sexual

De acuerdo con algunos autores, el uso de hábitat debido al rol biológico que desempeñan ambos sexos durante la época reproductiva, es uno de los principales factores implicados en el sesgo de uno de los dos sexos en la composición sexual de la población de bagres marinos. En primer lugar como ya se ha descrito en apartados anteriores, los bagres marinos machos son el único sexo que lleva a cabo el proceso de incubación de huevos y crías durante la reproducción, por lo que durante dicho proceso los machos realizan migraciones hacía aguas costeras someras que sirven como zonas de refugio y alimentación, para que las crías al ser liberadas de la boca puedan valerse por sí mismas (Rimmer y Merrick, 1983; Castañeda *et al.*, 2007); al mismo tiempo, las hembras permanecen en las zonas comunes de pesca, quedando susceptibles a ser capturadas por esa diferencia de hábitats (Rimmer y Merrick, 1983; Tilney, 1990; Mazzoni *et al.*, 2000; Castañeda *et al.*, 2007; Caballero-Chávez, 2013; Maciel *et*

*al.*, 2018b). De acuerdo con lo anterior, en *G. feliceps* y *G. ater* de la costa sudeste de Sudáfrica (Tilney, 1990), así como en *G. genidens* de la costa de Brasil (Maciel *et al.*, 2018b) y *B. marinus* de la costa de Campeche (Mendoza-Carranza y Hernández-Franyutti, 2005; Caballero-Chávez, 2013), se cumple dicha teoría de sesgo hacia las hembras por diferencia de uso de hábitat; sin embargo, en otras especies como *O. platypogon* y *B. panamensis* del sureste del golfo de California, se ha encontrado una composición sexual equilibrada (Muro-Torres y Amezcua, 2011; Amezcua y Muro-Torres, 2012; Denton-Castillo, 2016), con una única excepción encontrada durante el mes de julio en el presente trabajo, donde la composición estuvo sesgada hacia las hembras (2.33:1). A pesar de que se hayan obtenido resultados contrastantes en *B. panamensis*, respecto a otras especies y zonas de estudio, es de suma importancia conocer la biología de cada conjunto de especies, pues podría haber cierta incertidumbre en el conocimiento de la migración reproductiva, por ejemplo, la teoría de que los machos dejan de alimentarse durante un largo periodo cuando están incubando, no está totalmente esclarecida en *B. panamensis*, ya que no se han encontrado diferencias marcadas en los hábitos alimentarios (Muro-Torres *et al.*, 2017), además los machos siguen siendo capturados en igual proporción que las hembras en las mismas zonas de pesca y durante la época reproductiva e incubación de huevos y crías.

Aunque los bagres marinos machos son más susceptibles que las hembras a cualquier fenómeno ambiental o antropogénico durante la reproducción e incubación de huevos y crías que conlleva un largo periodo de tiempo y alto costo energético (Marais y Venter, 1991) y, además, tener limitado su desplazamiento en la columna de agua, no se encontró un patrón de segregación sexual en *B. panamensis*.

### **8.3 Época reproductiva y estado de condición energético**

Los mayores incrementos del IGS de machos y hembras de *B. panamensis* encontrados en el presente estudio, coincidieron con la época reproductiva reportada por Muro-Torres y Amezcua (2011) y para *O. platypogon* (Muro-Torres, 2011; Denton-Castillo, 2016) en el sureste del Golfo de California. Los valores

más altos del IGS de hembras 7.9 y machos 0.26 de *B. panamensis*, evidencian el gran tamaño que llegan a alcanzar los ovarios con respecto a los testículos, lo que es de suponerse, puesto que los bagres marinos Ariidae se caracterizan por poner de 14 a 184 huevos de gran tamaño (10-20 mm de diámetro), los cuales llegan a pesar más de tres gramos (Rimmer y Merrick 1983; Tilney 1990; Bruton, 1996; Gomes y Gerson-Araújo, 2004a; Helfman *et al.*, 2009; Maldonado-Coyac *et al.*, 2019). El IGS es considerado como un buen indicador de la temporada reproductiva de los peces (Vazzoler, 1996); sin embargo, la validación de la temporada y el ciclo reproductivo a través del análisis histológico del tejido gonadal de los peces, es un método más efectivo y confiable (Gomes y Gerson-Araújo, 2004a; Denton-Castillo, 2016; Maldonado-Amparo, 2017).

La variación en la condición nutricional de los peces, se puede ver afectada por diversos factores, entre ellos la disponibilidad de alimento, estacionalidad, proceso reproductivo u otros factores biológicos y ambientales (Muro-Torres, 2011; Mendoza-Carranza y Hernández-Franyutti, 2005). Dicha variación, puede ser evaluada por medio del K, que es un indicador ampliamente utilizado para describir la condición fisiológica de los peces (Le Cren, 1951; Vazzoler, 1996). De igual manera, el IHS (Mancera-Rodríguez *et al.*, 2016), resulta ser un claro indicador de desgaste energético por diversos procesos fisiológicos (Wootton y Smith, 2015). Una relación inversa entre el IHS y el índice gonadosomático (IGS), podría ser un claro indicador del proceso reproductivo (Denton-Castillo, 2016). Muro-Torres (2011) encontró una relación inversa entre el IHS y el IGS para *B. panamensis* y *O. platypogon* del sureste del Golfo de California, demostrando que estos organismos sufren un desgaste energético durante la temporada reproductiva. Denton-Castillo (2016) no encontró tal relación inversa entre el IHS y el IGS en *O. platypogon*, planteándose la hipótesis de que, en condiciones de bajas reservas de grasa, las reservas del hígado son mayormente utilizadas para el proceso de desarrollo ovárico y el mantenimiento de las hembras durante el cese de ingesta; por lo que, si la disponibilidad de energía es suficiente, el hígado podría mejorar su condición en vez de deteriorarse.

Los tres indicadores de condición energética (II, IHS y FC) evaluados aquí para *B. panamensis*, demostraron que tanto machos como hembras mantienen buena condición, previo y durante el pico máximo de la época reproductiva y solo presentaron un ligero desgaste posterior a dicho proceso fisiológico. Resultados similares fueron presentados por Gomes y Gerson-Araújo (2004b) para los bagres de Brasil *Aspistor luniscutis*, *C. spixii*, *G. genidens*; mientras tanto, Marais y Venter (1991) mencionan que en *G. feliceps* los machos gastan hasta 8% por ciento de la energía corporal, es decir, el 27% de la grasa corporal; por otro lado, le hembra invierte hasta 26% de la energía corporal para producir hasta  $70 \pm 13$  huevos. En cuanto a la disminución del II podría ser un indicador claro de que los bagres dejan de alimentarse durante el desove o durante la incubación de huevos y juveniles, sin embargo, en estudios previos sobre hábitos alimentarios, no se han encontrado diferencias marcadas en la dieta durante la actividad reproductiva e incubación de la descendencia (Maldonado-Coyac, 2017; Muro-Torres, *et al.*, 2017).

#### **8.4 Descripción macroscópica y microscópica de los otolitos**

Las descripciones realizadas sobre los otolitos de *B. panamensis* corresponden a las reportadas en bagres marinos (Volpedo y Echeverría, 2000; Acero y Betancur, 2007; Chen *et al.*, 2011; Aguilera *et al.*, 2013; Volpedo *et al.*, 2017; Santificetur *et al.*, 2017; Volpedo *et al.*, 2017) y bagre de agua dulce (Monasterio Martínez y Gonzo, 1991, 1988). Donde describen que los *lapilli* exceden en tamaño a los *sagittae* y el *asterisci*, inclusive, han reportado que los *lapilli* de los Ariidae son más grandes que los *lapilli* encontrados en las familias Plotosidae, Horabagrus y Archariidae (Oliveira *et al.*, 2001; Diogo, 2005). El gran tamaño del *lapillus* se atribuye al hecho de que esta estructura ocupa el área correspondiente a varios huesos de la región ótica craneal (Oliveira *et al.*, 2001; Diogo, 2005), lo que le permite expandirse dentro de la cavidad y aumentar su tamaño.

Los otolitos *lapilli* presentaron microcristales de aragonita con forma prismática, siendo la forma típica de estas estructuras (Tomás y Geffen, 2003; Panfili *et al.*, 2009). En algunos casos de otolitos tratados con ácido, los cristales

se degradaron parcial o casi totalmente debido a la exposición al HCl (Cermeño *et al.*, 2006; Green *et al.*, 2009). La absorción de electrones fue diferente a lo largo del otolito, revelando bandas oscuras y blanquecinas, que son similares en ancho y forma a las bandas RI y RC mostradas por la tinción de rojo neutro, respectivamente. Por lo tanto, representan las mismas áreas en los otolitos. Las zonas más oscuras (bandas oscuras) debido a la absorción de electrones están asociadas con la presencia de material orgánico insoluble (Cermeño *et al.*, 2006) en mayor concentración. Mientras que una tinción más rojiza (bandas RI) debido a la tinción de rojo neutro se atribuye a una mayor concentración de proteínas (Richter y McDermott, 1990; Arneri *et al.*, 1998; Easey y Millner, 2008). Esta coherencia entre los dos métodos sustenta que las bandas más estrechas de anillos otolitos (bandas oscuras y bandas RI) de *B. panamensis* presentan una mayor concentración de proteínas y una menor acumulación de cristales de aragonito, con respecto a las bandas más anchas (bandas blanquecinas y bandas RC).

## **8.5 Determinación de la edad**

### **8.5.1 Periodicidad y patrón de formación de anillos de crecimiento**

*B. panamensis* forma un anillo de crecimiento anual en otolitos *lapilli*, similar a otras especies de bagres marinos (Reis, 1986a; Tilney, 1990; Mehanna *et al.*, 2012; Cheraghi Chevi *et al.*, 2015; Maciel *et al.*, 2018; Flinn *et al.*, 2019). El patrón de crecimiento anual de los anillos presentó una periodicidad similar al patrón reproductivo anual, por lo que la temporada de crecimiento rápido coincidió con el tiempo de descanso reproductivo, mientras que la temporada de desaceleración del crecimiento se superpuso con el tiempo de reproducción y de incubación oral (huevos y crías) de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California (Muro-Torres, 2011; Muro-Torres y Amezcua, 2011; Zavala-Leal *et al.*, 2019). Se han informado resultados similares en los bagres marinos *G. feliceps* y *G. ater* de las costas de Sudáfrica (Tilney, 1990) y en *G. barbuis* (Reis, 1986a) y *G. genidens* (Maciel *et al.*, 2018) de las costas de Brasil, donde aseguran que la actividad reproductiva y el proceso de incubación oral (huevos y crías) conlleva un alto gasto de energía (Rimmer y Merrick, 1983; Tilney, 1990), siendo este un

factor crítico en la reducción de la tasa de crecimiento de los bagres de mar (Reis 1986a; Velasco y Reis, 2004; Velasco *et al.*, 2007; Maciel *et al.*, 2018).

### 8.5.2 Particularidades de los anillos de crecimiento

Los anillos de crecimiento S se consideraron normales debido a que son el tipo de anillo de crecimiento comúnmente encontrado y contado para evaluar la edad en los peces (Campana, 2001; Green *et al.*, 2009). Las bandas RD discontinuas adicionales en los anillos de crecimiento D y T se consideraron bandas falsas ya que no se registraron continuamente alrededor del otolito. Hauser *et al.* (2018) registraron patrones de crecimiento y tipos de anillos similares en el otolito *lapillus* del bagre de agua dulce *B. rousseauxii* del río Orinoco, como en *B. panamensis*. Los autores documentaron que era difícil definir la edad debido a la presencia de anillos de crecimiento D y T, e informaron que el estrés causado por el aumento de la salinidad en el río Orinoco, durante los meses de agosto y septiembre, así como la competencia por alimento y largos periodos de inanición, fueron factores críticos que condujeron a la formación de estas anomalías en los otolitos. De manera similar, se encontraron anillos de crecimiento D y T en los otolitos *sagittae* de peces adultos de la anguila americana *Anguilla rostrata* y la anguila sueca *A. anguilla*, atribuidas al estrés causado por los altos niveles de temperatura y las bajas concentraciones de oxígeno durante el verano, que causan lentitud o disminución del crecimiento y la deposición de bandas falsas (ICES, 2009). Asimismo, se encontraron anillos de crecimiento D en los anillos de crecimiento diarios de los otolitos de sagita en juveniles de anchoa europea *Engraulis encrasicolus* (Cermeño *et al.*, 2006; 2008) y anchoa peruana *E. ringens* (Cerna y Plaza, 2016), que aparentemente contenían una gran cantidad de matriz proteica (Cermeño *et al.*, 2006), depositada como evidencia de etapas de metamorfosis y cambios de hábitat (Morales-Nin y Aldebert, 1997; Tomás y Panfili, 2000).

La formación de bandas falsas (bandas RI discontinuas) y también la alteración del ancho de una banda RC en los *lapilli* de *B. panamensis*, podrían estar relacionadas con diversos procesos biológicos como el cambio de hábitat durante la etapa juvenil (del océano al sistema estuarino y viceversa; Amezcua

*et al.*, 2006; Madrid-Vera *et al.*, 2007), madurez sexual (35.5 cm LT en Muro-Torres y Amezcua, 2011; 3.8 años en Muro-Torres, 2011), reproducción e incubación oral de la descendencia (Muro-Torres y Amezcua, 2011), así como también por cambios en las condiciones ambientales originados por fenómenos océano-atmosféricos como El Niño y La Niña (Beamish y Mcfarlane, 1983; Reis, 1986a; Velasco y Reis, 2004), puesto que al revisar los datos sobre las anomalías de temperatura en los años (2008, 2009, 2010 y 2012) correspondientes a la edades que poseían los peces cuando ocurrieron las malformaciones, fueron coincidentes con la presencia de ambos fenómenos climáticos (Niño-Niña), donde al parecer en la transición de un fenómeno a otro, que normalmente daba un margen de uno a dos meses cada año, pudo haber ocasionado dicha anormalidad. Cabe destacar que, esas "alteraciones" son un cambio anormal en la deposición de la matriz de proteínas (bandas falsas) y el material inorgánico (alteración del ancho de la banda RC) y es posible que esta alteración ocurra durante un corto tiempo, ya que no se desarrolla completamente alrededor de la estructura del otolito. Quizás, esas "alteraciones" son causadas por una limitación circunstancial y anormal (bandas falsas) o disponibilidad (alteración del ancho de la banda RC) de las reservas de alimentos o energía, durante las temporadas de crecimiento rápido y desaceleración, respectivamente.

### **8.5.3 Estructura de edades**

La estructura de edad de *B. panamensis* fue integrada por organismos de uno a 15 años. Las edades más frecuentes en la muestra fueron de cinco a nueve años, siendo organismos adultos maduros, ya que *B. panamensis* alcanza el tamaño y la edad de madurez sexual a los 35 cm de TL y 3.8 años (Muro-Torres y Amezcua, 2011, Muro-Torres, 2011).

La edad máxima observada fue de 15 años, casi el doble de la edad máxima registrada (8 años) por Muro-Torres (2011) también para *B. panamensis* en la misma área de muestreo, a pesar de que los individuos analizados en ambos estudios tenían tamaños similares (13 a 49.1 cm TL en el presente estudio; 14 a 52 cm TL en Muro-Torres y Amezcua, 2011). Por lo tanto, esta

diferencia podría deberse a que Muro-Torres y Amezcua (2011) contaron los anillos de crecimiento utilizando el otolito *lapillus* entero. Debido a que los anillos de crecimiento se pueden enmascarar y distinguir mal hacia el borde de otolitos enteros, se cuentan menos anillos de crecimiento. Por lo tanto, la edad puede ser subestimada de otolitos enteros, en comparación con los otolitos seccionados (Panfili *et al.*, 2001; Easey y Millner, 2008; Volpedo y Vaz-Dos-Santos, 2015). Para el bagre de agua dulce *Sperata aor* se documentó que los anillos de crecimiento de los otolitos *lapilli* enteros no están claros en el borde del otolito debido a la curvatura en los individuos mayores, lo que causa una subestimación de la edad (Khan *et al.*, 2016), y que los otolitos de sección transversal tenía anillos de crecimiento más distinguibles que los otolitos enteros (Nazir y Khan, 2020). También para los peces espárido *Argyrozona argyrozona*, se informó que se subestima el número de anillos de crecimiento utilizando otolitos de sagita enteros de peces mayores de 10 años con respecto a los recuentos hechos de otolitos de sección transversal (Brouwer y Griffiths, 2004).

Aunque el recuento de anillos de crecimiento de otolitos enteros es una técnica válida y aún se aplica en varias especies de peces (Volpedo y Vaz-Dos-Santos, 2015), esto no se recomienda para la estimación de la edad en *B. panamensis* debido a los resultados en el presente estudio y de notables diferencias con los estudios anteriores. En lugar de eso, la sección transversal y la tinción neutra roja de los otolitos son métodos más adecuados para estimar la edad en *B. panamensis* como en otras especies de peces, a fin de reducir el error de interpretación y la subestimación de la edad (Campana, 2001; Easey y Millner, 2008). Vale la pena mencionar que *B. panamensis* es un recurso pesquero a lo largo de su distribución geográfica mexicana y también se considera una especie con potencial de acuicultura (Patrón-Ruiz, 2017). Los datos de edad son importantes para el manejo de la pesca y la acuicultura, por ejemplo, para estimar la tasa de crecimiento y mortalidad en la evaluación de la productividad. Y la subestimación de la edad (en lugar de la sobreestimación) podría causar estimaciones de productividad demasiado optimistas que pueden contribuir a la sobreexplotación de una población en una pesquería (Campana, 2001) y a estimaciones de rendimiento erróneas en la acuicultura.

#### **8.5.4 Relación entre las medidas del otolito, longitud total y edad del pez**

La precisión del recuento de anillos fue alta de acuerdo con Campana (2001), y los anillos de crecimiento eran claramente distinguibles, incluso en individuos mayores, aunque los anillos estaban más juntos, debido al contraste adecuado proporcionado por la tinción de rojo neutro. Vale la pena mencionar que la tinción de rojo neutro se ha utilizado ampliamente para mejorar el contraste de los anillos de crecimiento y para el estudio de la edad en secciones transversales de otolitos *sagittae* de varias especies de peces marinos (Richter y Mcdermott, 1990; Arneri *et al.*, 1998, 2001; Franks *et al.*, 2001; Peltonen *et al.*, 2002; Easey y Millner, 2008).

El contraste adecuado de los anillos de crecimiento y su claro patrón de formación temporal, además de la clara proporcionalidad positiva en las relaciones del tamaño del otolito *lapillus* (DO) en función de LT y la edad confirmaron que es una estructura adecuada para estimar el crecimiento de *B. panamensis*, como se ha informado para otras especies de bagres marinos (Reis, 1986a; Tilney, 1990; Mehanna *et al.*, 2012; Cheraghi Shevi *et al.*, 2015) y bagres de agua dulce (Hauser *et al.*, 2018).

### **8.6 Crecimiento individual**

#### **8.6.1 Descripción del crecimiento individual y selección del modelo más adecuado**

En términos generales es común que la descripción del crecimiento en peces se aborde utilizando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy, que es considerada como la ecuación más utilizada en la literatura sobre este tema, al menos hasta finales del siglo pasado (Katsanevakis y Maravelias, 2008); lo anterior se refleja en una cantidad de trabajos realizados para bagres marinos (*v. g.* Reis, 1986; Tilney, 1990; Armstrong *et al.*, 1996; Maciel *et al.*, 2018b; Flinn *et al.*, 2019; Kutsyn *et al.*, 2021), incluyendo algunos referente a *B. panamensis* (*v. g.* Muro-Torres, 2011), donde se ha elegido a priori el MCVB sin considerar otras opciones. Sin embargo, se ha demostrado que el uso de la inferencia multimodelo basada en la teoría de la información, es una mejor alternativa para

seleccionar el modelo que mejor describe la tendencia de los datos (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis y Maravelias, 2008). Este enfoque puede entenderse cómo es un estimador basado en el principio de simplicidad, donde a partir de una serie de modelos candidatos, se selecciona al más simple, estableciendo un equilibrio entre la complejidad del modelo y la bondad de ajuste (Aragón-Noriega, 2013); por tanto, en los últimos años se ha adoptado con mayor frecuencia el uso de esta metodología para describir el crecimiento individual de diversas especies de peces (Anislado-Tolentino *et al.*, 2014; Aragón-Noriega, 2014; Bolser *et al.*, 2018; Oribe-Pérez *et al.*, 2020), entre ellos se encuentran algunas especies de bagres marinos como *O. platypogon* (Anislado-Tolentino *et al.*, 2014) y *B. marinus* (Miguez, 2019), así como algunas especies de bagres dulceacuícolas (*v. g.* *Pseudoplatystoma oriconoense*; González *et al.*, 2019), donde se demostró que no en todos los casos el MCVB es el modelo más adecuado, siendo superado en ocasiones por el modelo sigmoide de Gompertz para el caso de algunas especies de bagres.

Lo anterior concuerda con algunos de los resultados obtenidos en el presente trabajo, donde de acuerdo a los estimados y diferencias de AIC, el modelo de Gompertz describió mejor la tendencia de los datos edad-talla para sexos combinados (SC) y para hembras (H), mientras que para machos (M) dominó el MCVB, aunque Gompertz también fue soportado estadísticamente por los datos. Para entender las razones de porque el modelo de Gompertz dominó en dos de los tres casos evaluados (SC y H), es relevante entender las cualidades de los modelos sigmoides, donde destaca que sus curvas explican tres estancias de crecimiento, 1.- Lento (fase de adaptación), 2.- Acelerado (aumento de biomasa) y 3.- Lento (disminución de la tasa de crecimiento individual) (Deakin, 1970; Anislado-Tolentino *et al.*, 2014; Ruiz-Domínguez y Quiñonez-Velázquez, 2018); esta capacidad de describir varias etapas del crecimiento, han llevado a que estos modelos sean exitosos en la descripción del crecimiento durante la ontogenia temprana en bivalvos (Urban, 2002), calamares (Arkhipkin y Roa-Ureta, 2005; Schwarz y Álvarez-Pérez, 2010) y clupeidos (Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2000). Además, algunos autores como Tilney (1990), Anislado-Tolentino *et al.* (2014) y González *et al.* (2019) destacan

la importancia de considerar a estos modelos como buenos descriptores del crecimiento en bagres, incluyendo a *B. panamensis*.

En relación con lo anterior, algunos autores (Anislado-Tolentino *et al.*, 2014) han teorizado sobre una aparente relación entre las tres fases de crecimiento que describe el modelo de Gompertz y las características de historia de vida de los bagres marinos (Rimmer y Merrick, 1983; Winemiller y Rose, 1992; Velasco y Reis, 2004; Maciel *et al.*, 2018a; Maciel *et al.*, 2018b) y, en particular, en el presente trabajo consideramos que de acuerdo con nuestros resultados, podemos afirmar que para *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California (SC y H), estas estanzas de crecimiento son claramente identificables, así, la fase #1 (crecimiento lento) ocurre durante los primeros años de vida ( $\approx 1.5$  años), esto es desde que alcanza la talla de embrión a juvenil en la boca del macho incubador ( $\approx 3$  meses) hasta pasar a ser un juvenil de vida libre (fuera de la boca del macho incubador), la fase #2 (crecimiento acelerado) inicia cuando los juveniles comienzan a aumentar en masa y, es aquí donde adquieren la mayor parte de su biomasa, dotándolos de capacidad para producir gametos y en el caso de machos, poder incubar huevos y crías (Muro-Torres y Amezcua, 2011); esta fase culmina cuando se alcanza la madurez sexual, la cual, para esta especie en la costa de Mazatlán, Sinaloa, México, se ha registrado a los 35 cm LT (Muro-Torres y Amezcua, 2011) y a los 3.8 años de edad (Muro-Torres, 2011). Finalmente, el inicio de la fase #3 (ralentización del crecimiento) coincide con el comienzo de la actividad reproductiva para los organismos que han alcanzado la capacidad biológica de generar progenie, en el caso del sureste del Golfo de California esta se ha reportado que sucede entre los meses de abril y julio (Muro-Torres y Amezcua, 2011; Zavala-Leal *et al.*, 2019; Maldonado-Coyac *et al.*, 2021), por tanto, en esta etapa los ejemplares desvían gran parte de la energía corporal y reservas energéticas adicionales para la producción de  $\approx 36$  huevos de  $\approx 2$  cm de diámetro, que serán incubados por un largo tiempo dentro de la boca de los machos (periodo de inanición) (Muro-Torres y Amezcua, 2011; Muro-Torres *et al.*, 2017; Zavala-Leal *et al.*, 2019; Maldonado-Coyac *et al.*, 2021), reduciendo así la tasa de crecimiento con la edad.

### 8.6.2 Longevidad

Los peces presentan amplias variaciones de longevidad dentro y entre especies, por ejemplo, mientras los peces de la familia Gobiidae y Clupeidae viven menos de 8 años (Lessa *et al.*, 2008; Žák *et al.*, 2021), el tiburón lodo-mielga (*Squalus acanthias*), esturiones (*Acipenser*, *Huso*, *Scaphirhynchus*), peces espátula (*Polyodon spathula*), peces roca (*Sebastes*) y anguilas (*Anguilla dieffenbachii*), llegan a vivir entre 70-152 años (Das, 1994). De acuerdo con lo anterior, los bagres marinos presentan una longevidad media, pues la más alta estimada ha sido de 23.1 años para *G. barbuis* de la costa de Brasil (Reis, 1986), seguido por *B. marinus* del Golfo de México con 16 años (Santos-Valencia *et al.*, 2008), *Amphiarus rugispinis* de la costa de Brasil con 12.4 años (Barbosa-Mendes *et al.*, 2013), *O. platypogon* con 12.19 años y *B. panamensis* con 12.59 años para la costa de Mazatlán (Muro-Torres, 2011), similar a lo encontrado en este estudio. Según Beverton (1987) y Barneche *et al.* (2018), vivir más es una ventaja evolutiva que ha favorecido a las especies de peces para que produzcan más huevos (*v. g.* Clupeidae y Scombridae, dispersadores de huevos) o pocos de gran tamaño (*v. g.* Ariidae y Apogonidae, incubadores bucales), dotados de energía suficiente para asegurar el éxito en la supervivencia de la descendencia, independientemente del tamaño que posean los organismos (Duarte y Alcaraz, 1989).

### 8.6.3 Comparación del crecimiento entre sexos

Los resultados obtenidos sugieren que *B. panamensis* presenta dimorfismo sexual permanente en el crecimiento individual, el cual se explica de la siguiente manera: la tasa de crecimiento mantiene un comportamiento similar en ambos sexos hasta los primeros dos años de edad y, a partir de este momento la tasa de crecimiento incrementa para hembras o viceversa, se ralentiza en el caso de los machos; no obstante, estos cambios se vuelven perceptibles en las curvas de crecimiento individual a partir de los 4 años de edad, lo cual coincide con la talla y edad de primera madurez sexual (37 cm de LT y 3.8 años) reportada por Muro-Torres y Amezcua (2011) y Muro-Torres (2011). En este sentido, creemos que estas diferencias en el crecimiento individual por sexos responden a

características particulares del desarrollo somático y procesos fisiológicos particulares de cada sexo, es decir, a edades idénticas las hembras alcanzan una mayor talla que los machos; dicho patrón de crecimiento también se ha descrito en *B. marinus* (Miguez, 2019; Flinn *et al.*, 2019) y *G. genidens* (Maciel *et al.*, 2018a; Maciel *et al.*, 2018b), así, en el presente trabajo llegamos a la conclusión de que para *B. panamensis*, estas diferencias en el crecimiento están asociadas al proceso de desarrollo de cavidades abdominales de tamaño superior en hembras, permitiéndoles así, desarrollar gónadas de gran tamaño y, por tanto, aumentar proporcionalmente el tamaño de los huevos más que el número de estos (*p.ej.* *G. genidens* en Paiva *et al.*, 2015; Maciel *et al.*, 2018b), en cambio, los machos producen gónadas considerablemente más pequeñas, suficientes para fecundar los pocos huevos que produce la hembra (Muro-Torres y Amezcua, 2011), dedicando la energía principalmente a incrementar el tamaño de la cabeza, lo que permite ampliar la cavidad urofaríngea y así, otorgar cuidado parental a los huevos y crías grandes por un largo periodo de tiempo; resultados similares se han encontrado en *B. marinus* del Golfo de México (Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013), en los bagres *G. feliceps* y *G. ater* de la costa de Sudáfrica (Tilney, 1990) y en peces cardenal (Apogonidae) que realizan cuidado uniparental de la descendencia (Okuda *et al.*, 2002).

Por otra parte, también consideramos que otro factor que impacta en el hecho de que ambos sexos sigan distintas direcciones en términos de crecimiento individual, es la reducción o limitación de la capacidad alimentaria durante la época reproductiva, puesto que las gónadas en las hembras ocupan la mayor parte del espacio abdominal, provocando una reducción en el tamaño del estómago, mismas limitaciones que podrían presentar los machos durante dicha época, debido a que realizan la incubación bucal de la descendencia por un largo periodo de tiempo (Rimmer y Merrick, 1983, Tilney y Hecht, 1990; Velasco y Reis, 2004; Segura-Bertolini y Mendoza-Carranza, 2013; Maciel *et al.*, 2018a; 2018b; Muro-Torres *et al.*, 2017).

## 8.7 Mortalidad y nivel de explotación

Al igual que para el crecimiento individual, en el presente trabajo se reportan los primeros estimados de mortalidad (Z, M, F y E) para *B. panamensis*. La mortalidad total estimada para *B. panamensis* en el sur del Golfo de California fue de 0.61, este valor se encuentra contenido dentro del intervalo de tasas de mortalidad (Z) estimados alrededor del mundo para diversas especies de bagres marinos, en este sentido, entre los estimados más recientes podemos encontrar valores de Z similares estimados para *Arius latiscutatus* y *A. parkii* (Castro *et al.*, 2013), estimados superiores para *B. marinus*, *A. maculatus*, *Cathorops spixii*, *P. tenuispinis* y *P. argyropleuron* (Santos-valencia *et al.*, 2008; Caballero-Chávez, 2016; Chu *et al.*, 2011; Jumawan *et al.*, 2020; Denadai *et al.*, 2013; Dan, 1981; Mehanna *et al.*, 2012; Rosli *et al.*, 2015), así mismo, algunos estimados inferiores corresponden a algunas de las especies antes mencionadas (*v. g.* *B. marinus*, Armstrong *et al.*, 1996). Las notables diferencias entre los estimados de Z para este variado grupo de especies de bagres marinos distribuidos en diferentes áreas, atiende a diferencias en los parámetros de historia de vida de las especies (*v. g.* estructura de edades y tallas, aspectos reproductivos y crecimiento), efectos poblacionales densodependientes, presión de pesca, presión ambiental (*i. e.* anomalías climáticas), relaciones intraespecíficas e interespecíficas, y demás características propias de cada especie.

Por otra parte, la tasa de mortalidad natural estimada para *B. panamensis* fue de 0.43, y aunque la mayoría de especies de áridos comparten características de historia de vida, los estimados reportados difieren entre especies, por ejemplo, el estimado de M obtenido en el presente trabajo fue superado por los estimados en *B. marinus* (Caballero-Chávez, 2016), *A. maculatus* (Chu *et al.*, 2011; Jumawan *et al.*, 2020), *P. tenuispinis* (Mehanna *et al.*, 2012) y *P. argyropleuron* (Rosli *et al.*, 2015), asimismo, se han obtenido valores similares e inferiores para *B. marinus* (Santos-Valencia *et al.*, 2008 y Armstrong *et al.*, 1996, respectivamente), así como otros estimados inferiores obtenidos para *A. latiscutatus* y *A. parkii* (Castro *et al.*, 2013). Al ser este el primer estimado de M reportado para *B. panamensis*, no es posible hacer

comparaciones directas con trabajos previos, no obstante, consideramos que respecto a otras especies de áridos en las que sí hay reportes de estimados previos y que comparten varios aspectos de historia de vida, el principal origen de las marcadas variaciones en los estimados es la modulación de la mortalidad por características ambientales (v. g. temperatura) asociadas a la distribución específica (v. g. latitud), en este sentido, Pauly (1980) comenta que en peces, la mortalidad natural está vinculada a valores intrínsecos de algunos parámetros poblacionales (v. g. talla, tasa de crecimiento individual) y está correlacionada directamente con la temperatura ambiental. Además, las diferencias entre los valores de M obtenidos para estas especies respecto al estimado para *B. panamensis*, podrían estar relacionadas con el tiempo y el espacio en que se obtuvo dicha información, puesto que estas especies comparten características de historia de vida similares, por lo tanto, habrían de tener una M similares, es decir, las tasas de mortalidad natural deberían de ocurrir por los mismos factores (depredación, enfermedades, edad y factores ambientales) (Pauly, 1980).

En el caso de la tasa de explotación, el estimado obtenido es considerado coincidente con un buen estado de salud del recurso, esto está asociado directamente a que la F estimada para *B. panamensis* (0.3024) fue inferior que M, esto indica que la mortalidad total de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California no se debió principalmente a la actividad pesquera, tal como se ha reportado para *A. maculatus* (Chu *et al.*, 2011; Jumawan *et al.*, 2020) y *Plicofollis argyropleuron* (Rosli *et al.*, 2015); no así para *B. marinus* (Armstrong *et al.*, 1996; Santos-Valencia *et al.*, 2008; Caballero-Chávez, 2016), *A. laticutatus* y *A. parkii* (Castro *et al.*, 2013) y, *Plicofollis tenuispinis* (Mehanna *et al.*, 2012), donde F fue superior a M. Al comparar el estimado obtenido en el presente trabajo con el valor de  $E_{opt.}$  (0.5) sugerida por Gulland (1971), la cual, representa el punto de plena explotación y con el valor para un recurso intensamente explotado ( $>0.75$ ) sugerido por Arreguín-Sánchez *et al.* (2000), encontramos que el recurso *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California puede ser considerado como “subexplotado”, traducándose esto en un indicador positivo de la salud del recurso.

## IX. CONCLUSIONES

- La población de *B. panamensis* explotada por la pesquería ribereña en el sureste del Golfo de California, captura organismos con tallas entre 13 y 49 cm de LT, siendo más frecuentes las hembras de 41 cm de LT y machos de 37 cm de LT. Estos organismos representaron pesos entre 31 y 1230 g de PT, con mayor frecuencia de hembras en 510 g y machos de 630 g de PT.
- La composición sexual de *B. panamensis* en el sureste del Golfo de California estuvo integrada por machos y hembras en igual proporción (1.1H:1M), por lo que, esto fue un claro indicador de que la pesquería incide sobre ambos sexos aun cuando se encuentran reproduciendo e incubando huevos y crías, esto a su vez, permitió deducir que los machos no están migrando hacia zonas costeras más someras como se había descrito en otras especies con hábitos estuarinos.
- De acuerdo con el IGS, el *B. panamensis* presenta un ciclo reproductivo anual y una época reproductiva de abril a julio que, de acuerdo con los índices de condición, durante dicha época se ve reducida su alimentación y condición corporal.
- De los tres pares de otolitos de *B. panamensis*, los *lapilli* son los más adecuados para describir la edad y el crecimiento individual.
- El método de seccionado y tinción, aunado a la microscopía electrónica de barrido aplicada sobre los otolitos *lapilli*, fueron métodos viables y precisos para interpretar y validar que el conjunto de bandas de crecimiento lento (RI) y acelerado (RC) en el borde del otolito, conforman un anillo de crecimiento anual. Asimismo, la mayor frecuencia de bandas RI durante la época reproductiva, demostró que el crecimiento de *B. panamensis* se desacelera durante dicho proceso fisiológico.
- La pesquería ribereña del sureste del Golfo de California captura organismos de *B. panamensis* con edades de uno a 15 años, pero son

más frecuentes en las capturas cuando presentan edades entre seis y nueve años.

- Los modelos de Gompertz, MCVB y Logístico fueron estadísticamente viables para describir el crecimiento individual de *B. panamensis*; sin embargo, de acuerdo con AIC los modelos más adecuados fueron Gompertz para sexos combinados y para hembras, mientras que para los machos fue el MCVB.
- El crecimiento de *B. panamensis* se definió en tres fases de acuerdo con el modelo de Gompertz; crecimiento lento (adaptación en los primeros dos años de vida), acelerado (incremento en biomasa hasta alcanzar la madurez sexual) y ralentización de la tasa de crecimiento con la edad (al comenzar a reproducirse).
- *B. panamensis* presenta dimorfismo sexual permanente en su crecimiento individual, los machos alcanzan tasas de crecimiento ( $k$ ) superiores a las hembras, pero presentan tallas máximas teóricas ( $LT_{\infty}$ ) inferiores, dicho patrón de dimorfismo sexual se asoció a la estrategia reproductiva de incubación oral de la especie.
- *B. panamensis* es una especie con una longevidad media, comparado con otras especies de la familia Ariidae, es decir, tarda 11.45 años en alcanzar la  $LT_{\infty}$ .
- Los estimados de mortalidad y tasa de explotación permitieron definir que la población de *B. panamensis* es un recurso subexplotado en el sureste del Golfo de California, siendo este un indicador clave de la buena salud de la población.
- De manera general, *B. panamensis* cumple con todas las características que definen a una especie con una estrategia de historia de vida en equilibrio.

## X. RECOMENDACIONES

Dado el aprovechamiento y las características biológicas que presenta *B. panamensis* en la región sureste del Golfo de California, consistentes con una estrategia de historia de vida en equilibrio, resulta relevante la búsqueda del establecimiento de medidas de regulación pesquera, tomando en cuenta sus aspectos reproductivos, donde destacan una madurez sexual tardía (3.8 años de edad y 37 cm de LT), ciclo reproductivo anual con época reproductiva de abril a agosto, incubación bucal de huevos y crías grandes (juveniles con  $\approx$  6.8 cm de LT), fecundidad baja (36 ovocitos); crecimiento individual (lento) y diferenciado, con hembras que alcanzan tallas superiores a los machos a partir de los primeros años de vida y longevidad media (11.45 años). Lo anterior, pone de manifiesto la vulnerabilidad de estos organismos a la presión de pesca. Por tanto, es de vital importancia que la información generada en el presente trabajo, en conjunto con información previamente obtenida, sea utilizada como datos de entrada en enfoques que permitan evaluar el tamaño del recurso (v. g. modelos de biomasa dinámica, modelos estructurados por edad, modelos predictivos) y, generen información precisa sobre su estado poblacional, permitiendo así, estimar puntos de referencia objetivo y límites, que deriven en posibles propuestas de manejo sólidas que aseguren un aprovechamiento sustentable de este recurso en el Golfo de California y Pacífico mexicano.

## XI. BIBLIOGRAFÍA

- Acero-P. A. y R. Betancur-R. 2007. Monophyly, affinities, and subfamilial clades of sea catfishes (Siluriformes: Ariidae). *Ichthyol. Explor. Freshw.*, 18(2): 133-143.
- Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle, p. 267-281. *En* B.N. Petrov y F. Csaki (eds.). Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest, Hungría. 438 pp.
- Allen, G.R. y D.R. Robertson. 1994. Fishes of the tropical eastern Pacific. University of Hawaii Press, Honolulu. 332 pp.
- Alverson, D. L. y M. J. Carney. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts. *ICES J. Mar. Sci.*, 36(2): 133-143. Doi: 10.1093/icesjms/36.2.133
- Amezcuca, F., J. Madrid y H. Aguirre. 2006. Effect of the artisanal shrimp fishery on the ichthyofauna in the coastal lagoon of Santa Maria la Reforma, Gulf of California. *Cienc. Mar.*, 32: 97-109.
- Amezcuca, F. y V. M. Muro-Torres. 2012. Biología reproductiva del bagre cominate *Occidentarius platypogon* (Pisces: Ariidae) en el sureste del golfo de California. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 40(2): 428-434.
- Anislado-Tolentino, V., G. González-Medina, S. Ramos-Carrillo, G. C. L. de Guevara, T. Ortiz-Pérez y E. Ramírez-Antonio. 2014. Inferencia de multimodelos para la selección del mejor descriptor de la edad y el crecimiento de *Occidentarius platypogon* (Ictaluriformes: Ariidae) en Oaxaca, México. *Ciencia Pesquera*, 22(1): 69-78. [También disponible en línea:  
[https://www.researchgate.net/publication/275972716\\_Inferencia\\_de\\_multi\\_modelos\\_para\\_la\\_seleccion\\_del\\_mejor\\_descriptor\\_de\\_la\\_edad\\_y\\_el\\_crecimiento\\_de\\_Occidentarius\\_platypogon\\_Ictaluriformes\\_Ariidae\\_en\\_Oaxaca\\_Mexico](https://www.researchgate.net/publication/275972716_Inferencia_de_multi_modelos_para_la_seleccion_del_mejor_descriptor_de_la_edad_y_el_crecimiento_de_Occidentarius_platypogon_Ictaluriformes_Ariidae_en_Oaxaca_Mexico)].

- Aragón-Noriega, E. A. 2013. Modelación del crecimiento individual del callo de hacha *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) a partir de la inferencia multimodelo. *Rev. Biol. Trop.*, 61(3): 1167-1174. [También disponible en línea, <https://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v61n3/a14v61n3.pdf>].
- Aragón-Noriega, E. A. 2014. Modelando el crecimiento individual de la corvina golfina, *Cynoscion othonopterus* (Pisces: Sciaenidae), con el enfoque multimodelo. *Cienc. Mar.*, 40(2): 149-161.
- Arreguín-Sánchez, F., M. J. Solís-Ramírez y M. E. González De La Rosa. 2000. Population dynamics and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae) fishery in the Campeche Bank, Gulf of Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 48(2-3): 323-331. [También disponible en línea: [https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442000000200005](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442000000200005)].
- Arreguín-Sánchez F. y E. Arcos-Huitrón. 2011. La pesca en México: estado de la explotación y uso de los ecosistemas. *Hidrobiológica*, 21(3): 431-462.
- Arkhipkin, A. I. y R. Roa-Ureta. 2005. Identification of ontogenetic growth models for squid. *Mar. Freshw. Res.*, 56(4): 371-386. Doi: 10.1071/mf04274
- Arneri, E., S. Colella y G. Giannetti. 1998. A method for the age determination of two mediterranean sciaenids, *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758) and *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 35: 366-367.
- Arneri, E., S. Colella y G. Giannetti. 2001. Age determination and growth of turbot and brill in the Adriatic Sea: reversal of the seasonal pattern of otolith zone formation. *J. Appl. Ichthyol.*, 17(6): 256-261. Doi: 10.1046/j.1439-0426.2001.00293.x
- Armstrong, M., M. Murphy, R. Muller, D. Harshany y R. Crabtree. 1996. A stock assessment of hardhead catfish, *Arius felis*, and gafftopsail catfish, *Bagre marinus*. Florida waters. Report to the Florida Marine Fisheries Commission Florida Department of Environmental Protection, Florida Marine Research

Institute, StPetersburg, FL USA. [También disponible en línea: [https://www.researchgate.net/publication/258031905\\_a\\_stock\\_assessment\\_of\\_hardhead\\_catfish\\_arius\\_felis\\_and\\_gafftopsail\\_catfish\\_bagre\\_marinus\\_in\\_florida\\_waters](https://www.researchgate.net/publication/258031905_a_stock_assessment_of_hardhead_catfish_arius_felis_and_gafftopsail_catfish_bagre_marinus_in_florida_waters)].

- Arzola-Sotelo, E. A. 2014. Aplicación del enfoque multimodelo para la evaluación del crecimiento individual de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California. *Ciencia Pesquera*, 22(1): 79-88.
- Assis, C. A. 2005. The utricular otoliths, *lapilli*, of teleosts: their morphology and relevance for species identification and systematics studies. *Sci. Mar.*, 69: 259-273. Doi: 10.3989/scimar.2005.69n2259
- Bautista-Romero, J. J., S. S. González-Peláez, L. Campos-Dávila y D. B. Lluch-Cota. 2011. Length-weight relationships of wild fish captured at the mouth of Río Verde, Oaxaca, México and connected lagoons (Miniyua, El Espejo, Chacahua and Pastoría). *J. Appl. Ichthyol.*, 28(2): 269–271. Doi: 10.1111/j.1439 0426.2011.01914.x
- Bagenal, T. B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. *Rapp. P. V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 164: 186-198.
- Barbieri, L., P. R. dos Santos y J. Andreatta. 1992. Reproductive biology of the marine catfish, *Genidens genidens* (Siluriformes, Ariidae), in the Jacarepaguá Lagoon System, Rio de Janeiro, Brazil. *Environ. Biol. Fishes*, 35: 23-35.
- Barbosa-Mendes, N. C., W. M. Gomes de Lima, C. N. Araújo-Cardoso, M. Souza do Nascimento, P. A. Pinheiro da Cruz, B. Bentes-Silva. 2013. Estimation of the growth parameters of softhead sea catfish, *Amphiarius rugispinis* (Siluriformes: Ariidae), on a coastal Amazon area, Bragança, Pará State, Brazil. *Arq. Ciên. Mar. Fortaleza*, 46(1): 39-46. [También disponible en línea: <https://repositorio.ufc.br/handle/riufc/7771?locale=es>].

- Barneche, D. R., D. R. Robertson, White, C. R. y D. J. Marshall. 2018. Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, 360(6389): 642–645. Doi: 10.1126/science.aao6868
- Bawazeer, A. S. 1987. The fishery biology and management of the stock of chim, the giant sea catfish (*Arius thalassinus*), in Kuwait waters. *Kuwait Bull. Mar. Sci.*, 9: 87-100.
- Beamish, R. J. y D. A. Founier. 1981. A Method for comparing the precision of a set or age determinations. *J. Fis. Aquat. Sci.*, 38: 982-983.
- Beamish, R. J. y G. A. McFarlane. 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112: 735-743. Doi: 10.1577/1548-8659(1983)112%3C735:TFRFAV%3E2.0.CO;2
- Betancur-R, R., A. Acero-P., E. Bermingham y R. Cooke. 2007. Systematics and biogeography of New World sea catfishes (Siluriformes: Ariidae) as inferred from mitochondrial, nuclear, and morphological evidence. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 45(1): 339-357.
- Beverton, R.J. 1987. Longevity in fish: some ecological and evolutionary considerations, p. 161-185. *En* A.D. Woodhead y K.H. Thompson (Eds.). *Evolution of longevity in animals: A comparative approach*. Volumen 42, Springer, New York, EE.UU. 364 pp.
- Boeuf, G. y P. Payan. 2001. How should salinity influence fish growth?. *Comp. Biochem. Physiol. Part C: Toxicology and Pharmacology*, 130(4): 411-423. Doi: 10.1016/s1532-0456(01)00268-x
- Bolser, D. G., A. Grüss, M. A. López, E. M. Reed, I. Mascareñas-Osorio y B. E. Erisman. 2018. The influence of sample distribution on growth model output for a highly-exploited marine fish, the Gulf Corvina (*Cynoscion othonopterus*). *PeerJ*, 6: e5582. Doi: 10.7717/peerj.5582
- Brouwer, S. L. y M. H. Griffiths. 2004. Age and growth of *Argyrozona argyrozona* (Pisces: Sparidae) in a marine protected area: an evaluation of methods

- based on whole otoliths, sectioned otoliths and mark-recapture. *Fish. Res.*, 67(1): 1-12. Doi: 10.1016/j.fishres.2003.08.007
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, EE.UU. 488 pp.
- Burns, J. R. y M. A. Ramírez. 1990. Annual pattern of reproduction of the bagre, *Arius guatemalensis* (Pisces: Ariidae), in El Salvador. *Rev. Biol. Trop.*, 38(2b): 487-490.
- Caballero-Chávez, V. 2013. Madurez y reproducción de bagre bandera *Bagre marinus* en el sudeste de Campeche. *Ciencia Pesquera*, 21(2): 13-19.
- Caballero-Chávez, V. 2016. Indicadores biológicos, poblacionales y pesqueros para bagre bandera *Bagre marinus*, en el sudeste de Campeche, México. *Ciencia Pesquera*, 24(1): 45-56. [También disponible en línea: <https://inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/cienciapesquera/CP24/Caballero-2016.pdf>].
- Cadrin, S.X., K.D. Friedland y J. Waldman. 2005. Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science. Elsevier Academic Press, New York. 719 pp.
- Cailliet, G., A. Andrews, E. Burton, D. Watters, D. Kline y L. Ferry-Graha. 2001. Age determination and validation studies of marine fishes: do deep-dwellers live longer?. *Exp. Geront.*, 36: 739-64. Doi: 10.1016/S0531-5565(00)00239-4
- Campana, S. E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 188: 263-297.
- 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.

- Campana S. E. y S. R. Thorrold. 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 30-38.
- Casselman, J. M. 1974. Analysis of hard tissue of pike *Esox lucius* L. with special reference to age and growth, p. 13-27. En T. B. Bagenal (Ed.). The ageing of fish. Unwin Brothers, London. 234 pp.
- Castro, K., A. Jallow y S. Cessay. 2013. Description and analysis of the Gambia catfish stock assessment-2013. Data collected by the Gibril Gabis and Geoffrey Kibler from the BaNafaa project. Analysis conducted by Amadou Jallow and Salifu Ceesay and from The Gambian Department of Fisheries and Kathleen Castro from the University of Rhode Island, 10. [También disponible en línea: [https://www.crc.uri.edu/download/GambiaCatfish\\_stock\\_assessment508.pdf](https://www.crc.uri.edu/download/GambiaCatfish_stock_assessment508.pdf)].
- Castañeda, J., W. Carbajal, J. Galán y M. Gutiérrez. 2007. Bioecología del bagre *Galeichthys peruvianus* en el mar del Perú. Periodo 1998-2004. *Inf. Inst. Mar Perú*, 34(4): 295-307. [También disponible en línea: <https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/1841>].
- CONAPESCA, (2018). Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2018. [Consultado junio de 2021, <https://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca>].
- Chang, W. Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 39: 1208-1210. Doi: 10.1139/f82-158
- Chen, Y., D. A. Jackson y H. H. Harvey. 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49(6): 1228-1235. Doi: 10.1139/f92-138

- Chu, W. S., Y. Y. Hou, Y. T. Ueng, J. P. Wang, y H. C. Chen. 2011. Estimates of age, growth and mortality of spotted catfish, *Arius maculatus* (Thunberg, 1792), off the Coast of Yunlin, Southwestern Taiwan. *Afr. J. Biotechnol.*, 10(68): 15416-15421. [También disponible en línea: <https://www.ajol.info/index.php/ajb/article/view/97363>].
- Cerdenares-Ladrón de Guevara, G., E. Morales-Bojórquez y R. Rodríguez-Sánchez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Mar. Biol. Res.*, 7: 488-499. Doi: 10.1080/17451000.2010.528201
- Cermeño, P., B. Morales-Nin, A. Uriarte. 2006. Juvenile European anchovy otolith microstructure. *Sci. Mar.*, 70(3): 553-557. [También disponible en línea: <https://digital.csic.es/bitstream/10261/2395/1/Anchovy.pdf>].
- Cermeño, P., A. Uriarte, B. Morales-Nin, U. Cotano y P. Álvarez. 2008. Setting up interpretation criteria for ageing juvenile European anchovy otoliths. *Sci. Mar.*, 72(4): 733-742. Doi: 10.3989/scimar.2008.72n4733
- Cerna, F. y G. Plaza. 2016. Daily growth patterns of juveniles and adults of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) in northern Chile. *Mar. Freshwater Res.*, 67: 899-912. Doi: 10.1071/MF15032
- Chellappa, S., F. A. Huntingford, R. H. C. Strang, y R. Y. Thomson. 1995. Condition factor and hepatosomatic index as estimates of energy status in male three-spined stickleback. *J. Fish Biol.*, 47(5): 775-787. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb06002.x
- Chen, W., M. Al-Husaini, M. Beech, K. Al-Enezi, S. Rajab y H. Husain. 2011. Discriminant analysis as a tool to identify catfish (Ariidae) species of the excavated archaeological otoliths. *Environ. Biol. Fishes*, 90: 287-299. Doi: 10.1007/s10641-010-9742-6.
- Cheraghi Shevi, M., T. Valinassab y M. Hafezieh. 2015. Morphological characteristics of *lapillus* and aging of *Plicofollis dussumieri* (Ruppell, 1837)

- from Oman Sea. *Iran. J. Fish. Sci.*, 14: 494-502. [Disponible también en línea: <https://aquadocs.org/handle/1834/11886>].
- Conand, F., Camara, S. B. y F. Domain. 1995. Age and growth of three species of Ariidae (Siluriformes) in coastal waters of guinea. *Bull. Mar. Sci.*, 56: 58-67.
- Corgos A. y J. Freire. 2006. Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. *ICES J. Mar. Sci.*, 63(5): 851-859. Doi: 10.1016/j.icesjms.2006.03.003
- Costa, M. de L., Juras, I. de A.G.M., 1981. Determinação da idade e crescimento do bandeirado, *Bagre bagre* (Linnaeus, 1766). São Luis, Estado do Maranhão. *Bol. Lab. Hidrob.*, 4(1): 17-50.
- Dan, S.S., 1981. Age and growth in the catfish *Tachysurus tenuispinis* (Day). *Ind. J. Fish.* 27(1-2): 220-235.
- Das, M. 1994. Age determination and longevity in fishes. *Gerontology*, 40(2-4): 70-96. Doi:10.1159/000213580
- Deakin, MAB. 1970. Gompertz curves, allometry and embryogenesis. *Bull. Math. Biol.*, 32(3): 445-452. Doi: 10.1007/BF02476879
- Degens, E. T., W. G. Deuser y R. L. Haedrich. 1969. Molecular structure and composition of fish otoliths. *Mar. Biol.*, 2: 105-113. Doi: 10.1007/BF00347005
- Denadai, M., M. Pombo, F. B. Santos, E. Bessa, A. Ferreira y A. Turra. 2013. Population dynamics and diet of the Madamango Sea catfish *Cathorops spixii* (Agassiz, 1829) (Siluriformes: Ariidae) in a tropical bight in Southeastern Brazil. *Plos One*, 8(11): e81257. Doi: 10.1371/journal.pone.0081257
- Denton-Castillo, J. 2016. Aspectos reproductivos de *Occidentarius platypogon* (Günther, 1864) (Ariidae) y propuestas para el manejo de la pesquería de

Mazatlán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, México. 69 pp.

Díaz-Valdés, L. R. y J. M. Sánchez-Canizalez. 2015. Registro de las capturas diarias entregadas en la Lonja Pesquera de la Isla de la Piedra: por pescador y por especie. Informe del Servicio Social. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, México. 144 pp.

Diogo, R. 2005. Morphological evolution, aptations, homoplasy, constraints and evolutionary trends: catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution. Science Publishers, Enfield. 491 pp.

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2004. Acuerdo mediante el cual se aprueba la actualización de la Carta Nacional Pesquera y su anexo. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. Disponible en: [Consultado junio de 2021, <https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/carta-nacional-pesquera/Carta-Nacional-Pesquera-2004.pdf>].

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2006. Acuerdo mediante el cual se aprueba la actualización de la Carta Nacional Pesquera. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. Disponible en: [Consultado junio de 2021, <https://www.gob.mx/inapesca/documentos/carta-nacional-pesquera-2006>].

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2012. Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la carta nacional pesquera. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. Disponible en: [Consultado junio de 2021, [https://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5265388&fecha=24/08/2012](https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5265388&fecha=24/08/2012)].

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2018. Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la carta nacional pesquera. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. [Consultado

- junio de 2021,  
[http://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5525712&fecha=11/06/2018](http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5525712&fecha=11/06/2018)].
- Dmitrenko, Ye. M., 1975. Size-age composition of the giant catfish *Arius thalassinus*, in the vicinity of Kathiawar Peninsula (India). *J. Ichthyol.* 15: 695-702.
- Duarte, C.M. y M. Alcaraz. 1989. To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia*, 80(3): 401–404. Doi: 10.1007/bf00379043
- Eschmeyer, W.N. y J.D. Fong. 2018. Species by family/subfamily. *En* The catalog of fishes. [Consultado junio de 2021, <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>].
- Easey, M. W. y R. S. Millner. 2008. Improved methods for the preparation and staining of thin sections of fish otoliths for age determination. Science Series Technical Report No. 143. Cefas, Lowestoft. 14 pp.
- Fowler, A. 2009. Age in years from otoliths of adult tropical fish, p. 55-92. *En* B.S. Green, B.D. Mapstone, G. Carlos y G. A. Begg. (Eds.). Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology. Reviews: methods and technologies in fish biology and fisheries, Springer, Dordrecht. 313 pp. Doi: 10.1007/978-1-4020-5775-5\_3
- Flinn S., S. Midway y A. Ostrowski. 2019. Age and Growth of Hardhead Catfish and Gafftopsail Catfish in Coastal Louisiana, USA. *Mar. Coast. Fish.: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 11: 362-371. Doi: 10.1002/mcf2.10089
- Flinn, S. A. y S. R. Midway. 2021. Trends in Growth Modeling in Fisheries Science. *Fishes*, 6(1):1. Doi: 10.3390/fishes6010001
- Franks, J. S., J. L. Shea, N. J. Brown-Peterson, M. S. Griggs y K. M. Larsen. 2001. Attempts to enhance the visibility and contrast of presumed growth

marks on sagittal otoliths from wahoo, *Acanthocybium solandri*, from the northern Gulf of Mexico and Bimini, Bahamas, p. 577-585. *En* Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute 52nd Annual Meeting, Key West, Florida. Gulf and Caribbean Fisheries Institute: Marathon. [Disponible también en línea: [http://aquaticcommons.org/13442/1/gcfi\\_52-49.pdf](http://aquaticcommons.org/13442/1/gcfi_52-49.pdf)].

Fricke, R., Eschmeyer, W.N. y R. Van der Laan. 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. [Consultado junio de 2021, <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>].

Fontoura, N. F., A. S. Braun y P. C. C. Milani. 2009. Estimating size at first maturity ( $L_{50}$ ) from Gonadosomatic Index (GSI) data. *Neotrop. Ichthyol.*, 7(2): 217-222. Doi: 10.1590/S1679-62252009000200013

Froese, R. y C. Binohlan. 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.

Froese, R. y D. Pauly. Editors. 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication. [Consultado junio de 2021, [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)].

Fryxell, D. C., H. A. Arnett, T. M. Apgar, M. T. Kinnison y E. P. Palkovacs. 2015. Sex ratio variation shapes the ecological effects of a globally introduced freshwater fish. *Proc. Royal Soc. B: Biological Sciences*, 282(1817):20151970. Doi: 10.1098/rspb.2015.1970

Fuzzen, M.L.M., N.J. Bernier, G.V.D. Kraak. 2011. Stress and reproduction. p.103-118. *En* D.O. Norris y K.H. López (Eds.). Hormones and reproduction of vertebrates, vol 1. Academic Press. 288 pp.

García-Valdez, J. R. 2013. Edad y crecimiento del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru* (Perciformes: Lutjanidae) en la parte sur del Golfo de California. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, México. 54 pp.

- García, A. M., J. P. Vieira y M. D. M. Burns. 2006. *Genidens genidens* (Cuvier) (Pisces, Ariidae), oral incubation of eggs. *Panam. J. Aquat. Sci.*, 1(2): 1.
- Gauldie, R. W. 1993. Polymorphic crystalline structure of fish otoliths. *J. Morph.*, 218: 1-28. Doi: 10.1002/jmor.1052180102
- Gherard, K. E., B. E. Erisman, O. Aburto-Oropeza, K. Rowell, L. G. Allen. 2013. Growth, development, and reproduction in Gulf corvina (*Cynoscion othonopterus*). *Bull. South. Cal. Acad. Sci.* 112(1): 1-18.
- Gibbs, M. A., B. N. Kurth y C. D. Bridges. 2013. Age and growth of the loricariid catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* in Volusia Blue Spring, Florida. *Aquat. Invasions*, 8(2): 207-218. Doi: 10.3391/ai.2013.8.2.08
- Gislason, H., N. Daan, J. C. Rice y J. G. Pope. 2010. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish. *Fish Fish.*, 11: 149-158. Doi: 10.1111/j.1467-2979.2009.00350.x
- Gomes, I. D. y F. Gerson-Araújo. 2004a. Reproductive biology of two marine catfishes (Siluriformes, Ariidae) in the Sepetiba Bay, Brazil. *Rev. Biol. Trop.*, 52(1): 143-56. [También disponible en línea, [https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442004000100020](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442004000100020)].
- Gomes, I. D. y F. Gerson-Araújo. 2004b. Influences of the reproductive cycle on condition of marine catfishes (Siluriformes, Ariidae) in a coastal area at southeastern Brazil. *Environ. Biol. Fish.* 71(4): 341-351. Doi: 10.1007/s10641-004-1265-6
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new model of determining life contingencies. *Philos. Trans. R. Soc.*, 115: 513-585. Doi: 10.1098/rstl.1825.0026
- González, A., J. Mendoza, F. Arocha y A. Márquez. 2019. Análisis multimodelo del crecimiento de *Pseudoplatystoma orinocoense* en la cuenca media del

Orinoco, Venezuela. *Biotechnol. Sector Agrop. Agroind.*, 1. Doi: 10.18684/bsaa.v17n1. 1199

Gracia, A. y E. Lozano. 1980. Alimentación del Bagre marino *Netuma platypogon* y su importancia como indicador de reclutamiento de postlarvas de langosta (Decápoda: Palinuridae), Guerrero, México. *Anales del instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.* 3: 125-180. [Disponible también en línea, <http://biblioweb.tic.unam.mx/cienciasdelmar/centro/1980-2/articulo100.html>].

Griffiths, S. P., G. C. Fry, F. J. Manson y D. C. Lou. 2010. Age and growth of Longtail Tuna (*Thunnus tonggol*) in tropical and temperate waters of the central Indo Pacific. *J. Mar. Sci.*, 67(1): 125-134

Green, B.S., B.D. Mapstone, G. Carlos y G.A. Begg (Eds.). 2009. Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology (Vol. 11). Springer Science and Business Media. 313 pp.

Gulland J.A. 1971. *The Fish Resources of the Oceans*. Fishing News (Books) Ltd., Surrey (England), 255 pp.

Gulland, J. A. 1978. Fishery Management: New Strategies for New Conditions. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107(1): 1-11. Doi: 10.1577/1548-8659(1978)107<1:fm>2.0.co;2

Hauser, M., C. R. Doria, L. R. Melo, A. R. Santos, D. M. Ayala, L. D. Nogueira, S. Amadio, N. Fabré, G. Torrente-Vilara, Á. García-Vásquez, J. F. Renno, F. M. Carvajal-Vallejos, J. C. Alonso, J. Núñez y F. Duponchelle. 2018. Age and growth of the Amazonian migratory catfish *Brachyplatystoma rousseauxii* in the Madeira River basin before the construction of dams. *Neotrop. Ichthyol.*, 16(1): e170130.

Hayashi, Y. 1976. Studies on the growth of the red tilefish in the East China sea- I. A fundamental consideration for age determination from otoliths. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 42: 1237-1242.

- Helfman, G.S., B.B. Collette, D.E. Facey y B.W. Bowen. 2009. The diversity of fishes. Biology, Evolution, and Ecology. Wiley-Blackwell, E.U. 720 pp.
- Haddon, M. 2001. Modelling and quantitative methods in fisheries. Chapman and Hall, Boca Raton, Florida, EEUU. 406 pp.
- Hoening, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fish. Bull.*, 82(1): 898-903.
- Hopkins, C. D., N. C. Comfort, J. Bastian y A. H. Bass. 1990. Functional Analysis of Sexual Dimorphism in an Electric Fish, *Hypopomus pinnicaudatus*, Order Gymnotiformes (Part 1 of 2). *Brain, Behavior Evol.*, 35(6): 350-358.
- Hurvich, C. M. y C. L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76(2): 297-307.
- International Council for the Exploration of the Sea (ICES). 2009. Workshop on age reading of European and American eel (WKAREA), 20-24 April 2009, Bordeaux, France. ICES-CM 2009\ACOM. [También disponible en línea, <https://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/acom/2009/WKAREA/WKAREA%202009.pdf>].
- Jenning, S., M. Kasier y J. Reynold. 2000. Marine Fisheries Ecology. Black Well Science. 391 pp.
- Jumawan, C. Q., E. B. Metillo, y M. T. M. Mutia. 2020. Stock Assessment of *Arius maculatus* (Thurnberg, 1792) (Ariidae, Siluriformes) in Panguil Bay, Northwestern Mindanao. *Philipp. J. Fish.*, 27(1): 40-53. [También disponible en línea, <http://aquaticcommons.org/27091/>].
- Kailola, P.J., y W.A. Bussing. 1995. Ariidae. Bagres marinos, p. 860-886. En W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V. Niem, (Eds.). Guía FAO para identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.6655. 1813 pp.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fish. Res.*, 81(2-3): 229-235.

- Katsanevakis, S. y C. D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish Fish.*, 9(2): 178-187.
- Khan, M. A., A. Nazir y S. Khan. 2016. Assessment of growth zones on whole and thin-sectioned otoliths in *Sperata aor* (Bagridae) inhabiting the River Ganga, India. *J. Ichthiol.*, 56: 242-246. Doi: 10.1134/s0032945216020041
- Kawasaki, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. *FAO Fish. Report.*, 291: 1065-1080.
- King, J. R. y G. A. McFarlane. 2003. Marine fish life history strategies: applications to fishery management. *Fish. Manag. Ecol.*, 10:249-264.
- King, M. 2007. Fisheries biology and assessment and management. Fishing News Press. 340 pp.
- Kobelkowsky, A. D. y M. Castillo-Rivera. 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica*, 5: 95-103.
- Kutsyn, D. N., E. R. Ablyazov, B. H. Truong y N. D. Cu. 2021. The Size-Age Structure, Growth, and Maturation of the Spotted Catfish *Arius maculatus* (Thunberg, 1792) (Siluriformes: Ariidae) from the Mekong Delta, Vietnam. *Russ. J. Mar. Biol.*, 47(1): 56-63. Doi: 10.1134/S1063074021010053
- Lecomte, F., F. J. Meunier y R. Rojas-Beltrán. 1989. Some data on the growth of *Arius proops* (Ariidae, Siluriformes) in the estuaries of French Guyana. *Aquat. Living Resour.*, 2: 63-68. Doi: 10.1051/alr:1989007
- Lessa, R., P. Duarte-Neto, E. Morize y R. Maciel. 2008. Otolith microstructure analysis with OTC validation confirms age overestimation in Atlantic thread herring *Opisthonema oglinum* from north-eastern Brazil. *J. Fish Biol.*, 73(7): 1690-1700. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02043.x

- López-Martínez, J., E. Herrera-Valdivia, J. Rodríguez-Romero y S. Hernández-Vázquez. 2010. Peces de la fauna de acompañamiento en la pesca industrial de camarón en el Golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop.*, 58: 925-942. Doi: 10.15517/RBT.V58I2.5255
- López S., A. Salguero, A. Vargas y A. Zavala. 2018. Biochemical Characterization of Collagen Extracted from the Swim Bladder of Catfish (*Bagre panamensis*). 14(30). Doi: 10.19044/esj.2018.v14n30p1
- Lundberg, Y. W., Y. Xu, K. D. Thiessen y K. L. Kramer. 2015. Mechanisms of otoconia and otolith development. *Dev. Dynam.*, 244(3): 239-253.
- Maldonado-Coyac, J. A., R. Sánchez-Cárdenas, J. S. Ramírez-Pérez, L. A. Salcido-Guevara and J. M. J. Ruiz Velazco Arce. 2018. La incubación bucal de las crías: un estilo reproductivo de los bagres marinos y de agua dulce. *Ciencia y Mar*, (65): 35-41.
- Maldonado-Coyac, J. A. 2017. Ecomorfología alimentaria de los chihuales marinos *Occidentarius platypogon* (Günther, 1864) y *Bagre panamensis* (Gill, 1863) (Siluriformes: Ariidae) del sureste del Golfo de California. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sinaloa, México. 95 pp.
- Maciel, T. R., A. M. Vaz-dos-Santos, E. P. Caramaschi y M. Vianna. 2018a. Management proposal based on the timing of oral incubation of eggs and juveniles in the sentinel species *Genidens genidens* (Siluriformes: Ariidae) in a tropical estuary. *Neotrop. Ichthyol.*, 16(4). Doi: 10.1590/1982-0224-20170119
- Maciel, T. R., A. M. Vaz-dos-Santos y M. Vianna. 2018b. Can otoliths of *Genidens genidens* (Cuvier 1829) (Siluriformes: Ariidae) reveal differences in life strategies of males and females?. *Environ. Biol. Fishes*, 101: 1589-1598. Doi: 10.1007/s10641-018-0804-5
- Madrid-Vera, J., F. Amezcua y E. Morales-Bojórquez. 2007. An assessment approach to estimate biomass of fish communities from bycatch data in a

- tropical shrimp-trawl fishery. *Fish. Res.*, 83: 81-89. Doi: 10.1016/j.fishres.2006.08.026
- Marceniuk, A. P. y R. Betancur-R. 2008. Revision of the species of the genus *Cathorops* (Siluriformes: Ariidae) from Mesoamerica and the Central American Caribbean, with description of three new species. *Neotrop. Ichthyol.*, 6(1): 25-44.
- Marais, J. F. K. y D. J. L. Venter. 1991. Changes in body composition associated with growth and reproduction in *Galeichthys feliceps* (Teleostei: Ariidae). *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 10(1): 149-157. Doi: 10.2989/02577619109504628
- Marceniuk, A. P. y J. L. O. Birindelli. 2010. Morphology of the Gas Bladder in Sea Catfishes (Siluriformes: Ariidae). *Zootaxa*, 2579: 59-68.
- Marceniuk, A. P., A. P. Acero, R. Cooke y R. Betancur-R. 2017. Taxonomic revision of the New World genus *Ariopsis* Gill (Siluriformes: Ariidae), with description of two new species. *Zootaxa*, 4290(1): 1. Doi: 10.11646/zootaxa.4290.1.1
- Marceniuk, A. P. y C.J. Ferraris. 2003. Family Ariidae (sea catfishes), p. 447-455. *En* R. E. Reis, S. O. Kullande y C. J. Ferraris. (Eds.). Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre.
- Martínez, V. H. y G. A. Monasterio de Gonzo. 1988. Morfología de otolitos de *Heptapterus mustelinus* (Valenciennos 1840) (Pimelodidae). Su relación con parámetros dimensionales. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 19: 27-37.
- Martínez, V. H. y G. A. Monasterio de Gonzo. 1991. Clave de identificación de algunos peces Siluriformes en base al estudio de sus otolitos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 22: 95-118.
- Mazzoni, R., J. Petito y J. C. Miranda. 2000. Reproductive biology of *Genidens genidens* a catfish from the Marica lagoon RJ. *Ciência e cultura*, 52(2).
- McArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.

- McCann, K. y B. Shuter. 1997. Bioenergetics of life history strategies and the comparative allometry of reproduction. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 1289-1298.
- Mehanna, S. F., S. Zaki, I. Al-Kharusi, S. Al-Habsi y F. Al-Kiyumi. 2012. Stock assessment of the thinspine sea catfish *Tachysurus tenuispinis* (Day, 1877) in the arabian sea, Oman. INOC-CNRS, International Conference on Land-Sea Interactions in the Coastal Zone. [Disponible también en línea:  
[https://www.academia.edu/22860881/Stock\\_assessment\\_of\\_the\\_thinspine\\_sea\\_catfish\\_Tachysurus\\_tenuispinis\\_Day\\_1877\\_in\\_the\\_Arabian\\_Sea\\_Oman](https://www.academia.edu/22860881/Stock_assessment_of_the_thinspine_sea_catfish_Tachysurus_tenuispinis_Day_1877_in_the_Arabian_Sea_Oman)].
- Mendoza-Carranza, M. 2003. Los hábitos de alimentación del bagre *Bagre marinus* (Ariidae) en Costa Paraíso, Tabasco, México. *Hidrobiológica*, 13:119-126. [También disponible en línea, <http://www.scielo.org.mx/pdf/hbio/v13n2/v13n2a4.pdf>].
- Mendoza-Carranza, M. y A. Hernández-Franyutt. 2005. Annual reproductive cycle of gafftopsail catfish, *Bagre marinus* (Ariidae) in a tropical coastal environment in the Gulf of Mexico. *Hidrobiológica*, 15: 275-282.
- Miguez, J. S. 2019. Age, growth, and maturity of the gafftopsail catfish, *Bagre marinus*, in northwest florida. Tesis. The florida state university college of arts and sciences. 21 pp.
- Mishima, M. y S. Tanji. 1981. Distribuicao geografica dos bagres marinos (Osteichthyes, Ariidae) no complex estuarino laguanar de Cananéia (25°S, 48°W). [Geographical distribution of the marine catfish (Osteichthyes, Ariidae) in the lake complex of Cananéia (25°S, 48°W)]. Sao Paulo, Brazil. *B. Fish. I.*, 8: 157-172.
- Montaño, R., T. Bostock y B. Andrade. 1985. Estudio sobre la calidad y utilización de algunas especies de pescado demersal de tamaño pequeño en el Ecuador. Instituto Nacional de Pesca. Guayaquil, Ecuador. *Boletín*

*Científico y Técnico*, 8(6): 1-17. [Disponible también en línea: <http://hdl.handle.net/1834/3156>].

- Morales-Nin, B. y Y. Aldebert. 1997. Growth of juvenile *Merluccius merluccius* in the Gulf of Lions (NW Mediterranean) based on otolith microstructure and length-frequency analysis. *Fish. Res.*, 30: 77-85. Doi: 10.1016/S0165-7836(96)00553-X
- Morgan, M. J. 2008. Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, 41: 37-51.
- Mori, E., G. Mazza, y S. Lovari. 2017. Sexual dimorphism. p. 1-7. *En Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Vonk, J. y T. Shakelford, Eds. Springer International Publishing, Switzerland.
- Muro-Torres, V. 2011. Crecimiento y reproducción de los bagres marinos *Arius platypogon* (Gunther, 1864) y *Bagre panamensis* (Gill, 1883) (Pisces: Ariidae) 66 en el sur de Sinaloa. Tesis de maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Mazatlán, México. 65 pp.
- Muro-Torres, V. y F. Amezcua. 2011. Observations on the reproductive biology of the Chihuil Sea Catfish in the Southeast Gulf of California: Implications for Management. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 77: 325-333.
- Muro-Torres, V. M., F. Amezcua, R. E. Lara-Mendoza, J. T. Buszkiewicz, F. Amezcua-Linares. 2017. Trophic ecology of the chihuil sea catfish (*Bagre panamensis*) in the south-east Gulf of California, México. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 98(4): 885-893. Doi: 10.1017/S0025315417000170
- Nazir, A. y M. A. Khan. 2020. Stock-specific assessment of precise age and growth in the long-whiskered catfish *Sperata aor* from the Ganges River. *Mar. Freshwater Res.* Doi: 10.1071/MF19315
- Nelson, J.S., T.C. Grande y M.V.H. Wilson. 2016. John Wiley and Sons. Hoboken, New Jersey, U.S.A. 752 pp.

- Oliveira, A. M., M. Farina, I. P. Ludka y B. Kachar. 1996. Vaterite, calcite, and aragonite in the otoliths of three species of piranha. *Naturwissenschaften*, 83: 133-135. Doi: 10.1007/BF01142180
- Oliveira, C., R. Diogo, P. Vandewalle y M. Chardon. 2001. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Plotosus lineatus*, with comments on Plotosidae (Teleostei: Siluriformes) autapomorphies. *J. Fish Biol.*, 59: 243-266.
- Ochi, H., A. Rossiter y Y. Yanagisawa. 2000. The first record of a biparental mouthbrooding catfish. *J. Fish Biol.*, 57(6): 1601-1604. Doi: 10.1006/jfbi.2000.1404
- Ochi, H., A. Rossiter y Y. Yanagisawa. 2001. Biparental mouthbrooding of the catfish *Phyllonemus filinemus* in Lake Tanganyika. *Ichthyol. Res.*, 48(3): 225-229.
- Okuda, N., M. Miyazaki y Y. Yanagisawa. 2002. Sexual difference in buccal morphology of the paternal mouthbrooding cardinalfish *Apogon doederleini*. *Zool. Sci.*, 19(7), 801-807. Doi: 10.2108/zsj.19.801
- Oribe-Pérez, I. A., I. Velázquez-Abunader, G. R. Poot-López. 2020. Age and multi-model growth estimation of white grunt, *Haemulon plumieri*, in the southern Gulf of Mexico from otolith macrostructure analysis. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 34: 101069. Doi: 10.1016/j.rsma.2020.101069
- Osuna-Ruiz, I., M. F. Espinoza-Marroquin, J. A. Salazar-Leyva, E. Peña, C. A. Álvarez-González, I. Bañuelos-Vargas y E. Martínez-Montaño. 2019. Biochemical characterization of a semi-purified aspartic protease from sea catfish *Bagre panamensis* with milk-clotting activity. *Food Sci. Biotechnol.*, 28(6): 1785-1793. Doi: 10.1007/s10068-019-00614-8
- Paiva, L. G., L. Prestrelo, K. M. Sant'Anna y M. Vianna. 2015. Biometric sexual and ontogenetic dimorphism on the marine catfish *Genidens genidens* (Siluriformes, Ariidae) in a tropical estuary. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 43(5):895-903. [También disponible en línea, <https://www.redalyc.org/pdf/1750/175042668009.pdf>].

- Panfili, J., H. de Pontual, H. Troadec, P.J. Wright (eds). 2002. Manual of fish sclerochronology. Ifremer-IRD coedition, Brest, Francia. 464 pp.
- Panfili, J., J. Tomás y B. Morales-Nin. 2009. Otolith microstructure in tropical fish, p. 212-248. *En* B.S. Green, B.D. Mapstone, G. Carlos y G. A. Begg. (Eds.). Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology. Springer, Dordrecht. 313 pp. Doi: 10.1007/978-1-4020-5775-5\_7
- Patrón-Ruiz, C. S. 2017. Bases técnicas y biológicas para el desarrollo de cultivo del Bagre Chihuil (Siluriformes: Ariidae). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, Baja California Sur. 52 pp.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES J. Mar. Sci.*, 39(2): 175-192. Doi: 10.1093/icesjms/39.2.175
- Peltonen, H., J. Raitaniemi, R. Parmanne, J. Eklund, K. Nyberg y F. Halling. 2002. Age determination of Baltic herring from whole otoliths and from neutral red stained otolith cross sections. *ICES J. Mar. Sci.*, 59: 323-332.
- Piddocke, T.P., G.L. Butler, P.A. Butcher, S.W. Purcell, D.J. Bucher y L. Christidis. 2015. Age validation in the Lutjanidae: A review. *Fish. Res.*, 167: 48-63. Doi: 10.1016/j.fishres.2015.01.016
- Pinheiro, P., M. K. Broadhurst, F. H. V. Hazin, T. Bezerra y S. Hamilton. 2006. Reproduction in *Bagre marinus* (Ariidae) off Pernambuco, northeastern Brazil. *J. Appl. Ichthyol.*, 22(3): 189-192. Doi: 10.1111/j.1439-0426.2006.00704.x
- Pracheil, B.M., R. George y B. C. Chakoumakos. 2019. Significance of otolith calcium carbonate crystal structure diversity to microchemistry studies. *Rev. Fish. Biol. Fisher.*, 29: 569-588. Doi: 10.1007/s11160-019-09561-3
- Pusey, B. J., T. D. Jardine, S. E. Bunn y M. M. Douglas. 2020. Sea catfishes (Ariidae) feeding on freshwater floodplains of northern Australia. *Mar. Freshw. Res.*, 71(12): 1628-1639. Doi: 10.1071/mf20012

- Quiñonez-Velázquez, C., Nevarez-Martínez, M.O. y M.G. Gluyas-Millán. 2000. Growth and hatching dates of juvenile Pacific sardine *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California. *Fish. Res.*, 48(2): 99-106.
- Ralls, K. y S. Mesnick. 2009. Sexual dimorphism, p. 1005-1011. *En* B. Wursig, F. William y J.G.M. Perrin (eds.), *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press. 1352 pp.
- Reis, E. G. 1986a. Age and growth of the marine catfish, *Netuma barba* (Siluriformes, Ariidae), in the estuary of the Patos lagoon (Brasil). *Fish. Bull.*, 84(3).
- Reis, E. G. 1986b. Reproduction and feeding habits of the marine catfish, *Netuma barba* (Siluriformes, Ariidae), in the estuary of the Patos Lagoon (Brazil). *Atlântica*, 8: 35-55.
- Reis, E. G. 1986c. Reproduction and feeding habits of the marine catfish, *Netuma barba* (Siluriformes: Ariidae), in the estuary of the Patos Lagoon (Brazil). *Atlântica*, 8: 35-55.
- Richter, H. y J. G. McDermott. 1990. The staining of fish otoliths for age determination. *J. Fish Biol.*, 36: 773-779. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1990.tb04331.x
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *J. Fish. Res. Board Can.*, 191: 1-382.
- Rimmer, M. A. y J. R. Merrick. 1983. A review of reproduction and development in the fork-tailed catfishes (Ariidae). *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 107(1).
- Rimmer, M. A. 1985. Reproductive cycle of the fork-tailed catfish *Arius graefferi* Kner y Steindachner (Pisces: Ariidae) from the Clarence River, New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 36: 23-32.
- Robertson, D. R. y G. R. Allen. 2015. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de

Panamá. [Consultado junio de 2021, <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>].

- Rochet M. J. y V. M. Trenkel. 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 60(1): 86-99. Doi: 10.1139/f02-164
- Roff, D. A. 1988. The evolution of migration and some life history parameters in marine fishes. *Environ. Biol. Fishes*, 22(2): 133-146. Doi: 10.1007/bf00001543
- Rosas-Luis, R. 2007. Descripción de la alimentación del calamar gigante *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 en la costa occidental de la península de Baja California. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, Baja California Sur. 100 pp.
- Rowe, S. y J. A. Hutchings. 2003. Mating systems and the conservation of commercially exploited marine fish. *Trends Ecol. Evol.*, 18(11): 567-572. Doi: 10.1016/j.tree.2003.09.004
- Ruiz-Domínguez, M. y C. Quiñonez-Velázquez. 2018. Age, growth, and mortality of *Opisthonema libertate* on the coasts of northwestern Mexico. *Cienc. Mar.* 44(4): 235-250. Doi: 10.7773/cm.v44i4.2908
- Žák, J., M. Vrtílek, M. Polačik, R. Blažek y M. Reichard. 2021. Short-lived fishes: Annual and multivoltine strategies. *Fish Fish.*, 22(3): 546-561. Doi: 10.1111/faf.12535
- Santificetur, C., M. B. Giaretta, V. R. M. Conversani, M. R. Brenha-Nunes, C. C. Siliprandi y C. L. D. B. Rossi-Wongtschowski. 2017. Atlas of marine bony fish otoliths of southeastern-Southern Brazil Part VIII: Siluriformes (Ariidae) and Pleuronectiformes (Achiridae, Paralichthyidae, Cynoglossidae). *Braz. J. Oceanogr.* 65: 448-494. Doi: 10.1590/s1679-87592017143106503
- Santos-Valencia, J., M. Medina-Martínez, J.M. Seca-Escalante, D. Murillo-Guerrero y M. Huchín-Maturel. 2008. Crecimiento y mortalidad del bagre bandera (*Bagre marinus*) en

- Campeche, México. En E. Espino-Barr, M.Á. Carrasco-Águila, P. Fuentes-Mata, E.G. Cabral-Solís, M. Puente-Gómez y A. García-Boa (eds.), Resúmenes IV Foro Científico de Pesca Ribereña, Acapulco, Guerrero. México. 9 al 11 de septiembre de 2008. 223 pp.
- Schnute J. T. y L. J. Richards. 1990. A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 24-40.
- Schulz-Mirbach, T., F. Ladich, M. Plath y M. Heß. 2018. Enigmatic ear stones: what we know about the functional role and evolution of fish otoliths. *Biol. Rev.*, 94(2): 457-482. Doi: 10.1111/brv.12463
- Schwarz, R. y J. A. Álvarez-Pérez. 2010. Growth model identification of short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths. *Fish. Res.*, 106(2): 177-184. Doi: 10.1016/j.fishres.2010.06.008
- Salguero-Gavilanes, A. P. y A. L. Vargas-Mesa. 2018. Extracción y utilización de diferentes niveles (2 %, 4 %, 6 %) del colágeno de la vejiga natatoria del bagre (*B. panamensis*) en salchicha de mariscos. Tesis de Licenciatura. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Facultad de Ciencias Pecuarias. Riobamba, Ecuador. 102 pp.
- Segura-Bertolini, E. C. y M. Mendoza-Carranza. 2013. Importance of male gafftopsail catfish, *Bagre marinus* (Pisces: Ariidae), in the reproductive process. *Ciencias Marinas*, 39(1): 29-39.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 2009. Introduction to biostatistics. 2nd ed. Dover Publications, New York. 363 pp.
- Somerton, D. A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1488-1494.
- Taqwa, A., A. I. Burhanuddin, A. Niartiningsih y M. N. Nessa. 2020. Nomei fish (*Harpadon nehereus*, Ham. 1822) reproduction biology in Tarakan waters.

- En IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.*, 473(1): 012012. [También disponible en línea, <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1755-1315/473/1/012012/meta>]
- Taylor, C. C. 1958. Cod Growth and Temperature. *ICES J. Mar. Sci.*, 23(3): 366-370. Doi: 10.1093/icesjms/23.3.366
- Team, R. C. 2013. R: A language and environment for statistical computing.
- Thema Equipo Editorial, S. A. 2003. Matemáticas. Enciclopedia temática ilustrada, Vol. 7. Grijalbo, España. 96 pp.
- Then, A. Y., J. M. Hoenig, N. G. Hall y D. A. Hewitt. 2014. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *ICES J. Mar. Sci.*, 72(1): 82-92. Doi: 10.1093/icesjms/fsu136
- Tilney, R. L. 1990. Aspects of the biology, ecology and population dynamics of *Galeichthys feliceps* (Valenciennes) and *G. ater* (Castelnau) (Pisces: Ariidae) off the south-east coast of south Africa. Tesis de Doctorado. Universidad de Rhodes, Sudáfrica. 278 pp.
- Trippel, E. A. y H. H. Harvey. 1991. Comparison of Methods Used to Estimate Age and Length of Fishes at Sexual Maturity Using Populations of White Sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48(8): 1446-1459. Doi: 10.1139/f91-172
- Trippel, E. A. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Bioscience*, 45(11): 759-771. Doi: 10.2307/1312628
- Trippel, E. A. 2003. Estimation of male reproductive success of marine fishes. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 33: 81-113.
- Thomas, O. R. y S. E. Swearer. 2019. Otolith biochemistry, a review. *Rev. Fish. Sci. Aquac.*, 27: 458-489. Doi: 10.1080/23308249.2019.1627285

- Tomás, J. y A. J. Geffen. 2003. Morphometry and composition of aragonite and vaterite otoliths of deformed laboratory reared juvenile herring from two populations. *J. Fish Biol.*, 63(6): 1383-1401.
- Tomás, J. y J. Panfili. 2000. Otolith microstructure examination and growth patterns of *Vinciguerria nimbaria* (Photichthyidae) in the tropical Atlantic. *Ocean. Fish Res.* 46: 131-145.
- Urban, H. J. 2002. Modelling growth of different developmental stages in bivalves. *Mar. Eco. Prog. Ser.*, 238: 109-114. Doi: 10.3354/meps238109
- VanderKooy, S.J. 2009. A practical handbook for determining the age of Gulf of Mexico fishes, Second Edition. Gulf States Marine Fisheries Commission, Publication Number 167. 157 pp.
- Vazzoler, A.E.A. de M. 1996. Biología de reproducción de peixes teleosteos: Teoría e prática. Maringá, Editora Universidade Estadual de Maringá e Sociedade Brasileira de Ictiología, CNPq/Programa Nacional de Zoología, São Paulo. 169 pp.
- Velasco, G. M. y C. Oddone. 2004. Growth parameters and growth performance indexes for some populations of marine catfishes (Actinopterygii, Siluriformes, Ariidae). *Acta Biol. Leopoldensia*, 26(2): 307-313.
- Velasco, G. y E.G. Reis. 2004. Changes in growth seasonality throughout *Netuma barba* (Lacépède, 1803) (Siluriformes, Ariidae) Ontogeny. *Braz. J. Biol.*, 64: 913-914. Doi: 10.1590/S1519-69842004000500024
- Velasco, G., E. G. Reis y J. P. Vieira. 2007. Calculating growth parameters of *Genidens barbatus* (Siluriformes, Ariidae) using length composition and age data. *J. Appl. Ichthyol.*, 23(1): 64-69. Doi: 10.1111/j.14390426.2006.00793.
- Volpedo, A. V. y D. Echeverría. 2000. Catálogo y claves de otolitos para la identificación de peces del Mar Argentino. Editorial Dunken, Buenos Aires. [También disponible en línea,

[https://www.researchgate.net/publication/269038893\\_Catalogo\\_y\\_claves\\_de\\_otolitos\\_para\\_la\\_identificacion\\_de\\_peces\\_del\\_Mar\\_Argentino](https://www.researchgate.net/publication/269038893_Catalogo_y_claves_de_otolitos_para_la_identificacion_de_peces_del_Mar_Argentino)].

Volpedo, A. V. y A. M. Vaz-dos-Santos. 2015. Métodos de estudios con otolitos: principios y aplicaciones. INPA-CONICET-UBA, Buenos Aires. [También disponible en línea: [https://www.researchgate.net/publication/287206342\\_Metodos\\_de\\_estudios\\_con\\_otolitos\\_principios\\_y\\_aplicaciones\\_Metodos\\_de\\_estudios\\_com\\_otolitos\\_principios\\_e\\_aplicacoes](https://www.researchgate.net/publication/287206342_Metodos_de_estudios_con_otolitos_principios_y_aplicaciones_Metodos_de_estudios_com_otolitos_principios_e_aplicacoes)].

Volpedo, A.V., G. A. Thompson y E. Avigliano. 2017. Atlas de otolitos de peces de Argentina. CAFP-BA-CAPEP, Buenos Aires. [También disponible en línea: [https://www.researchgate.net/profile/Alejandra-Volpedo-3/publication/323827227\\_Atlas\\_de\\_Otolitos\\_de\\_Peces\\_de\\_Argentina/links/5ab90f8845851515f59fedc4/Atlas-de-Otolitos-de-Peces-de-Argentina.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Alejandra-Volpedo-3/publication/323827227_Atlas_de_Otolitos_de_Peces_de_Argentina/links/5ab90f8845851515f59fedc4/Atlas-de-Otolitos-de-Peces-de-Argentina.pdf)].

Wang, D., Y. H. Zhao y C. G. Zhang. 2005. Revision of *Arius arius* (formerly *Arius sinensis*) in China and its sexual differences (Siluriformes: Ariidae). *Acta Zool. Sin.*, 51: 431-439.

Warburton, K. 1978. Age and growth determination in a marine catfish using an otolith check technique. *J. Fish Biol.* 13: 429-434. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1978.tb03451.x

Welch, D. W. y G. A. McFarlane. 1990. Quantifying growth of female Pacific hake (*Merluccius productus*): an example of measuring uncertainty and bias in non-linear parameter estimation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 672-681. Doi: 10.1139/f90-074

Winemiller, K. O. y K. A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 2196-2218.

Wootton, R.J. 1990. Ecology of teleost fish. London: Chapman and Hall. 404 pp.

- Wootton, R.J. y C. Smith. 2015, Reproductive biology of teleost fishes. John Wiley and Sons, Ltd, Oxford; Hoboken, New Jersey. 472 pp. Doi: 10.1002/9781118891360
- Yáñez-Arancibia, L. A., J. Curiel-Gómez y V. Leyton de Yáñez. 1976. Prospección biológica y ecológica del bagre marino *Galeichthys caerulescens* (Günther) en el sistema lagunar costero de Guerrero, México. *An. Centro Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 3: 125-180.
- Yáñez-Arancibia, A. y de Yáñez, V. L. 1976. Desarrollo del otolito embrionario, patrón de su crecimiento comparación morfológica con otolitos juveniles y adultos del bagre marino *Galeichthys caerulescens* (Günther). *An. Centro Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 4: 115-124.
- Zar, J., 2010. Biostatistical analysis. Pearson Prentice Hall. New Jersey. 944 p.
- Zavala-Leal, I., D. Palacios-Salgado, M. Ruiz-Velazco, J. T. Nieto-Navarro, M. A. Cadena-Roa, D. Domínguez-Ojeda, J. M. Pacheco-Vega y F. Valdez-González. 2019. Periodo reproductivo del bagre chihuil *Bagre panamensis* (Siluriformes: Ariidae) en el sureste del Golfo de California. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 54(1): 21-27.