



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y PESQUERÍAS

MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS

Crecimiento del cangrejo rojo (*Ucides occidentalis*) en el Golfo de
Guayaquil, Ecuador: estimación por métodos indirectos y enfoque
multimodelo

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE ACADÉMICO DE

Maestro en Ecología y Pesquerías

PRESENTA

Blgo. Eddie René Zambrano Román

COMITÉ TUTORAL

Dra. Gabriela Galindo Cortes

Directora

Dra. María de Lourdes Jiménez Badillo

M. en C. Manuel Raúl Peralta Bravo

Asesores

BOCA DEL RÍO, VERACRUZ

ENERO, 2017



Universidad Veracruzana
Dirección General de Investigaciones
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías

BIOL. EDDIE RENÉ ZAMBRANO ROMAN
ESTUDIANTE DE LA MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS
UNIVERSIDAD VERACRUZANA
P R E S E N T E

**CAMPUS
VERACRUZ**

Calle Hidalgo No. 617
Colonia Río Jamapa,
C P 94290,
Boca del Río,
Veracruz,
México

Teléfonos
(229) 956 70 70
956 72 27

Calle Independencia
No. 30 (antes 38)
Piso 1 y 2
Colonia Centro,
CP 94290,
Boca del Río,
Veracruz,
México

Teléfono
(229) 202 28 28

Habiendo sido debidamente revisado y aceptado el trabajo escrito de su tesis denominada "Crecimiento del cangrejo rojo (*Ucides occidentalis*) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador: estimación por métodos indirectos y enfoque multimodelo", por los integrantes de su comité tutorial y estando todos ellos de acuerdo que tanto el contenido como el formato de este trabajo es satisfactorio como prueba escrita para sustentar su examen final de posgrado de MAESTRO EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS se le autoriza a usted proceda a su impresión.

Sin otro particular, me es grato reiterarle la seguridad de mi más distinguida consideración.

ATENTAMENTE
"LIS DE VERACRUZ: ARTE, CIENCIA, LUZ"
Boca del Río, Ver. Enero 16 del 2017

Dr. Javier Bello Pineda
Director

INSTITUTO DE
CIENCIAS MARINAS
Y PESQUERÍAS
BOCA DEL RÍO, VER.



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

COORDINACIÓN DEL
POSGRADO EN
ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS

DEDICATORIA

Este trabajo es dedicado a mi familia, siendo mis padres René Zambrano y Flor Román, mis hermanos Tatiana, Iván y Jhan Zambrano Román, quienes me alentaron constantemente y estuvieron pendientes de lo que acontecía durante el transcurso de mi estudio de posgrado.

Adicionalmente, dedico esta tesis a mi amada esposa Monserrate Loor y mis apreciados hijos Jamie y Alan Zambrano Loor, a quienes les debo todo el tiempo invertido en este proceso de aprendizaje mientras ellos lidiaban con mi ausencia. El mayor de nuestros sus sacrificios ha sido permanecer imbatibles ante la distancia, brindando el apoyo emocional necesario para alcanzar el éxito plasmado en este escrito.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías de la Universidad Veracruzana, por haberme acogido entre sus alumnos de maestría para mejorar mi formación académica y profesional.

Al Instituto Nacional de Pesca, por autorizar el uso de la información utilizada la presente tesis de posgrado, lo cual muestra su predisposición para colaborar en favor del desarrollo científico.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por otorgarme el apoyo económico (N° 404557) necesario para cubrir mi manutención durante la realización del posgrado destacando que, sin esta ayuda no hubiera podido realizar la maestría. Además, por concederme la beca mixta (convocatoria 291061) que solventó los gastos presentados durante mi estancia de investigación con el Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega.

A la Dra. Gabriela Galindo, por aceptarme como su dirigido y brindarme su apoyo incondicional, así como, el tiempo necesario para resolver todos los inconvenientes que se presentaron durante los análisis de datos y redacción de la tesis. Su amistad y conocimiento fueron los soportes necesarios para hacer posible que mi tesis llegara a buen término.

A la Dra. Lourdes Jiménez y al M. en C. Manuel Peralta, por colaborar como asesores en mi proyecto de investigación. Sus comentarios y correcciones apuntalaron las bases teóricas y la redacción de la tesis, así como, despejaron las dudas generadas recurrentemente.

Al Dr. César Meiners, por apoyarme eficiente y eficazmente en los trámites administrativos previos y durante mi permanencia en la maestría. Su capacidad y voluntad de gestión como Coordinador del Posgrado es digna de admiración. Además, como lector de mi tesis, por sus comentarios y sugerencias que aportaron a mejorar la redacción y enfoque de este trabajo.

Al M. en C. Luis Flores, por ser lector de mi tesis y colaborar con acertados comentarios que ayudaron a reforzar mi trabajo y darle mayor calidad científica. Además, por mostrar un apoyo incondicional y desinteresado desde mis estudios de pregrado en la Universidad de Guayaquil.

Al Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega del Centro de Investigaciones del Noroeste (CIBNOR), por permitirme realizar una estancia de investigación bajo su tutela, la cual reforzó mi conocimiento en modelos de crecimiento individual y la teoría de la información.

Finalmente, agradezco a Jaime Bolaños por las correcciones realizadas, así como, a todos aquellos que comentaron mi trabajo en los Seminarios Académicos de Posgrado (SAPO).

RESUMEN

El crecimiento de *Ucides occidentalis* no ha sido objeto de un estudio dirigido hasta el momento, a pesar de su relevancia para la evaluación y manejo de la pesquería. El objetivo de este trabajo fue modelar el crecimiento individual de *U. occidentalis* en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, mediante el análisis de las distribuciones de frecuencias de tallas (DFT). En este estudio se utilizaron datos [ancho de cefalotórax (AC)] de muestreos con fines científicos y de la captura comercial, obtenidos entre 2011 y 2014. Las DFT se generaron mediante estimadores de densidad por Kernel con función Gaussiana. La descomposición de las DFT en sus componentes gaussianos se realizó mediante el método de Bhattacharya. Las tallas modales se graficaron para identificar cohortes y seleccionar aquella con información suficiente para estimar su crecimiento mediante los modelos de Von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Tanaka y Schnute, optimizados mediante la función de verosimilitud logarítmica. Para machos se realizó un análisis adicional combinando las tallas modales de cada fuente de datos (machos combinados). Mediante el Criterio de Información de Akaike y el Bayesiano se seleccionó el modelo con mejor soporte estadístico. El caso 1 de Schnute fue seleccionado como el mejor para modelar el crecimiento de *U. occidentalis*, sin embargo, las curvas obtenidas difirieron según el sexo y/o fuente de datos. Para machos comerciales y los capturados con fines científicos la curva de crecimiento fue asintótica, pero para hembras y machos combinados fue no-asintótica. Considerando que las fuentes de datos para machos estaban sesgadas (e. g., talla mínima de captura), la combinación realizada representaría una mejor aproximación a la realidad. Se asume que *U. occidentalis* tiene un crecimiento no-asintótico con una curva de forma sigmoidea vertical invertida, cuyo punto de inflexión es superior a la talla de madurez sexual en ambos sexos. Por lo tanto, se asume que la madurez sexual desacelera el crecimiento de *U. occidentalis*, lo cual corresponde a un crecimiento indeterminado. Debido a que, *U. occidentalis* mostró un crecimiento no-asintótico, sus parámetros resultan poco útiles para los actuales modelos de evaluación de stock, por lo cual deben generarse alternativas para conocer su estado poblacional y pesquero. Los parámetros de crecimiento de *U. occidentalis* obtenidos en este trabajo pueden ser útiles en el manejo pesquero para estimar tiempos de recuperación de áreas que evidencien un descenso en la talla media poblacional.

Palabras claves: Distribuciones de frecuencia de tallas, crecimiento indeterminado, estimadores de densidad por Kernel, parámetros de crecimiento, selección multimodelo.

ABSTRACT

Growth of *Ucides occidentalis* has not been subject of a directed study until this moment, despite its relevant for the assessment and management of the fishery. The purpose of this work was to model the individual growth of *U. occidentalis* in the Gulf of Guayaquil, Ecuador, by means of analysis of sizes frequency distributions (DFT). This study used data [carapace width (AC)] of samples captured in commercial fishery and scientific surveys in the period 2011 to 2014. The DFTs were generated by Kernel density estimators with Gaussian function. Separations of DFT in their Gaussian components were performed by the method of Bhattacharya. Modal sizes were plotted to identify cohorts and select one with enough information to estimate its growth by the models of Von Bertalanffy, Gompertz, Logistic, Tanaka and Schnute, optimized by log-likelihood function. In males, an additional analysis combining the modal size of each data source (combined males) was conducted. The model with the best statistical support was selected by means of bias-corrected Akaike Information Criteria and the Bayesian. Case 1 from Schnute model was selected as the best to model the *U. occidentalis* growth, however the curves obtained differed by sex and/or data source. In commercial males and the caught with scientific purposes the growth curve was asymptotic, but in females and combined males it was non-asymptotic. Considering that data sources males were biased (*e. g.*, minimum catch size) the combination would represent a better approximation to reality. It is suggested that *U. occidentalis* has a non-asymptotic growth with a curve form of the type vertical sigmoidal inverted, and its inflection point is greater than the size at the sexual maturity in both sexes. Therefore, it is concluded that sexual maturity slows down the growth of *U. occidentalis*, which corresponds to an indeterminate growth. Because this species showed a non-asymptotic growth, these parameters are considered not useful for the current stock assessment models, so that alternative methods must be generated to know its population and fishery status. Growth parameters of *U. occidentalis* obtained in this work could be useful in fishery management to estimate recovery times of areas that show a decrease in the mean size of the population.

Keywords: Sizes distribution frequency, indeterminate growth, density estimator by Kernel, growth parameters, multi-model selection.

CONTENIDO

1	INTRODUCCIÓN	1
2	ANTECEDENTES.....	4
3	HIPÓTESIS	5
4	OBJETIVOS.....	5
4.1	Objetivo general.....	5
4.2	Objetivos particulares	5
5	MATERIAL Y MÉTODOS	6
5.1	Área de estudio	6
5.2	Fuentes de datos de tallas de <i>Ucides occidentalis</i>	7
5.3	Generación de decimales para los datos de la captura comercial	7
5.4	Análisis de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) y progresión modal.....	8
5.4.1	Análisis exploratorio y construcción de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) de <i>Ucides occidentalis</i>	8
5.4.2	Descomposición de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) y análisis de progresión modal.....	9
5.5	Estimación de la edad y crecimiento de <i>U. occidentalis</i>	10
5.6	Selección multimodelo del crecimiento de <i>U. occidentalis</i>	13
5.7	Estimación de los parámetros de las curvas crecimiento obtenidas con el modelo de Schnute (1981).....	14
5.8	Estimación de los intervalos de confianza para los parámetros de las curvas de crecimiento del modelo con mejor ajuste estadístico	14
5.9	Comparación de los parámetros de las curvas crecimiento entre sexos de <i>U. occidentalis</i>	15

6	RESULTADOS.....	16
6.1	Análisis exploratorio y construcción de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) de <i>U. occidentalis</i>	16
6.2	Estimación del crecimiento de <i>U. occidentalis</i> y selección multimodelo	16
6.3	Parámetros de la curva de crecimiento de <i>U. occidentalis</i> para el caso 1 del modelo de Schnute.....	23
7	DISCUSIÓN.....	25
8	CONCLUSIONES	30
9	LITERATURA CITADA.....	31
10	ANEXOS.....	40

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Áreas de manglar donde habita *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) y principales sitios con información biológica-pesquera en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, Mondragón; B, Churute; C, Naranjal. 6
- Figura 2. Cohortes de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) identificadas en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre diciembre 2011 y 2014. Información referida a los datos de la captura con fines científicos. A, machos; B, hembras. Línea sólida identifica la cohorte usada para estimar su crecimiento. 17
- Figura 3. Cohortes de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) identificadas en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre febrero 2011 y diciembre 2014. A, machos comerciales; B, machos combinados. Línea sólida identifica la cohorte utilizada para estimar su crecimiento. 18
- Figura 4. Tallas observadas (mm AC) y curvas de crecimiento estimadas por el modelo de Schnute (1981) para *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, machos capturados con fines científicos; B, hembras capturadas con fines científicos; C, machos comerciales; D, machos combinados. L_{∞} , longitud asintótica; T^* , edad de inflexión del crecimiento; y^* , talla en la edad de inflexión del crecimiento... 24

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de los modelos asintóticos Von Bertalanffy, Gompertz y Logístico, optimizados mediante la función de verosimilitud logarítmica para <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*).	19
Tabla 2. Parámetros de crecimiento del modelo no-asintótico de Tanaka optimizado mediante la función de verosimilitud logarítmica para <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*).	20
Tabla 3. Parámetros de crecimiento de los cuatro casos del modelo versátil de Schnute, optimizados mediante la función de verosimilitud logarítmica para <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*).	21
Tabla 4. Criterio de información de Akaike corregido (AIC_c), Bayesiano (BIC), diferencias (Δ_i) de AIC_c y BIC , peso (W_i) de Akaike y Bayesiano, para <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*). Modelo con mejor ajuste estadístico (**).	22

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Probabilidades (p) mensuales de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981), criterio de selección, ancho de intervalo (AI), número de modas (n -modas) y total de datos (n -datos) para machos de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) capturados con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador.	40
Anexo 2. Probabilidades (p) mensuales de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981), criterio de selección, ancho de intervalo (AI), número de modas (n -modas) y total de datos (n -datos) para hembras de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) capturadas con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador.	41
Anexo 3. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2011.	42
Anexo 4. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2012. Número de modas no encontrado (-).	43
Anexo 5. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2013. Número de modas no encontrado (-).	44
Anexo 6. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) del Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2014. Número de modas no encontrado (-).	45
Anexo 7. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para machos de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) capturados con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre diciembre 2011 y diciembre 2014.	46
Anexo 8. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para hembras de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) capturadas con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre diciembre 2011 y diciembre 2014.	47

Anexo 9. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para machos comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre febrero 2011 y enero 2013.....	48
Anexo 10. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para machos comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre febrero 2013 y diciembre 2014.....	49
Anexo 11. Relación entre el número de individuos (n) de la distribución de frecuencia de tallas original (DFTO) y el n de la suma de sus componentes gaussianos (SCG), para individuos provenientes de la captura con fines científicos de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, machos; B, hembras.	50
Anexo 12. Relación entre el número de individuos (n) de la distribución de frecuencia de tallas original (DFTO) y el n de la suma de sus componentes gaussianos (SCG) para machos comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador.	50
Anexo 13. Índice de separación (I) de los componentes gaussianos de las distribuciones de frecuencias de tallas mensuales generadas para <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, machos capturados con fines científicos; B, hembras capturadas con fines científicos; C, machos comerciales. Línea segmentada indica el valor mínimo necesario para que exista una separación estadística.	51
Anexo 14. Variación del error estándar [(EE) (línea sólida)] y diferencias de errores estándar [(DE) (línea segmentada)] de los parámetros de crecimiento simulados (L_{∞} , k y t_0) para machos capturados con fines científicos (CFC) y comerciales de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. L_{∞} , longitud asintótica; k , parámetro de la curvatura; t_0 , parámetro de condición inicial.	52
Anexo 15. Variación del error estándar [(EE) (línea sólida)] y diferencias de errores estándar [(ED) (línea segmentada)] de los parámetros de crecimiento simulados para hembras capturadas con fines científicos (CFC) y machos combinados de <i>Ucides occidentalis</i> (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. T^* , edad de inflexión del crecimiento; y^* , talla en la edad de inflexión del crecimiento; z^* , tasa de crecimiento relativo en la edad de inflexión.....	53

1 INTRODUCCIÓN

Ucides occidentalis (Ortmann, 1897) es un Brachyuro terrestre que habita en los manglares de la costa Oeste de América, desde la isla Espíritu Santo (México) hasta el estuario del río Tumbes en Perú (Bright & Hogue, 1972). En Ecuador, esta especie se distribuye a lo largo de la costa continental y es conocida comúnmente como “cangrejo rojo” o “guariche” (Muñiz & Peralta, 1983; Moreno & Ruiz, 2010; Solano *et al.*, 2010).

A nivel ecosistémico, *U. occidentalis* participa en la retención de nutrientes y materia orgánica en el sedimento, disminuyendo la pérdida de energía por efecto de la marea (Twilley *et al.*, 1997). Además, promueve la aireación del suelo durante la construcción de su madriguera, la cual tiene una profundidad de hasta dos metros (Tazan & Wolf, 2000; Solano *et al.*, 2010). Biológicamente, *U. occidentalis* posee iteroparidad estacional, se reproduce entre diciembre y mayo (Zambrano, 2016) y se ha reportado que su periodo de muda ocurre entre julio y septiembre (Muñiz & Peralta, 1983). Su fecundidad fluctúa entre 12 847 y 357 792 huevos hembra⁻¹ con una media de 195 697 huevos hembra⁻¹ y se ha mencionado que los machos alcanzan mayores tallas [Poma & Bocanegra, 1997; Zambrano & Aragón-Noriega, 2016; Cedeño, en revisión(c)].

Ucides occidentalis representa el crustáceo artesanalmente explotado de mayor importancia en Ecuador y su pesquería es considerada de pequeña escala (Solano *et al.*, 2012; Zambrano & Solano, en revisión). Esta pesquería es realizada principalmente en el Golfo de Guayaquil, el cual comprende las provincias de Guayas y El Oro encontrando en la primera, la mayor cantidad de sitios de captura y es la precursora de esta actividad (Barragán, 1993; Solano *et al.*, 2010). La pesquería de *U. occidentalis* está dirigida exclusivamente hacia los individuos machos, debido a una medida de manejo (Acuerdo Ministerial 030) vigente desde el 2003 (Zambrano, en revisión).

El seguimiento biológico-pesquero de *U. occidentalis* en Ecuador lo realiza el Instituto Nacional de Pesca, el cual ha generado información referente al estado del recurso mediante estadísticas de captura, tallas comerciales, índices de abundancia y estructura poblacional. Sin embargo, es necesario determinar parámetros poblacionales verosímiles en términos absolutos y relativos para entender la dinámica del stock y la pesquería (Smith & Addison, 2003), siendo el crecimiento individual uno de los parámetros más relevantes en evaluación y manejo de recursos pesqueros (Melville-Smith, 1989; Galindo, 2005; Bergeron, 2011).

El crecimiento individual es producto de un desarrollo continuo de tejidos, pero en crustáceos el aumento de las dimensiones corporales es discontinuo y efectuado por mudas o ecdisis (Hartnoll, 1983). En este proceso el tegumento viejo (exuvia) es desechado y ocurre un rápido aumento corporal previo al endurecimiento de la nueva cutícula inextensible, además, entre cada ecdisis hay un periodo recesivo (intermuda) en el cual no hay crecimiento (Hartnoll, 1983).

El crecimiento individual puede estimarse mediante métodos directos o indirectos, pero los primeros han tenido dificultad de aplicación en crustáceos, principalmente por la pérdida del exoesqueleto con la ecdisis (Chang *et al.*, 2011). Por tal razón, hasta el momento se han desarrollado algunos métodos directos alternativos para la estimación del crecimiento individual, tales como, *i*) proporciones de radionucleidos, *ii*) concentración de pigmentos de lipofuscina en el cerebro, *iii*) estructura del órgano infracerebral, *iv*) conteo de las bandas del pedúnculo ocular y *v*) conteo de líneas marcadas en el molino gástrico (Hartnoll, 2001; Leland *et al.*, 2011; Kilada *et al.*, 2012; Kilada & Acuña, 2015; Leland *et al.*, 2015).

Con los métodos indirectos se analizan las distribuciones de frecuencias de tallas (DFT), identificando modas que representan grupos de edad o cohortes (Hilborn & Walters, 1992; Hartnoll, 2001). Sin embargo, cuando las distribuciones no son claramente polimodales, la interpretación gráfica es muy subjetiva (Macdonald & Pitcher, 1979). En especies de vida corta que poseen periodos reproductivos bien definidos, las DFT proporcionan información confiable que, relacionadas con modelos de crecimiento individual, se convierten en el método más conveniente y económico para analizar la estructura talla-edad en crustáceos decápodos (Vogt, 2012).

El modelo de crecimiento individual más utilizado es el de Von Bertalanffy (1938), que se ha aplicado en diversos grupos de organismos como peces, crustáceos y moluscos (Tanaka, 1982; Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012). También se han desarrollado modelos alternativos, específicos para crustáceos, que consideran la discontinuidad en su crecimiento (Chang *et al.*, 2011), pero han sido escasamente utilizados debido a la carencia del conocimiento biológico que requieren los modelos sobre la especie en estudio.

Dada la diversidad de modelos de crecimiento individual (*e. g.*, asintóticos) es conveniente el uso de la teoría de la información para seleccionar el mejor modelo entre varios candidatos, lo cual evita inferir y estimar parámetros con base en un único modelo seleccionado *a priori* (Katsanevakis, 2006). El mejor modelo será el que posea el mayor ajuste a los datos observados

y se asumirá como la aproximación más precisa considerando que, en ciencias biológicas no existen modelos “verdaderos” que representen total e indiscutiblemente la realidad (Burnham & Anderson, 2002).

La modelación del crecimiento individual de *U. occidentalis*, mediante métodos indirectos y la teoría de la información, permitirá inferir en otros aspectos del ciclo de vida (*e. g.*, longevidad) útiles para evaluar y manejar la pesquería, en el marco del aprovechamiento sustentable del recurso. En este sentido, una aplicación directa de modelar el crecimiento de *U. occidentalis* es que puede servir como una base para determinar el tiempo para recuperar sitios con evidencia de sobrepesca, que esté relacionada con la disminución de la talla media poblacional. Lo anterior tendría efectos socio-económicos y biológicos positivos relacionados al aumento de la talla media de la captura comercial, lo cual elevaría el precio de mercado del recurso y se procuraría una recuperación natural del recurso.

2 ANTECEDENTES

El conocimiento sobre *U. occidentalis* en Ecuador ha aumentado desde el 2009, con enfoques biológicos, de procesamiento y comercialización, contaminantes (*i. e.*, metales pesados), pero la mayoría de esta información corresponde a literatura no publicada. También existen reportes de indicadores pesqueros como CPUE, capturas totales, tallas de captura y esfuerzo; además, sobre la estructura y tamaño de la población, estado del stock y efecto del cambio climático en la abundancia relativa [Solano *et al.*, 2010, 2012; Cedeño *et al.*, 2012; Cedeño, en revisión(a, b c); Zambrano, en revisión; Zambrano & Solano, en revisión].

Respecto a estudios de crecimiento para *U. occidentalis*, en Ecuador se ha utilizado únicamente el modelo de Von Bertalanffy en machos. Cedeño [en revisión(a)] calculó k y L_{∞} con la rutina ELEFAN I (Pauly & David, 1981) del programa FISAT II (FAO, 2006) mientras que, para t_0 utilizó SLCA (Shepherd, 1987) y ELEFAN I del programa LFDA (Kirkwood *et al.*, 2001). Con ello, Cedeño [en revisión(a)] concluyó que el crecimiento de los machos de *U. occidentalis* es de moderado a lento ($k = 0.26 \text{ año}^{-1}$), con un $L_{\infty} = 125 \text{ mm}$ de ancho de cefalotórax (AC) y una longevidad de 10 años. Por otra parte, Chalén (2004) mencionó que el crecimiento de los machos de esa especie es rápido ($k = 0.55 \text{ año}^{-1}$) y reportó un L_{∞} menor (96 mm AC) respecto al de Cedeño [en revisión(a)].

En El Salvador, Rivera (2013) determinó L_{∞} a través de ELEFAN I, SLCA y Powell-Wetherall (Sparre & Venema, 1997), mientras que, para k usó las dos primeras rutinas y para t_0 utilizó el método de Pauly (1983). A partir de ello, se reportó que esta especie tiene un crecimiento lento, con valores de $k = 0.20, 0.11 \text{ año}^{-1}$ para machos y $0.17, 0.12 \text{ año}^{-1}$ para hembras, con una L_{∞} entre 84.17 y 87.15 mm AC para machos, 73.23 y 78.75 mm AC para hembras. En Perú, Poma y Bocanegra (1997) estimaron k y L_{∞} con el método de Walford (1946) y para t_0 usaron el método de Gulland (1965), reportando que *U. occidentalis* tiene un crecimiento rápido en ambos sexos ($k = 1.02$ y 0.95 año^{-1} para machos y hembras, respectivamente), una $L_{\infty} = 119.5 \text{ mm AC}$ para machos y 112.75 mm AC para hembras.

Los trabajos mencionados no corresponden a estudios dirigidos que analicen el crecimiento de *U. occidentalis* salvo Chalén (2004), pero declara que sus resultados deben ser revisados. Aquello ha generado visiones contrapuestas respecto a la velocidad de crecimiento de *U. occidentalis*, por lo que, este tema debe abordarse formalmente utilizando herramientas estadísticas robustas y teorías modernas de aproximación y contraste.

3 HIPÓTESIS

Las características biológicas de *Ucides occidentalis* (i. e., reproducción, fecundidad, tallas superiores en machos) conllevan a presumir que es un estrategia r , en consecuencia, su crecimiento individual será más acelerado que lo descrito previamente y con diferencias en los parámetros de crecimiento entre sexos.

4 OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Determinar el modelo que mejor describa el patrón de crecimiento de *U. occidentalis* en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, como elemento base a considerar en la evaluación y manejo del recurso.

4.2 Objetivos particulares

1. Determinar las tallas modales de *U. occidentalis* por sexo, que permitirán identificar las principales cohortes.
2. Establecer los parámetros de crecimiento iniciales para cada cohorte seleccionada, que serán la base en la aplicación y ajuste de los modelos de crecimiento.
3. Seleccionar el mejor modelo entre los evaluados, que describirá el patrón de crecimiento de *U. occidentalis*.
4. Determinar si existen diferencias significativas en los parámetros de crecimiento de *U. occidentalis* entre sexos, según el modelo previamente seleccionado.

5 MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

El Golfo de Guayaquil es el estuario tropical más grande de la costa Oeste de Sudamérica y recibe aporte de aguas continentales del río Guayas, el cual tiene como principales afluentes los ríos Daule y Babahoyo (Jiménez, 1983; Pesantes, 1983). El Golfo de Guayaquil se encuentra ubicado al sur de la costa continental ecuatoriana y sus áreas de manglar componen el 70% del total nacional¹ (Figura 1). Entre las especies de mangle que existen están, *Rhizophora mangle*, *R. racemosa*, *R. harrisonii*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* (Urquiza *et al.*, 2012). El Golfo de Guayaquil se puede dividir en dos secciones funcionales, *i*) el estuario interior, que abarca la parte Este de la isla Puná y canal del Morro, que posee mayor influencia de aguas continentales y *ii*) el estuario exterior, Oeste de la isla Puná hasta el borde de la plataforma continental, que tiene un mayor influjo oceánico (Jiménez, 1983).

El Instituto Nacional de Pesca (INP) posee información biológica-pesquera de *U. occidentalis* principalmente de la isla Mondragón, Reserva Ecológica Manglares Churute (Churute) y zona de Naranjal (Figura 1). Estas áreas poseen una alta intensidad de muestreo por parte del INP, cuya información es analizada por separado para caracterizar las zonas (Cedeño *et al.*, 2012).

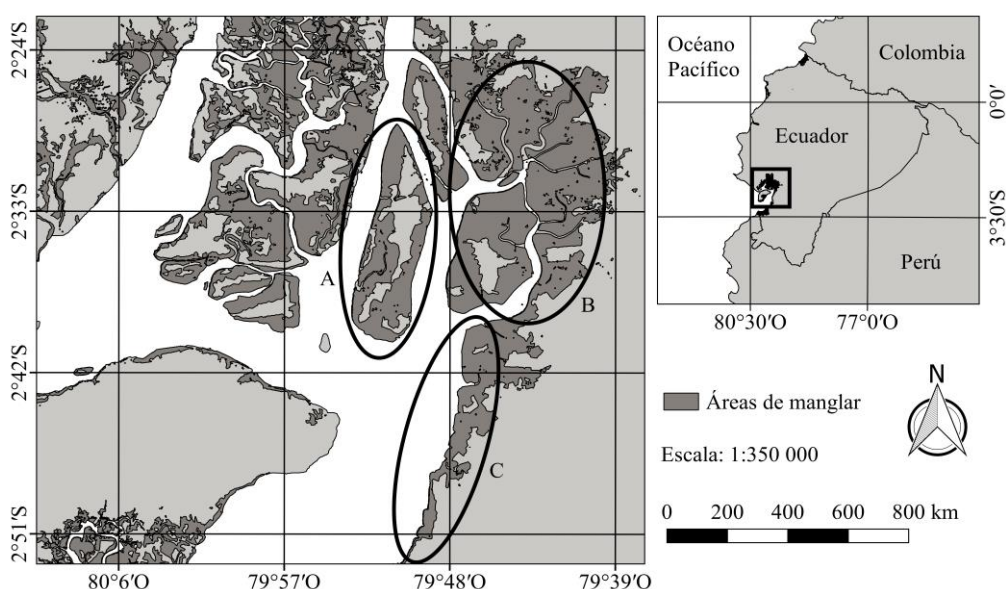


Figura 1. Áreas de manglar donde habita *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) y principales sitios con información biológica-pesquera en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, Mondragón; B, Churute; C, Naranjal. Figura tomada de Zambrano (2016).

¹ Fuente: Instituto Espacial Ecuatoriano (anteriormente CLIRSEN). www.institutoespacial.gob.ec

5.2 Fuentes de datos de tallas de *Ucides occidentalis*

Los datos de tallas, correspondientes al ancho del cefalotórax (AC) de *U. occidentalis*, provinieron de dos fuentes usadas por el Instituto Nacional de Pesca (INP) para la evaluación biológica y pesquera de *U. occidentalis* en el Golfo de Guayaquil; *i*) el seguimiento pesquero participativo (captura comercial) y *ii*) los estudios independientes de la pesquería (captura con fines científicos).

En el seguimiento pesquero participativo, las tallas fueron registradas por pescadores o “cangrejeros” al finalizar su faena, utilizando un calibrador Vernier plástico (sin decimales). Esta actividad fue realizada por dos personas de *ca.* 26 organizaciones pesqueras con una regularidad de dos veces por semana. Los datos disponibles de esta fuente abarcaron el periodo entre febrero 2011 y diciembre 2014, recalcando que correspondieron únicamente especímenes machos de *U. occidentalis*, debido a la restricción permanente para la captura de hembras.

La información referente a los estudios independientes de la pesquería, captura con fines científicos, fue tomada por técnicos del INP quienes mensualmente midieron el AC de *ca.*, 180 cangrejos de cada sexo utilizando calibradores Vernier digitales. Se emplearon las tallas registradas en los estudios de madurez sexual y densidad poblacional realizados entre diciembre 2011 y diciembre 2014 en la isla Mondragón, Churute y zona Naranjal (Figura 1).

5.3 Generación de decimales para los datos de la captura comercial

Los datos de la captura comercial que carecieron de decimales representaron un inconveniente para las herramientas estadísticas utilizadas en el análisis exploratorio y construcción de las distribuciones de frecuencias de tallas (DFT). Por ello, mediante la generación de números aleatorios con distribución uniforme (ε) se estimaron decimales para las tallas observadas (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2003). Este proceso se llevó a cabo con las rutinas desarrolladas para el programa STATA, mediante la siguiente ecuación:

$$Dato_{(0,00)} = dato + (\varepsilon - 0.5)$$

Los análisis y resultados mostrados en este trabajo se realizaron con los datos observados después de estimar sus decimales. Sin embargo, inicialmente se realizaron pruebas estadísticas con los datos originales para valorar su rendimiento en la determinación del ancho de intervalo para construir las DFT.

5.4 Análisis de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) y progresión modal

5.4.1 Análisis exploratorio y construcción de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) de *Ucides occidentalis*

Modelar el crecimiento individual de una especie mediante métodos indirectos requiere de un análisis inicial de las DFT, las cuales funcionan como auxiliares en el estudio de parámetros poblacionales y pueden representar cohortes de individuos en distintos tiempos (Hartnoll, 2001; Rivera-Velazquez *et al.*, 2010). En el análisis de las DFT, se pueden utilizar histogramas o polígonos de frecuencia, pero tienen como desventajas depender del punto de origen, la discontinuidad y un ancho de intervalo fijo. Sin embargo, los estimadores de densidad por Kernel [(EDK) (Rosenblatt, 1956)] surgen como una alternativa que subsana tales desventajas, siendo un procedimiento estadístico más robusto (Silverman, 1986; Salgado-Ugarte & Pérez-Hernández, 2003; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2003).

Un tema central en la generación de las DFT es determinar el ancho de intervalo (AI), el cual denota la multimodalidad (Salgado-Ugarte *et al.*, 2002; Rivera-Velazquez *et al.*, 2010). Los AI grandes muestran características generales de las DFT (*e. g.*, simetría, datos atípicos, localización de modas) y los pequeños revelan detalles locales que pueden ser reales o ficticios (Salgado-Ugarte, 2002). Los criterios para estimar el AI utilizados en este trabajo se sustentaron en la prueba de multimodalidad (Silverman, 1981), la cual es un método robusto para estimar la cantidad de modas en una distribución univariada (Salgado-Ugarte & Pérez-Hernández, 2003). Sin embargo, esta prueba no genera *per se* un AI, pero esto puede ser estimado debido a su relación con el número de modas identificadas (Galindo, 2005).

Las DFT fueron construidas, mensualmente y por sexo, mediante EDK utilizando el promedio de puntos redondeados (WARP), procedimiento con función Gaussiana que posee una eficiencia de 0.9512 (Silverman, 1986) y es compatible con la prueba de multimodalidad de Silverman (1981) aplicada posteriormente (Salgado-Ugarte, 2002; Salgado-Ugarte *et al.*, 2002; Galindo, 2005). Los valores resultantes del EDK se transformaron en frecuencias relativas (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2003).

Las características estructurales generales de las DFT (*e. g.*, modas, simetría) fueron identificadas mediante un análisis exploratorio (Salgado-Ugarte, 2002). La prueba de multimodalidad (Silverman, 1981) fue usada para determinar la probabilidad (p) de cada moda identificada en las DFT. Esta prueba fue realizada mediante las rutinas de Salgado-Ugarte

(2002) desarrolladas para el programa estadístico STATA, con 100 iteraciones y el WARP con 40 histogramas promediados. Cabe destacar que, a los datos de la captura comercial del periodo entre febrero y abril 2011 se les redujo el número total de datos (n) al 50% mediante un *bootstrap* debido a que, la prueba de multimodalidad no procesó el número de datos original.

El ancho de intervalo para construir las DFT fue determinado según tres criterios referentes a la prueba de multimodalidad. *i*) cuando la distribución fue unimodal ($p \geq 0.50$) se empleó el promedio entre la amplitud óptima gaussiana (Silverman, 1986) y el ancho de banda sobre-suavizado (Scott, 1992); *ii*) en las distribuciones multimodales se usó la media entre las bandas críticas del número de modas con una $p \geq 0.50$; *iii*) en las distribuciones complejas (con forma irregular o protuberancias que pueden o no generar modas “reales o ficticias”) se utilizó el promedio entre las bandas críticas del número de modas que proporcionó una DFT robusta.

Cuando la prueba de multimodalidad mostró una $p < 0.50$ en la mayoría casos ($> 50\%$), el AI se lo estimó con base en el “criterio *i*”, pero sin considerar a las DFT como unimodales. Por otra parte, en el criterio *iii* se consideró que las DFT complejas se deben estudiar con una actitud laxa respecto a la prueba de multimodalidad (Izenman & Sommer, 1988).

5.4.2 Descomposición de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) y análisis de progresión modal

En cada DFT se identificaron y separaron sus componentes gaussianos (CG) mediante el método de Bhattacharya (1967), empleando las rutinas de Salgado-Ugarte *et al.*, (2005) para el programa estadístico STATA. La información extraída de cada CG fueron las tallas medias modales, la desviación estándar, el valor de correlación y el número de individuos.

Los errores de proceso se determinaron y corrigieron utilizando un gráfico de dispersión entre el n de la distribución original (x) y el n de la suma de sus CG (y). Además, su correlación se evaluó mediante el índice de Pearson (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005), considerándolo como un punto referencial debido a que sus variables no son aleatorias. La descomposición de las DFT en sus CG se validó según el índice de separación (I) considerando que, si $I < 2$ no hay apoyo estadístico para la separación de los CG (Sparre & Venema, 1997). En estos casos las modas están demasiado próximas, por lo tanto, corresponden a un solo CG.

La identificación de las cohortes se realizó a partir de un gráfico de dispersión con las variables tiempo (x) y talla media modal (y), considerando que el porcentaje de incremento corporal tiende a decrecer en el tiempo conforme el individuo alcanza mayores tallas (Hartnoll, 1983). En este proceso también se consideraron características biológicas de la especie como periodos de muda y reproducción. Las progresiones modales fueron generadas según el sexo y origen de datos. Adicionalmente, para machos se combinaron las tallas modales de las dos fuentes de datos, obteniendo un tercer escenario de análisis denominado “machos combinados”, a los cuales posteriormente se le realizó su progresión modal.

5.5 Estimación de la edad y crecimiento de *U. occidentalis*

De las cohortes identificadas se seleccionó una por cada conjunto de datos para describir el crecimiento de la especie, la cual debió abarcar individuos en los extremos del rango de tallas. En la asignación de la edad relativa (años) de los individuos de la captura con fines científicos, se asumió que la cohorte tuvo su origen en el periodo reproductivo (PR) inmediato anterior (diciembre-mayo). Se estimaron los parámetros del modelo de Von Bertalanffy (VB) considerando cada mes del PR como posible punto de nacimiento y se seleccionó el adecuado según el valor de t_0 generado, el cual debe ser *ca.* 0.053 año^{-1} (19 días). Este es el tiempo de desarrollo embrionario de *U. cordatus* (Pinheiro & Hattori, 2003) y se asumió una similitud para *U. occidentalis*.

En el caso de los machos comerciales y combinados, la edad de la primera talla modal fue asignada con base en los resultados del modelo de VB aplicado a los individuos de la captura con fines científicos. En todos los casos, las edades del resto de la cohorte se asignaron de acuerdo a la diferencia de tiempo transcurrido entre tallas modales. Los parámetros de crecimiento se estimaron utilizando el seguimiento de las tallas modales en periodos consecutivos de muestreo (Rivera-Velazquez *et al.*, 2010). Inicialmente se estimaron los valores de k y L_∞ mediante el método de Gulland y Holt (1959) debido a que no requiere un intervalo de tiempo constante en su formulación (Sparre & Venema, 1997). Sin embargo, como en este procedimiento no se estima t_0 , este parámetro fue considerado inicialmente como cero.

Los valores obtenidos con Gulland y Holt (1959) se usaron como datos iniciales o “valores semillas” en los modelos de crecimiento asintóticos de VB, Gompertz (1825) y Logístico (Verhulst, 1838), que son los tres modelos más frecuentemente utilizados (Tanaka, 1982; Cartaxana, 2003). Otros modelos de crecimiento utilizados fueron el no-asintótico de Tanaka (1982) y el versátil de Schnute (1981), este último, con los cuatro casos que presenta. Para estos modelos, los valores semillas fueron estimados a través de un proceso de prueba-error, analizando el comportamiento y ajuste de la curva generada respecto a los datos observados.

Los modelos estiman la talla $[L(t)]$ existente en un tiempo determinado (t), mediante las siguientes ecuaciones:

Von Bertalanffy

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

L_{∞} : talla asintótica o talla media de un organismo muy viejo

k : parámetro de la curvatura o velocidad en que el organismo alcanza su L_{∞}

t_0 : parámetro de condición inicial o edad en la cual el organismo tiene talla cero

Gompertz

$$L(t) = L_{\infty} * e^{[e^{-k(t-t_0)}]}$$

L_{∞} : talla asintótica

k : tasa de disminución exponencial de la tasa de crecimiento relativo con la edad

t_0 : tasa de crecimiento relativo teórico inicial a la edad cero

Logístico

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

L_{∞} : talla asintótica

k : tasa de crecimiento relativo

t_0 : punto de inflexión de la curva sigmoidea

Tanaka

$$L(t) = \frac{1}{\sqrt{f}} \ln |2f(t-c) + 2\sqrt{f^2(t-c)^2 + fa}| + d$$

a : máxima tasa de crecimiento

c : edad con la máxima tasa de crecimiento

d : talla en la cual la tasa de crecimiento alcanza su máximo

f : tasa de cambio de la tasa de crecimiento

Schnute (1981)

$$\text{Caso 1: } a \neq 0, b \neq 0 \quad L_{(t)} = \left[y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \frac{1 - e^{-a(t-T_1)}}{1 - e^{-a(T_2-T_1)}} \right]^{1/b}$$

$$\text{Caso 2: } a \neq 0, b = 0 \quad L_{(t)} = y_1 \exp \left[\ln(y_2/y_1) \frac{1 - e^{-a(t-T_1)}}{1 - e^{-a(T_2-T_1)}} \right]$$

$$\text{Caso 3: } a = 0, b \neq 0 \quad L_{(t)} = \left[y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \frac{t-T_1}{T_2-T_1} \right]^{1/b}$$

$$\text{Caso 4: } a = 0, b = 0 \quad L_{(t)} = y_1 \exp \left[\ln(y_2/y_1) \frac{t-T_1}{T_2-T_1} \right]$$

y_1 : talla a la edad T_1

y_2 : talla a la edad T_2

T_1 : primera edad especificada

T_2 : segunda edad especificada

a : tasa relativa constante de la tasa de crecimiento relativo

b : tasa relativa de incremento de la tasa de crecimiento relativo

Los valores semillas fueron optimizados con la función de verosimilitud logarítmica (Hilborn & Mangel, 1997) en cada modelo, utilizando el algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996) integrado en el complemento *solver* del programa Microsoft Excel (2016). La función de verosimilitud es un proceso iterativo que ajusta los valores iniciales con base en el criterio de X^2 , la cual es una medida estándar de bondad de ajuste (Sparre & Venema, 1997) y su ecuación correspondiente es:

$$LL(\theta|\text{datos}) = \sum_i^n \left[-\frac{1}{2} \ln(2\pi) \right] - \left[\frac{1}{2} \ln(\sigma^2) - \left(\frac{\ln L_{(t)}^2 - \ln \hat{L}_{(t)}^2}{2\sigma^2} \right) \right]$$

$LL(\theta|\text{datos})$: verosimilitud logarítmica (“log-likelihood”)

$L_{(t)}$: talla observada en un tiempo determinado

$\hat{L}_{(t)}$: talla estimada por el modelo en un tiempo determinado

σ : desviación estándar de los errores, estimada con ecuación:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\ln L_{(t)} - \hat{L}_{(t)})^2}$$

5.6 Selección multimodelo del crecimiento de *U. occidentalis*

Para seleccionar el modelo que representó el crecimiento de *U. occidentalis* se usó el criterio de información de Akaike (*AIC*, por sus siglas en inglés) en su versión corregida para muestras pequeñas (*AIC_c*) debido a que, la proporción entre el n de la muestra y el n de los parámetros (n/K) fue < 40 (Akaike, 1973; Hurvich & Tsai, 1989). El menor valor de *AIC_c* (*AIC_{min}*) indicó el modelo con mayor soporte estadístico para determinar el crecimiento de *U. occidentalis*. Adicionalmente, se estimó el peso de Akaike (W_i) el cual es la evidencia porcentual en favor del modelo i , considerado como el “mejor” entre los evaluados (Burnham & Anderson, 2002). Las diferencias de Akaike corregido (Δ_i) fueron estimadas como requisito en la obtención de W_i . Estos análisis fueron desarrollados utilizando las siguientes ecuaciones:

$$AIC = -2 LL(\theta|\text{datos}) + 2 K$$

$LL(\theta|\text{datos})$: máxima verosimilitud logarítmica del modelo i

K : número de parámetros del modelo i

$$AIC_c = AIC + \frac{2 K (k + 1)}{(n - K - 1)}$$

n : cantidad de datos empleados por el modelo

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

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2} \Delta_i\right)}{\sum_{r=1}^R \exp\left(-\frac{1}{2} \Delta_r\right)}$$

Para seleccionar el modelo de crecimiento de *U. occidentalis* con mayor soporte estadístico, también se utilizó el criterio de información bayesiano (*BIC*, por sus siglas en inglés) (Schwarz, 1978), el cual considera el número de datos (n) observados, como alternativa estadística paralela al *AIC_c*. Esto se realizó mediante la siguiente ecuación:

$$BIC = -2 LL(\theta|\text{datos}) + K \ln(n)$$

El menor valor de *BIC* (*BIC_{min}*) indicó el modelo con mayor soporte estadístico para determinar el crecimiento de *U. occidentalis*. Adicionalmente, se estimaron las Δ_i y el W_i del *BIC*, mediante el mismo procedimiento descrito para el *AIC_c*, para determinar la evidencia porcentual en favor del modelo i , considerado como el mejor entre los candidatos (Burnham & Anderson, 2002).

5.7 Estimación de los parámetros de las curvas crecimiento obtenidas con el modelo de Schnute (1981)

El modelo Schnute genera ocho tipos de curvas de crecimiento entre asintóticas y no-asintóticas, de acuerdo a criterios principalmente referidos a los valores obtenidos para los parámetros a y b del modelo. La estimación de los parámetros de las curvas de crecimiento obtenidas se realizó mediante las siguientes ecuaciones, considerando que a y $b \neq 0$.

Longitud asintótica	$L_{\infty} = \left[\frac{e^{aT_2} y_2^b - e^{aT_1} y_1^b}{e^{aT_2} - e^{aT_1}} \right]^{1/b}$
Parámetro de condición inicial	$t_0 = T_1 + T_2 - \frac{1}{a} \ln \left[\frac{e^{aT_2} y_2^b - e^{aT_1} y_1^b}{y_2^b - y_1^b} \right]$
Edad de inflexión del crecimiento	$T^* = T_1 + T_2 - \frac{1}{a} \ln \left[\frac{b(e^{aT_2} y_2^b - e^{aT_1} y_1^b)}{y_2^b - y_1^b} \right]$
Talla en la edad de inflexión del crecimiento	$y^* = \left[\frac{(1-b)(e^{aT_2} y_2^b - e^{aT_1} y_1^b)}{e^{aT_2} - e^{aT_1}} \right]^{1/b}$
Tasa de crecimiento relativo en la edad de inflexión	$z^* = \frac{a}{1-b}$

Los parámetros de estas ecuaciones tienen el mismo significado mencionado anteriormente para el modelo de Schnute. Las dos primeras expresiones matemáticas se utilizaron cuando la curva de crecimiento fue convexa y el valor de k correspondió directamente al valor de a del modelo.

5.8 Estimación de los intervalos de confianza para los parámetros de las curvas de crecimiento del modelo con mejor ajuste estadístico

Los intervalos de confianza (IC) se estimaron con una aleatoriedad de 0.05, únicamente para los parámetros del modelo de crecimiento individual con mayor soporte estadístico según la selección de modelos. Por cada talla media observada ($L_{obs, i}$) se generó una simulada ($L_{sim, i}$) resultante de la suma o resta de errores aleatorios (ε) con distribución normal, media cero y la desviación estándar de la $L_{obs, i}$, lo cual se puede expresar así, $L_{sim, i} = L_{obs, i} \pm \varepsilon$. La suma o resta de los errores aleatorios se basó en que, la L_{sim} en un tiempo dado (t_1) debe ser inferior a la subsecuente, describiendo aquello como, $L_{sim, i, t-1} < L_{sim, i, t-2}$.

El modelo de crecimiento con mejor ajuste estadístico fue aplicado iterativamente a las L_{sim} , y optimizado mediante la función de verosimilitud logarítmica. En caso del modelo de Schnute, los parámetros simulados se validaron según el criterio que definió la forma de la curva del mejor modelo y las iteraciones que produjeron otras formas de curva se descartaron y reemplazaron con simulaciones adicionales. Un total de 10 000 simulaciones válidas fueron llevadas a cabo, las cuales sirvieron como valores de entrada para estimar los IC de cada parámetro (P_i) del modelo de crecimiento individual, según la ecuación:

$$P_i = \bar{x} \pm z_{\frac{\alpha}{2}} \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

Donde, \bar{x} es la media aritmética del parámetro, $z_{\frac{\alpha}{2}}$ es el valor crítico teórico (1.96), σ es la desviación estándar del parámetro y n corresponde al total de los datos (simulaciones).

Por cada 100 simulaciones se estimaron los errores estándar de cada parámetro de la curva de crecimiento del modelo ganador y mediante la diferencia absoluta de estos errores se determinó el número mínimo necesario de simulaciones. El sesgo de los parámetros correspondió a la diferencia absoluta entre la media de los parámetros simulados y los parámetros originales, dividida para 100 (Deriso *et al.*, 1985; Jacobson *et al.*, 1994; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014).

5.9 Comparación de los parámetros crecimiento entre sexos de *U. occidentalis*

La comparación de los parámetros de las curvas de crecimiento entre machos combinados y hembras de *U. occidentalis* se realizó para el modelo de mayor ajuste, empleando los datos resultantes de las simulaciones, mediante un análisis de varianza multivariado. Las pruebas multivariadas se realizaron a partir de las matrices correspondientes a las sumas de cuadrados (H) y productos cruzados (E) que corresponden a la hipótesis y al error. La matriz H genera estimaciones de la variación (y covariación) entre grupos, mientras que, la E provee la variación (y covariación) estimada dentro de los grupos (Di Rienzo *et al.*, 2016).

Las pruebas utilizadas fueron lambda de Wilks, traza de Pillai, traza de Lawey-Hotelling y el máximo autovalor de Roy, que son funciones de los autovalores $E^{-1} H$ o $(E+H)^{-1}H$ (Pillai, 1960). Posteriormente, se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Hotelling (1936) corregida por la desigualdad de Bonferroni, para conocer si la diferencia en el crecimiento radica en uno o más parámetros de crecimiento (Di Rienzo *et al.*, 2016). Estos análisis se realizaron utilizando la versión estudiantil del software estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2016).

6 RESULTADOS

6.1 Análisis exploratorio y construcción de las distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) de *U. occidentalis*

La captura con fines científicos proporcionó un total de 8 998 individuos (52% machos y 48% hembras) con anchos de cefalotórax (AC) que fluctuaron entre 22.75 y 101.73 mm para machos mientras que, para hembras variaron entre 16.34 y 102.38 mm AC. Se determinó un máximo de cuatro modas en las DFT construidas con un ancho de intervalo (AI) entre 1.25 y 5.34 mm para machos, entre 0.99 y 4.18 mm para hembras (Anexo 1, 2, 7, 8).

En la captura comercial se incluyó 153 637 individuos machos, con un rango de tallas entre 60 y 142 mm AC. Los AI para las DFT se establecieron según el *criterio i* (consultar sección 5.4.1.) debido a que, los valores de probabilidad de la prueba de multimodalidad fueron $p < 0.50$. Los AI estimados para este conjunto de datos mostraron valores entre 1.12 y 2.34 mm, generando DFT que presentaron hasta siete modas (Anexo 3-6, 9).

La correlación entre el n de la frecuencia original y el n de la suma de sus componentes gaussianos tuvo valores de 0.91 en machos, 0.89 en hembras referentes a la captura no-comercial y de 0.97 en machos comerciales (Anexo 11, 12). Por otra parte, la separación de los grupos gaussianos generó valores de $I > 2$ en todas las DFT (Anexo 13).

6.2 Estimación del crecimiento de *U. occidentalis* y selección multimodelo

La progresión de las modas provenientes de la captura con fines científicos mostró que, en los machos la mayoría de las cohortes alcanzan tallas entre 80 y 85 mm AC, pero a nivel general existió una talla modal > 100 mm AC (Figura 2). El mes de nacimiento de la cohorte de machos seleccionada para determinar el crecimiento se estimó en abril 2011. En el caso de las hembras se observaron dos cohortes con tallas modales > 95 mm AC, pero la mayoría de cohortes alcanzaron los 70 mm AC (Figura 2). Por otra parte, se determinó que la cohorte seleccionada para estimar el crecimiento se originó en diciembre 2011.

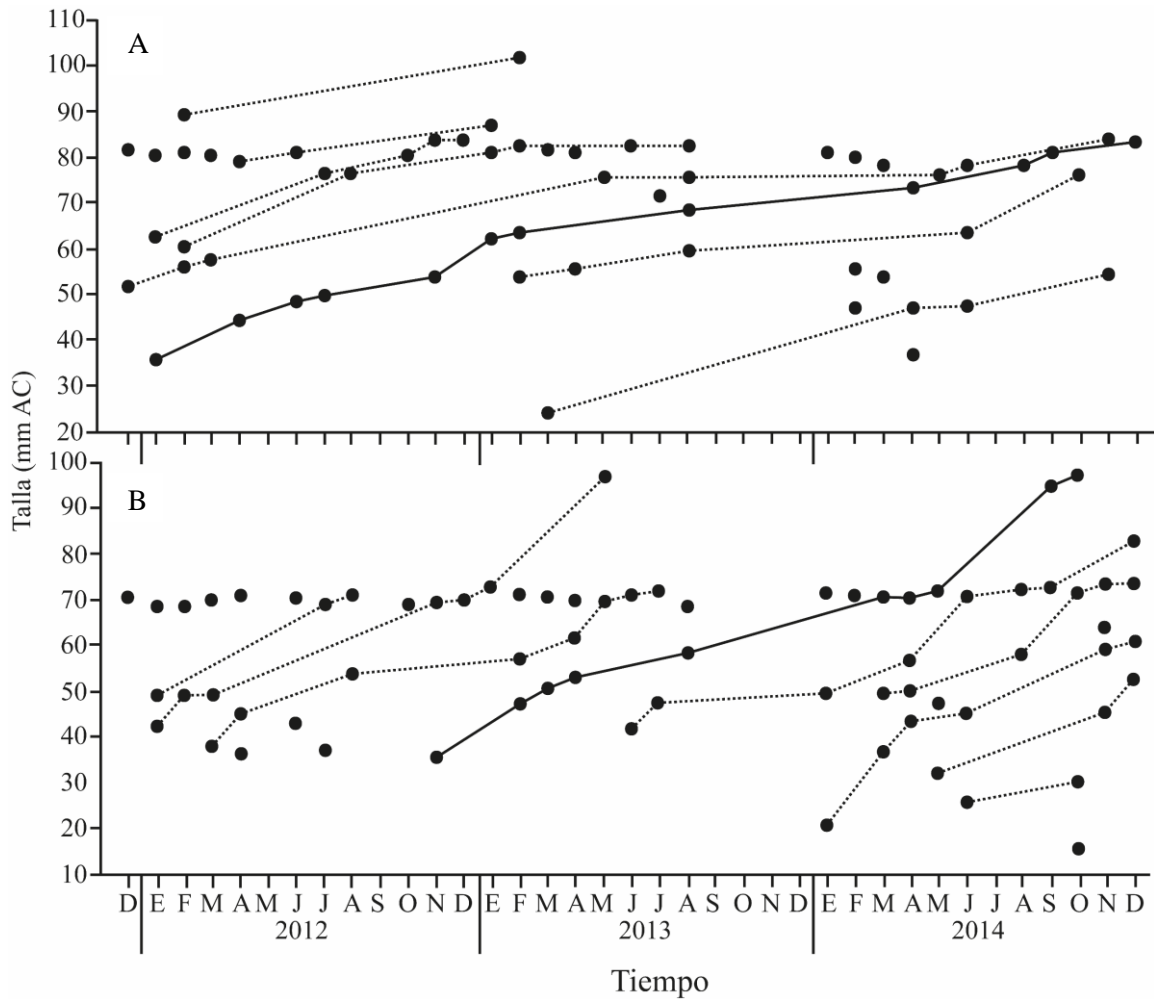


Figura 2. Cohortes de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) identificadas en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre diciembre 2011 y 2014. Información referida a los datos de la captura con fines científicos. A, machos; B, hembras. Línea sólida identifica la cohorte usada para estimar su crecimiento.

Los machos comerciales mostraron un mayor número de cohortes (14) respecto a las estimadas para los individuos de la captura con fines científicos (seis para machos y nueve para hembras). Además, los machos comerciales mostraron la mayor talla modal y correspondió a 142 mm AC (Figura 3). Las cohortes identificadas para analizar el crecimiento de *U. occidentalis* incluyeron la talla máxima observada únicamente en hembras. Cabe destacar que en todos los conjuntos de datos se observó la presencia de individuos con tallas modales predominantes ca., 70 y 80 mm AC para hembras y machos, respectivamente (Figura 2, 3).

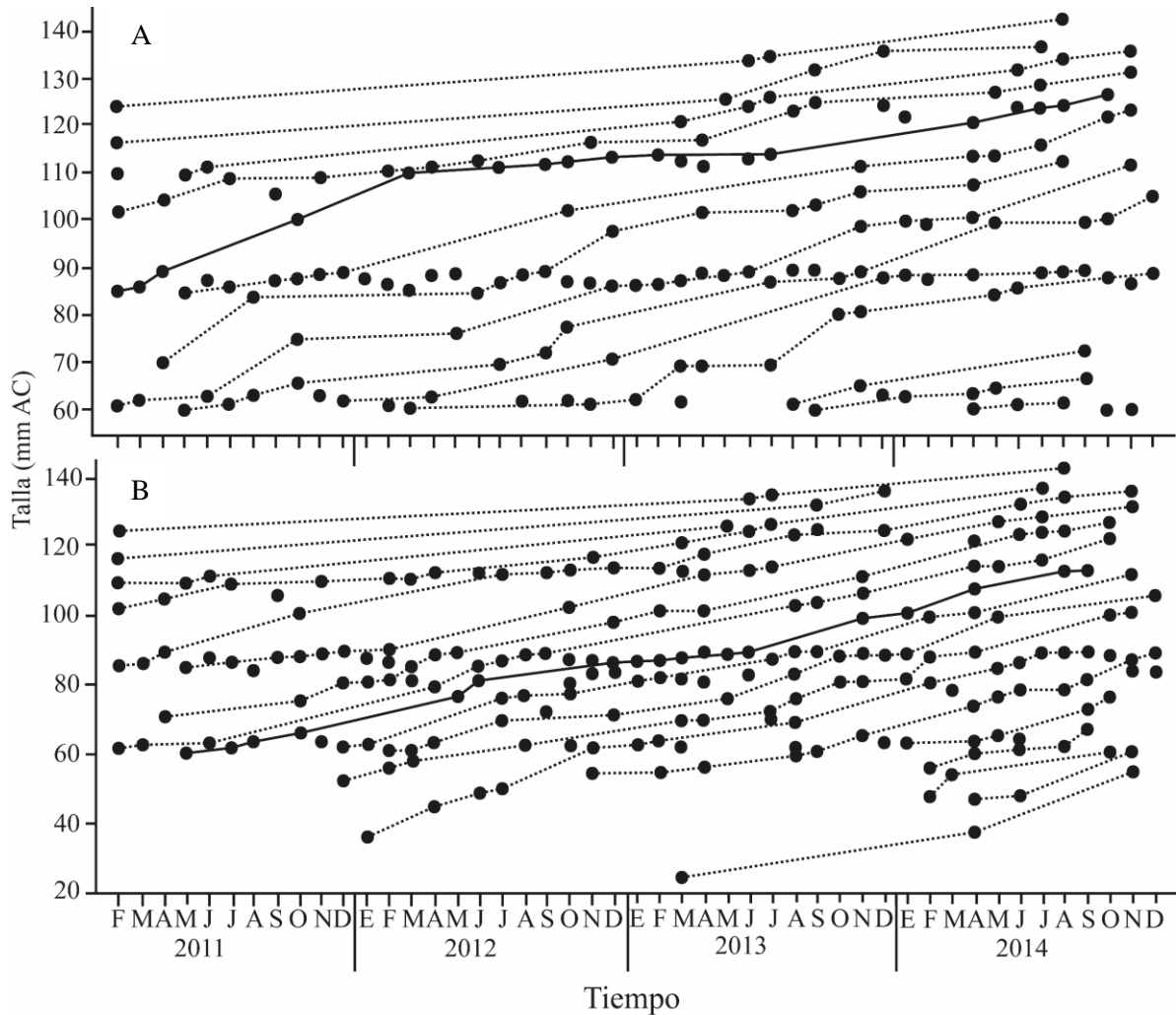


Figura 3. Cohortes de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) identificadas en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre febrero 2011 y diciembre 2014. A, machos comerciales; B, machos combinados. Línea sólida identifica la cohorte utilizada para estimar su crecimiento.

Los valores semilla de los parámetros de crecimiento estimados para los modelos asintóticos fueron en la captura con fines científicos de, $k = 0.30 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 131.91 \text{ mm AC}$ para machos y $k = 0.34 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 133.67 \text{ mm AC}$ para hembras. Para los machos comerciales se obtuvieron valores de, $k = 0.42 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 136.73 \text{ mm AC}$ mientras que, para machos combinados fueron, $k = 0.06 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 348.20 \text{ mm AC}$. Los modelos de crecimiento asintóticos, aplicados a individuos de la captura con fines científicos, mostraron que las hembras alcanzan una mayor L_{∞} , con diferencias de 24.63, 12.05 y 11.31% en los modelos de Von Bertalanffy, Gompertz y Logístico, respectivamente (Tabla 1).

Los machos comerciales mostraron mayores L_{∞} respecto a los valores obtenidos en ambos sexos de la captura con fines científicos; además, la diferencia de este parámetro entre los modelos asintóticos fue del 2.55 %. En el caso de los machos combinados se obtuvieron valores irreales para los parámetros de crecimiento de todos los modelos asintóticos (Tabla 1).

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de los modelos asintóticos Von Bertalanffy, Gompertz y Logístico, optimizados mediante la función de verosimilitud logarítmica para *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*).

Sexo	Modelos	k (año ⁻¹)	L_{∞} (mm AC)	t_0 (año ⁻¹)
Machos*	Von Bertalanffy	0.59	91.32	-0.08
	Gompertz	0.92	85.88	0.60
	Logístico	1.26	83.13	0.95
Hembras*	Von Bertalanffy	0.39	121.16	-0.06
	Gompertz	0.67	109.41	0.95
	Logístico	0.95	104.34	1.42
Machos comerciales	Von Bertalanffy	0.57	128.97	1.79
	Gompertz	0.68	127.59	2.35
	Logístico	0.79	126.54	2.76
Machos combinados	Von Bertalanffy	0.0022	7123.69	-2.04
	Gompertz	0.18	238.14	3.49
	Logístico	0.37	176.13	3.52

La parametrización del modelo de crecimiento no-asintótico de Tanaka generó valores poco realistas de sus parámetros en todos los conjuntos de datos. Esto fue notorio en la talla en la cual la tasa de crecimiento alcanza su máximo (d), debido a que tuvo valores muy por encima del máximo observado en ambos sexos (Tabla 2). Contrariamente, se obtuvieron valores pequeños de la edad con la máxima tasa de crecimiento (c), de la tasa de cambio de la tasa de crecimiento (f) e incluso, la máxima tasa de crecimiento (a) fue negativa en hembras (Tabla 2).

Tabla 2. Parámetros de crecimiento del modelo no-asintótico de Tanaka optimizado mediante la función de verosimilitud logarítmica para *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*).

Sexo	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>f</i>
Machos*	0.000076	0.000099	206.17	0.0011
Hembras*	-0.000030	0.00010	272.33	0.00066
Machos comerciales	0.0013	3.60	169.33	0.0039
Machos combinados	0.0040	2.92	1134.47	0.000045

En los cuatro casos del modelo de Schnute aplicados a los individuos de la captura con fines científicos, se observó una diferencia $< 3.46\%$ de los valores estimados para y_1 entre sexos. Sin embargo, las diferencias fueron mayores en y_2 , con porcentajes entre 7.91 y 20.67 (Tabla 3). Para el caso 1, los parámetros a y b fueron similares entre las hembras y los machos combinados, pero el valor de a difirió con los obtenidos para machos capturados con fines científicos y los comerciales. El parámetro b mostró valores similares entre todos los conjuntos de datos, salvo para machos capturados con fines científicos (Tabla 3).

Tabla 3. Parámetros de crecimiento de los cuatro casos del modelo versátil de Schnute, optimizados mediante la función de verosimilitud logarítmica para *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*).

Sexo	Casos	y_1	y_2	a	b
Machos*					
	1	35.69	83.00	0.57	1.06
	2	40.00	72.99	2.72	0.00
	3	35.35	79.55	0.00	2.84
	4	43.16	81.65	0.00	0.00
Hembras*					
	1	36.09	96.85	-1.14	6.06
	2	40.00	79.26	3.03	0.00
	3	36.92	94.05	0.00	2.51
	4	44.70	102.93	0.00	0.00
Machos comerciales					
	1	84.00	124.56	0.04	6.04
	2	40.00	113.97	15.17	0.00
	3	83.96	124.64	0.00	6.38
	4	90.97	130.52	0.00	0.00
Machos combinados					
	1	58.78	111.42	-1.02	6.47
	2	40.00	90.17	5.35	0.00
	3	59.41	110.61	0.00	1.02
	4	61.10	114.43	0.00	0.00

El caso 1 de Schnute fue el modelo con mayor soporte estadístico para ambos sexos y fuentes de información, con un $W_i > 99\%$ (Tabla 4). Sin embargo, la forma de la curva de crecimiento resultante difirió entre sexos y/o fuente de datos, de acuerdo a los valores de los parámetros a y b del modelo y los criterios de Schnute. Los machos capturados con fines científicos y los comerciales presentaron una curva de crecimiento convexa, debido a que, $0 < a$, $1 \leq b$. Las hembras capturadas con fines científicos y los machos combinados mostraron una curva de crecimiento con forma no-asintótica (sigmoidea vertical invertida), ya que los resultados fueron $-b \ln (y_2/y_1) / (T_2/T_1) < a \leq 0$, $1 < b$ (Figura 4).

Tabla 4. Criterio de información de Akaike corregido (AIC_c), Bayesiano (BIC), diferencias (Δ_i) de AIC_c y BIC , peso (W_i) de Akaike y Bayesiano, para *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. Individuos provenientes de la captura con fines científicos (*). Modelo con mejor ajuste estadístico (**).

Sexo	Modelos	AIC_c	Δ_i AIC_c	W_i AIC_c	BIC	Δ_i BIC	W_i BIC
Machos*	Von Bertalanffy	-41.10	17.14	0.02	-40.71	21.31	0.00
	Gompertz	-40.71	17.53	0.02	-42.25	19.76	0.01
	Logístico	-39.83	18.41	0.01	-41.38	20.63	0.00
	Tanaka	-35.87	22.37	0.00	-39.65	22.37	0.00
	Schnute 1**	-58.24	0.00	95.95	-62.01	0.00	99.99
	Schnute 2	-7.37	50.87	0.00	-9.61	52.41	0.00
	Schnute 3	-31.30	26.94	0.00	-32.85	29.17	0.00
	Schnute 4	-15.86	42.38	0.00	-16.22	45.79	0.00
Hembras*	Von Bertalanffy	-26.79	43.15	0.00	-29.89	46.85	0.00
	Gompertz	-23.90	46.04	0.00	-26.99	49.74	0.00
	Logístico	-21.89	48.15	0.00	-24.98	51.75	0.00
	Tanaka	-23.65	46.29	0.00	-30.44	46.29	0.00
	Schnute 1**	-69.94	0.00	100.00	-76.73	0.00	100.00
	Schnute 2	-0.08	69.86	0.00	-4.29	72.44	0.00
	Schnute 3	-33.05	36.89	0.00	-36.15	40.59	0.00
	Schnute 4	-15.31	54.63	0.00	-16.42	60.31	0.00
Machos comerciales	Von Bertalanffy	-72.55	28.92	0.00	-71.59	31.05	0.00
	Gompertz	-71.59	29.89	0.00	-71.65	31.00	0.00
	Logístico	-71.57	30.90	0.00	-70.63	32.01	0.00
	Tanaka	-72.06	29.41	0.00	-73.23	29.41	0.00
	Schnute 1**	-101.47	0.00	100.00	-102.64	0.00	100.00
	Schnute 2	-23.96	77.51	0.00	-24.45	78.19	0.00
	Schnute 3	-75.27	26.20	0.00	-75.33	27.31	0.00
	Schnute 4	-45.76	55.71	0.00	-45.34	57.30	0.00
Machos combinados	Von Bertalanffy	-70.43	30.25	0.00	-69.78	32.07	0.00
	Gompertz	-69.78	30.90	0.00	-69.84	32.02	0.00
	Logístico	-69.11	31.57	0.00	-69.17	32.68	0.00
	Tanaka	-66.40	34.28	0.00	-67.57	34.28	0.00
	Schnute 1**	-100.68	0.00	100.00	-101.85	0.00	100.00
	Schnute 2	-13.01	87.68	0.00	-13.49	88.36	0.00
	Schnute 3	-70.44	30.24	0.00	-70.50	31.35	0.00
	Schnute 4	-66.25	34.43	0.00	-65.84	36.01	0.00

6.3 Parámetros de la curva de crecimiento de *U. occidentalis* para el caso 1 del modelo de Schnute

Los parámetros de la curva de crecimiento y los intervalos de confianza (IC) estimados para los machos referentes a la captura con fines científicos fueron, $L_{\infty} = 93.62$ mm AC (± 0.2605 IC), $k = 0.57$ año⁻¹ (± 0.0030 IC) y $t_0 = -0.02$ año⁻¹ (± 0.0040 IC), Para machos comerciales fueron, $L_{\infty} = 172.23$ (± 0.4427 IC), $k = 0.04$ año⁻¹ (± 0.0029 IC) y $t_0 = 3.31$ año⁻¹ (± 0.0074 IC), lo cual indicó una talla asintótica superior respecto a los machos capturados con fines científicos (Figura 4).

El punto de inflexión (PI) de la curva de crecimiento sigmoidea vertical invertida para hembras capturadas con fines científicos estuvo en 2.49 años (± 0.0332 IC), referente a 73.72 mm AC (± 0.4022 IC) y a una tasa de crecimiento relativo de 0.23 año⁻¹ (± 0.0009 IC). Los machos combinados mostraron el PI a los 3.47 años (± 0.0117 IC), lo cual corresponde a 88.24 mm AC (± 0.1733 IC) y a una tasa de crecimiento relativo de 0.19 año⁻¹ (± 0.0005 IC). Las hembras capturadas con fines científicos y los machos combinados mostraron la talla máxima de la cohorte a una edad menor a 5 y 4 años, respectivamente (Figura 4).

El error estándar de los parámetros de crecimiento del modelo con mayor soporte estadístico fue < 2.40 para ambos sexos y fuentes de información. Además, la diferencia entre estos errores alcanzó la asíntota a partir de 2 000 simulaciones (Anexo 14, 15). El sesgo de los parámetros de crecimiento fue relativamente bajo en ambos sexos y fuentes de datos, para machos provenientes de la captura con fines científicos y los comerciales la L_{∞} mostró valores de 0.04% y 0.19%, respectivamente, mientras que, k y t_0 mostraron un sesgo $< 0.01\%$. Las hembras capturadas con fines científicos y los machos combinados tuvieron un sesgo $\leq 0.01\%$ para T^* y z^* mientras que, para y^* el valor fue de 0.02 y 0.19%, respectivamente.

Los parámetros de la curva de crecimiento mostraron diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre hembras y machos combinados. Las hembras de *U. occidentalis* alcanzaron su punto de inflexión a una menor talla y edad respecto a los machos, los cuales presentaron una menor tasa de crecimiento en el PI (Figura 4).

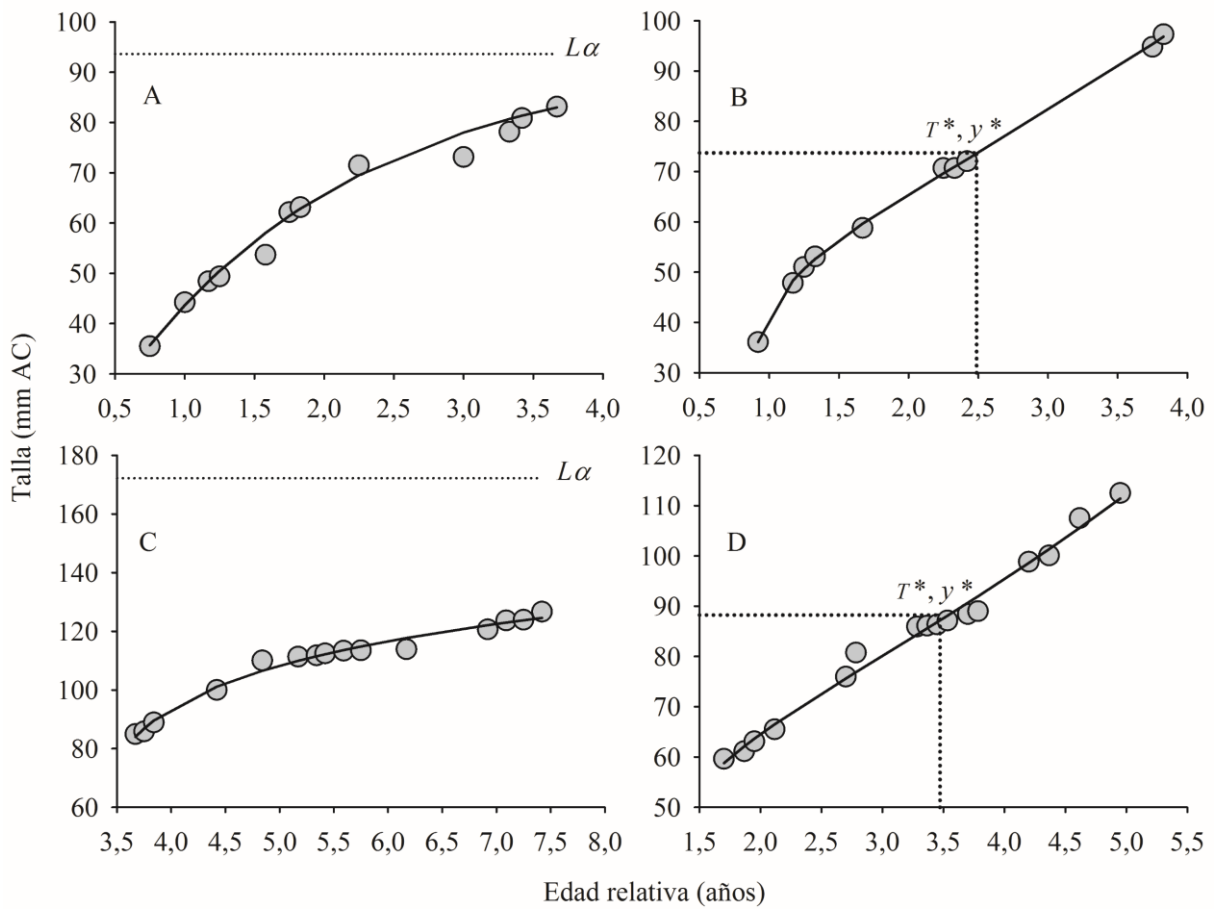


Figura 4. Tallas observadas (mm AC) y curvas de crecimiento estimadas por el modelo de Schnute (1981) para *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, machos capturados con fines científicos; B, hembras capturadas con fines científicos; C, machos comerciales; D, machos combinados. L_{∞} , longitud asintótica; T^* , edad de inflexión del crecimiento; y^* , talla en la edad de inflexión del crecimiento.

7 DISCUSIÓN

Los métodos indirectos representan una buena alternativa para estimar el crecimiento individual y mostraron que, *U. occidentalis* posee un crecimiento no-asintótico, con una curva de forma sigmoidea vertical invertida. Existieron diferencias significativas del punto de inflexión entre sexos, señalando que las hembras lo alcanzan antes que los machos. La combinación de las tallas modales estimadas para las capturas con fines científicos y para las capturas comerciales fueron una aproximación robusta para estimar el crecimiento individual de *U. occidentalis*.

Estimaciones previas del crecimiento de *U. occidentalis* han utilizado histogramas de frecuencias, valores *a priori* del ancho de intervalo (AI) para construir las distribuciones de frecuencias de tallas (DFT) y el modelo de Von Bertalanffy (VB). Aquello ha propiciado conclusiones contrapuestas entre autores respecto a la forma de la curva o “velocidad” de crecimiento. Cedeño [en revisión(a)] y Rivera (2013), quienes usaron un AI de 1 mm, reportaron un crecimiento lento ($k < 0.5$) en contraste, Chalén (2004), Poma y Bocanegra (1997) con un AI de 3 y 5 mm, respectivamente, infirieron un rápido crecimiento ($k > 0.5$). Este tipo de discrepancias también ha sido reportado para *U. cordatus* (Linnaeus, 1763), con valores de k que son en extremo discordantes desde $k > 1$ a $k < 0.19 \text{ año}^{-1}$ y longevidades < 4 y > 10 años, respectivamente (Diele, 2000; Pinheiro *et al.*, 2005; Diele & Koch, 2010; Costa *et al.*, 2014).

Las estimaciones de los AI, en el presente estudio, mostraron variaciones mensuales > 1 y < 6 mm y aunado con la edad de las cohortes utilizadas en el análisis del crecimiento (< 5 y < 4 años para machos y hembras, respectivamente) sugieren que *U. occidentalis* posee un ciclo de vida corto. Aquello, comparando a *U. occidentalis* con otros decápodos como *Cardisoma guanhumi* (Latreille in Latreille, Le Peletier, Serville & Guérin, 1828) un Brachyuro con 20 años de longevidad o *Birgus latro* (Linnaeus, 1767) un Anomuro que puede vivir 40 años (Vogt, 2012; McLay, 2015). Las diferencias en la velocidad de crecimiento y el ciclo de vida reportada para *U. occidentalis* por otros autores [Poma & Bocanegra, 1997; Chalén, 2004; Rivera, 2013; Cedeño, en revisión(a)] probablemente se deben al AI utilizado, el cual careció de un soporte estadístico. Las discrepancias metódicas entre trabajos limitan comparaciones más profundas.

En trabajos previos sobre el crecimiento de *U. occidentalis* se ha utilizado la rutina ELEFAN I en la estimación de los parámetros del modelo de VB. Se debe considerar que, esa rutina proporciona parámetros de crecimiento inexactos cuando algunos grupos de tallas analizados están sub-representados, sobre todo por ausencia de juveniles (Pauly *et al.*, 1984; Galindo,

2005). Cuando existe una incorporación adecuada de datos de juveniles y una sub-representación de adultos, la L_{∞} disminuye y la k estimada es menor a su valor “real”; de manera recíproca, cuando las tallas de juveniles son escasamente representadas y los adultos adecuadamente representados, la L_{∞} se incrementa y k disminuye (Galindo, 2005). Por lo tanto, la polémica mencionada en torno a la “velocidad” del crecimiento (lento o rápido) de *U. occidentalis* también puede estar influenciada por el método utilizado y la representatividad de los datos de tallas utilizadas.

Lo discutidos hasta ahora se refiriere a individuos machos de *U. occidentalis* debido a que, no hay información respecto al segmento poblacional de las hembras para Ecuador. No obstante, se asume que las connotaciones son replicables para hembras considerando los resultados encontrados para Perú y El Salvador (Poma & Bocanegra, 1997; Rivera, 2013). Ante la problemática expuesta en torno al crecimiento individual de *U. occidentalis* es necesario considerar que, los estudios previos [Poma & Bocanegra, 1997; Chalén, 2004; Rivera, 2013; Cedeño, en revisión(a)] se realizaron bajo el enfoque clásico, lo cual implica ajustar un modelo, frecuentemente VB, asumiendo que representa el patrón de crecimiento de la especie (Katsanevakis, 2006). Aquello representa una premisa errónea considerando que, se ha demostrado para algunos invertebrados acuáticos que su crecimiento es no-asintótico (Katsanevakis & Maravelias, 2008; Higgins *et al.*, 2015).

En este estudio se utilizó la teoría de la información como una alternativa al enfoque clásico para modelar el crecimiento individual de *U. occidentalis*. Bajo el enfoque multimodelo se evalúan varios modelos candidatos simultáneamente y mediante algún criterio estadístico se selecciona el “mejor” modelo, determinado por el mayor ajuste a los datos observados (Burnham & Anderson, 2002; Katsanevakis & Maravelias, 2008). Definir los modelos candidatos es una decisión *a priori*, pero es recomendable utilizar modelos asintóticos (*i. e.*, al menos VB y un sigmoideo) y no-asintóticos para evitar sesgar los resultados, desde el inicio, hacia una única forma de crecimiento (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis & Maravelias, 2008).

Con base en los resultados del presente estudio se recomienda usar el modelo de Schnute (1981) considerando que, bajo la selección multimodelo, el caso 1 fue el que mejor representó el crecimiento de *U. occidentalis*. Sin embargo, la forma de la curva y los parámetros de crecimiento difieren según la fuente de datos y el sexo, generando inferencias específicas. Las cohortes utilizadas en machos comerciales y los capturados con fines científicos representan

fracciones de vida diferentes (individuos pequeños-medianos y grandes). Por lo tanto, las inferencias sobre el crecimiento son específicas para cada fuente de datos y no representarían una generalización para machos de *U. occidentalis*.

La combinación de las tallas modales de la captura con fines científicos y la comercial (machos combinados) proporcionaron un escenario más completo de análisis debido a que, se complementan las fracciones de vida faltantes en cada fuente de datos. Además, los muestreos biológicos, paralelos a la captura comercial, son recomendables para obtener información respecto a las tallas que no son consideradas en la pesquería (Galindo, 2005). Combinar fuentes de datos se ha realizado en Brachyuros como *U. cordatus* y en machos de *Callinectes arcuatus* (Ordway, 1863); para esos casos se combinaron datos de laboratorio y campo, determinando un crecimiento asintótico en ambas especies, siendo lento ($k < 0.27$) para *U. cordatus* y rápido ($k = 2.2$) para *C. arcuatus* (Diele, 2000; Diele & Koch, 2010; Ortega-Lizarraga *et al.*, 2016).

Los resultados obtenidos para machos combinados representan una mejor aproximación del crecimiento de *U. occidentalis*, cuya forma de curva es similar a la encontrada para hembras. Esto devela que *U. occidentalis* tiene un crecimiento no-asintótico cuya curva sigmoidea vertical invertida no ha sido reportada previamente. Esta curva denota dos fases de crecimiento, antes y después del punto de inflexión, lo cual implica un cambio en la tasa de crecimiento entre etapas (juveniles y adultos) que puede ser rápido o gradual (Higgins *et al.*, 2015).

El crecimiento no-asintótico ha sido poco reportado en crustáceos. Tanaka (1988) determinó el crecimiento del cangrejo *Chiromantes haematocheir* (De Haan, 1833) mediante el modelo de la curva ALOG (Tanaka, 1982) con buen rendimiento en ambos sexos (Tanaka, 1988). Ese modelo fue inadecuado para *U. occidentalis* y su uso no se recomienda para esta especie. Un caso similar ocurre en erizos de mar, la curva ALOG posee buen ajuste para *Mesocentrotus franciscanus* (A. Agassiz, 1863), aparentemente un caso especial dentro de la familia Strongylocentrotidae, pero para *Evechinus chloroticus* (Valenciennes, 1846) no describe adecuadamente su crecimiento (Ebert *et al.*, 1999; Lamare & Mladenov, 2000; Grosjean, 2001).

Una alternativa para determinar el crecimiento individual de alguna especie radica en el uso del modelo de Schnute, el cual incluye ocho formas de curvas entre asintóticas y no-asintóticas (Schnute, 1981; Aragón-Noriega *et al.*, 2015). La ventaja de este modelo radica en que no presupone una curva de crecimiento, la cual depende del valor obtenido en cada parámetro comparado con los criterios respectivos. El uso de este modelo representa una ventaja frente al

enfoque clásico, sin embargo, al presente ha sido relativamente poco utilizado probablemente por la complejidad en su formulación y a lo extenso de su procedimiento comparado con otros modelos (*e. g.*, VB).

Este estudio demuestra que el modelo de Schnute (1981) es relevante para la descripción del crecimiento individual de *U. occidentalis*, al presentar un mejor ajuste estadístico comparado con VB, pero cuando los datos observados tienden a seguir un patrón de crecimiento claramente convexo, ambos modelos generan parámetros de crecimiento y ajuste estadístico similares. En ese caso, la selección multimodelo puede señalar como el mejor modelo a VB al penalizar el parámetro adicional del modelo de Schnute, lo cual se ha evidenciado en peces como *Micropogonias megalops* (Gilbert, 1890) e *Istiophorus platypterus* (Shaw, 1792) en el Pacífico Mexicano (Burnham & Anderson, 2002; Cerdaneres-Ladrón de Guevara *et al.*, 2011; Aragón-Noriega *et al.*, 2015).

Bajo el método utilizado para obtener los intervalos de confianza (IC) se estiman todos los parámetros de crecimiento a la vez, considerando la variabilidad de cada talla observada. Por ello, este método se puede considerar superior a otros como los perfiles de verosimilitud (Venzon & Moolgavkar, 1988), el cual estima los IC de un parámetro o máximo de dos cuando están correlacionados. Por otra parte, las simulaciones permiten tener datos de entrada para comparar los parámetros de la curva de crecimiento entre sexos, mostrando que las hembras alcanzan el punto de inflexión (PI) antes que los machos combinados. La ubicación del PI en la trayectoria de vida se encontró posterior a la madurez sexual fisiológica (63.5 y 57.8 mm AC para machos y hembras respectivamente) estimada por Cedeño (2013), lo cual se considera como causal para desacelerar el crecimiento individual de *U. occidentalis*.

Las hembras maduran sexualmente antes que los machos, lo cual coincide con la ubicación general del PI entre sexos. Con base en la madurez sexual, el crecimiento de *U. occidentalis* es considerado como indeterminado, lo cual implica que no cesa una vez alcanzada la madurez sexual, asignando energía para crecimiento y reproducción, incluso puede ser capaz de incrementar su capacidad reproductiva respecto a la talla en el tiempo (Kozłowski & Wiegert, 1987; Heino & Kaitala, 1999; Karkach, 2006).

El crecimiento indeterminado de *U. occidentalis* asigna energía de forma estacional para el crecimiento (entre julio y septiembre) y para la reproducción (entre diciembre y mayo) sobre todas las edades considerando que, el aporte de energía para la reproducción puede ser mayor

con la edad (Muñiz & Peralta, 1983; Kozłowski & Uchmanski, 1987; Kozłowski, 1992; Heino & Kaitala, 1999). El crecimiento indeterminado también se ha reportado para *U. cordatus* en Brasil (Diele, 2000; Diele & Koch, 2010), lo cual indicaría que es una característica biológica a nivel de género.

El presente estudio corresponde a una mejor aproximación del crecimiento de *U. occidentalis* en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, con base en los métodos e información actual, disponible y accesible. Sin embargo, pese a que las frecuencias de tallas proporcionan información fidedigna para especies de ciclo de vida corto y periodos reproductivos bien definidos (Hilborn & Walters, 1992; Vogt, 2012), es necesario validar nuestros resultados con métodos directos (*e. g.*, conteo de bandas del molino gástrico, captura-recaptura). Con ello, se podrá definir la factibilidad y fiabilidad de los métodos indirectos y de los modelos de crecimiento individual.

Debido a que, *U. occidentalis* tiene una curva de crecimiento sigmoidea vertical invertida, los parámetros del modelo no son útiles en modelos de evaluación de stock, los cuales utilizan en sus rutinas el modelo de Von Bertalanffy, convirtiéndolo en su piedra angular (Sparre & Venema, 1997; Quinn II & Deriso, 1999). Es necesario generar modelos de evaluación alternativos, que consideren un crecimiento individual no-asintótico. El stock de *U. occidentalis* se puede evaluar utilizando los parámetros de crecimiento obtenidos con modelo de mayor soporte estadístico para la captura comercial, aclarando que no representa el crecimiento individual de la especie. Considerando además que, el crecimiento de las etapas tempranas de alguna especie no tiene una curva de forma convexa (Quinn II & Deriso, 1999).

Los resultados presentados en este trabajo son utilizables como elemento base en el manejo de la pesquería de *U. occidentalis*, para promover un aprovechamiento sustentable y la recuperación natural del stock. Un ejemplo radica en el uso de los parámetros de crecimiento para estimar tiempos de cierre de áreas que evidencien un descenso en la talla media poblacional por efecto de la intensidad pesquera. Además, se pone en contexto la dificultad existente en la modelación del crecimiento individual y la contraposición de criterios existentes para una misma especie. Los resultados presentados relacionados a la biología de *U. occidentalis* revelan que es un estrategia tipo *r*, que posee un crecimiento rápido y diferencias en los parámetros de la curva de crecimiento entre sexos.

8 CONCLUSIONES

- La combinación de las tallas modales complementa las fracciones de vidas no incluidas en cada fuente de datos utilizada y permite una mejor estimación del crecimiento en machos de *U. occidentalis*.
- El crecimiento de *U. occidentalis* es no-asintótico, con una curva de forma sigmoidea vertical invertida, únicamente descrita por el modelo de Schnute.
- Los parámetros de crecimiento de *U. occidentalis* difieren entre sexos y están relacionados con la madurez sexual debido a que, las hembras tienen el punto de inflexión y la madurez a menor edad y talla respecto a los machos.
- *Ucides occidentalis* posee un crecimiento rápido que, sumado a su estrategia reproductiva y a la fecundidad, lo develan como un estratega tipo *r*.

9 LITERATURA CITADA

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov B.N. & F. Csaki (eds.). 2nd International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest. Pp. 268–281.
- Aragón-Noriega, E.A., E. Alcántara-Razo, W. Valenzuela-Quiñónez & G. Rodríguez-Quiroz 2015. Multi-model inference for growth parameter estimation of the Bigeye Croaker *Micropogonias megalops* in the upper Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 50(1): 25–38.
- Barragán, J. 1993. Biología del cangrejo de manglar, *Ucides occidentalis*, Ortmann, (Crustácea: Decapoda: Gecarcinidae). *Revista de Ciencias del Mar y Limnología*, 3(1): 135–149.
- Bergeron, C.E. 2011. Research on lobster age-size relationships: developing regionally specified growth models from meta-analysis of existing data. Tesis de Maestro en Ciencias. The University of Maine, Orono, USA. 104 pp.
- Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology*, 10: 181–213.
- Bhattacharya, C. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23: 115–135.
- Bright, D.B. & C.L. Hogue. 1972. A synopsis of the burrowing land crabs of the world and list of their arthropod symbionts and burrow associates. *Contributions in Science*, 220: 1-58.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer, New York, USA. 488 pp.
- Cartaxana, A. 2003. Growth of the prawn *Palaemon longirostris* (Decapoda, Palaemonidae) in Mira River and Estuary, SW Portugal. *Journal of Crustacean Biology*, 23(2): 251–257.
- Cedeño, I. 2013. Aspectos reproductivos del cangrejo rojo de manglar (*Ucides occidentalis*) en el Golfo de Guayaquil, Diciembre 2011–Abril 2012. *Boletín Especial*, 4(2) 1–14.
- Cedeño, I. En revisión(a). Dinámica poblacional y estado del stock de cangrejo rojo de manglar (*Ucides occidentalis*) en el Golfo de Guayaquil. *Boletín Especial*.
- Cedeño, I. En revisión(b). Impacto del cambio climático en la abundancia relativa de cangrejo rojo de manglar (*Ucides occidentalis*) en el Golfo de Guayaquil. *Boletín Especial*.

- Cedeño, I. En revisión(c). Tamaño del stock y estructura poblacional del cangrejo rojo de manglar (*Ucides occidentalis*) en los principales cangrejales del Golfo de Guayaquil, diciembre 2011, abril y noviembre 2012. Boletín Especial.
- Cedeño, I., M. Bravo, F. Solano, M. Peña & R. Zambrano. 2012. Abundancia relativa y estructura de tallas de cangrejo rojo de manglar (*Ucides occidentalis*) en el Golfo de Guayaquil, Febrero 2011-Enero 2012. Boletín Especial, 3(2): 1–32.
- Cerdenares-Ladrón de Guevara, G., E. Morales-Bojórquez & R. Rodríguez-Sánchez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research*, 7(5): 488–499.
- Chalén, X. 2004. Parametros de crecimiento de cangrejo rojo (*Ucides occidentalis*). Instituto Nacional de Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 3 pp.
- Chang, Y.-J., C.-L. Sun, Y. Chen & S.-Z. Yeh. 2011. Modelling the growth of crustacean species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(1): 157–187.
- Costa, T.M.M., F.B. Pitombo & A. Soares-Gomes. (2014). The population biology of the exploited crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) in a southeastern Atlantic Coast mangrove area, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 58(4): 259–268.
- Deriso, R.B., T.J. Quinn II & P.R. Neal. 1985. Catch-age analysis with auxiliary information. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(4): 815–824.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada & C. Robledo. 2016. InfoStat. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Diele, K. 2000. Life history and population structure of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda: Brachyura) in the Caeté Estuary, North Brazil. Tesis de Doctor en Ciencias. Universität Bremen, Bremen, Alemania. 116 pp.
- Diele, K. & V. Koch. 2010. Growth and mortality of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in N-Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 395: 171–180.
- Ebert, T.A., J.D. Dixon, S.C. Schroeter, P.E. Kalvass, N.T. Richmond, W.A. Bradbury & D.A. Woodby. 1999. Growth and mortality of red sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* across a latitudinal gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 190: 189–209.

- FAO. 2006. Fisheries and aquaculture software. FISAT II - FAO-ICLARM Stock Assessment Tool. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 28 November 2013.
- Galindo-Cortes, G. 2005. Evaluación de tres métodos para estimación del crecimiento basados en el análisis de distribuciones de frecuencias de longitudes. Tesis de Maestro en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional-CICIMAR, La Paz, México. 135 pp.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 115: 513–585.
- Grosjean, P. 2001. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Tesis de Doctor en Ciencias. Université Libre de Bruxelles, Bruselas, Bélgica. 271 pp.
- Gulland, J. & S. Holt. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *ICES Journal of Marine Science*, 25(1): 47–49.
- Guzmán-Castellanos, A., E. Morales-Bojórquez & E. Balart. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranquios: la inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiológica*, 24(2): 137–150.
- Hartnoll, R.G. 1983. Strategies of crustacean growth. In: Lowry, J. K. (ed.), *Conference on the biology and evolution of crustacea*. Australia Museum, Sydney, Australia. Pp. 121–131.
- Hartnoll, R.G. 2001. Growth in Crustacea - twenty years on. *Hydrobiología*, 449: 111–122.
- Heino, M. & V. Kaitala. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology*, 12(3): 423–429.
- Higgins, R.M., H. Diogo & E.J. Isidro. 2015. Modelling growth in fish with complex life histories. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25(3): 449–462.
- Hilborn, R. & M. Mangel. 1997. *The ecological detective. Confronting models with data*. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton, USA. 315 pp.
- Hilborn, R. & C.J. Walters. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman & Hall, London, UK. 570 pp.

- Hotelling, H. 1936. Relations between two sets of variables. *Biometrika*, 28: 321–377.
- Hurvich, C. & C.-L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76(2): 297–307.
- Izenman, A. & C. Sommer. 1988. Philatelic mixtures and multimodal densities. *Journal of the American Statistical Association*, 83(404): 941–953.
- Jacobson, L.D., N.C.H. Lo & J.T. Barnes. 1994. A biomass-based assessment model for northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, 92(4): 711–724.
- Jiménez, R. 1983. Diatomeas y silicoflagelados del fitoplancton del Golfo de Guayaquil. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 2(2): 193–281.
- Karkach, A.S. 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demographic Research*, 15(12): 347–400.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research*, 81: 229–235.
- Katsanevakis, S. & C.D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*, 9(2): 178–187.
- Kilada, R. & E. Acuña. 2015. Direct age determination by growth band counts of three commercially important crustacean species in Chile. *Fisheries Research*, 170: 134–143.
- Kilada, R., B. Sainte-Marie, R. Rochette, N. Davis, C. Vanier, S. Campana & B. Gillanders. 2012. Direct determination of age in shrimps, crabs, and lobsters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(11): 1728–1733.
- Kirkwood, G.P., R. Auckland & S.J. Zara. (2001) Length Frequency Distribution Analysis (LFDA). MRAG Ltd, London, UK, version 5.0.
- Kozłowski, J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(1): 15–9.
- Kozłowski, J. & J. Uchmanski. 1987. Optimal individual growth and reproduction in perennial species with indeterminate growth. *Evolutionary Ecology*, 1(3): 214–230.
- Kozłowski, J. & R.G. Wiegert. 1987. Optimal age and size at maturity in annuals and perennials with determinate growth. *Evolutionary Ecology*, 1(3): 231–244.

- Lamare, M.D. & P.V. Mladenov. 2000. Modelling somatic growth in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243:17–43.
- Leland, J.C., D.J. Bucher & J. Coughran. 2015. Direct age determination of a subtropical freshwater crayfish (redclaw, *Cherax quadricarinatus*) using ossicular growth marks. *Plos One*, 10(8): 1–11.
- Leland, J.C., J. Coughran & D.J. Bucher. 2011. A preliminary investigation into the potential value of gastric mills for ageing crustaceans. In Asakura, A. (ed.). *New frontiers in crustacean biology. Proceedings of the TCS summer meeting*. Tokyo, Japan. Pp. 57–68.
- Macdonald, P.D.M. & T.J. Pitcher. 1979. Age-groups from size-frequency data: A versatile and efficient method of analyzing distribution mixtures. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36: 987–1001.
- McLay, C.L. 2015. Moulting and growth in Brachyura. In Castro, P., P.J.F. Davie, D. Guinot, F.R. Schram & J.C. von Vaupel Klein (eds.). *The Crustacea, treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology*. BRILL, Leiden, Holanda. Vol. 9, pp. 245–316
- Melville-Smith, R. 1989. A growth model for the deep-sea red crab (*Geryon maritae*) off South West Africa/Namibia (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 56(3): 279–292.
- Moreno, J. & W. Ruiz. 2010. Situación Actual del Guariche *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Estuario del Río Chone, Manabí durante Abril 2009-2010. *Boletín Científico y Técnico*, 20(8): 16–35.
- Muñiz, L. & B. Peralta. 1983. Aspectos biométricos de *Ucides occidentalis* Ortmann. *Revista de Ciencias del Mar y Limnología*, 2(1): 151–170.
- Neter, J., M. Kutner, C. Nachtsheim & W. Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill, New York, USA. 1 396 pp.
- Ortega-Lizarraga, G.G., G. Rodríguez-Domínguez, R. Pérez-González, N. Castañeda-Lomas & E.A. Aragón-Noriega. 2016. Estimation of growth parameters of male blue crabs *Callinectes arcuatus* (Brachyura: Portunidae) from the Gulf of California using the Schnute model. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44(2): 371–379.

- Ortmann, A.E. 1897. Carcinologishe Studien. Zoologischen Jahrbüchern. Abtheihmg Für Systematik, Geographie Und Biologie Der Thiere, 10: 258–372
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Documento técnico de pesca, FAO, Roma, Italia. 23 pp.
- Pauly, D. & N. David. 1981. ELEFAN I, a basic program for the objective extraction of growth parameters from length frequencies data. *Meeresforschung*, 28(4): 205–211.
- Pauly, D., J. Ingles & R. Neal. 1984. Application to shrimp stocks of objective methods for the estimation of growth, mortality and recruitment-related parameters from length-frequency data (Elefan I and II). In: Gulland, J.A. & B.I. Rothschild (eds.). *Penaid shrimp: their biology and management*. Fishing News Books, Farnham, England. Vol. 122. Pp. 220–234
- Pesantes, F. 1983. Dinoflagelados del fitoplancton del Golfo de Guayaquil. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 2(2): 283–399.
- Pillai, K.C.S. 1960. *Statistical tables for tests of multivariate hypotheses*. University of the Philippines, Filipinas.
- Pinheiro, M.A.A., A.G. Fiscarelli & G.Y. Hattori. 2005. Growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Brachyura, Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 25(2): 293–301.
- Pinheiro, M.A.A. & G.Y. Hattori. 2003. Embryology of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Brachyura: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 23(3): 729–737.
- Poma, C.E. & C.A. Bocanegra. 1997. Observaciones sobre la dinamica poblacional y pesqueria del cangrejo de los manglares *Ucides occidentalis* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) en Tumbes, Perú. *Gayana Oceanológica*, 5(2): 95–105.
- Quinn II, T.J. & R.B. Deriso. 1999. *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press, New York, USA. 542 pp.
- Rivera-Velazquez, G., I.H. Salgado-Ugarte, L. Soto & E. Naranjo. 2010. Un estudio de caso en el analisis de la distribucion de frecuencias de tallas de *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) mediante el uso de estimadores de densidad por Kernel. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38(2): 201–209.

- Rivera, C. 2013. Manejo Pesquero Sostenible de *Ucides occidentalis* (“punche”), recurso hidrobiológico de la Cuenca Baja del Río Lempa, Bahía de Jiquilisco, departamento de Usulután. Tesis de Maestro en Ciencias. Universidad de El Salvador, San Salvador, El Salvador. 107 pp.
- Rodríguez-Domínguez, G., S.G. Castillo-Vargasmachuca, R. Pérez-González & E.A. Aragón-Noriega. 2012. Estimation of the individual growth parameters of the brown crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura, Portunidae) using a multi-model approach. *Crustaceana*, 85(1): 55–69.
- Rosenblatt, M. 1956. Remarks on some nonparametric estimates of a density function. *Annals of Mathematics and Statistics*, 27: 832–837.
- Salgado-Ugarte, I.H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. 2nd ed. UNAM, Ciudad de México, México. 134 pp.
- Salgado-Ugarte, I.H., J.L. Gómez-Márquez & B. Peña-Mendoza. 2005. Métodos actualizados para análisis de datos biológicos-pesqueros. UNAM, Ciudad de México, México. 234 pp.
- Salgado-Ugarte, I. H. & M.A. Pérez-Hernández. 2003. Exploring the use of variable bandwidth kernel density estimators. *Stata Journal*, 3(2): 133–147.
- Salgado-Ugarte, I.H., M. Shimizu, T. Taniuchi & K. Matsushita. 2002. Nonparametric assessment of multimodality for size frequency distributions. *Asian Fisheries Science*, 15(4): 295–303.
- Sanvicente-Añorve, L., I.H. Salgado-Ugarte & M. Castillo-Rivera. 2003. The use of kernel density estimators to analyze length-frequency distributions of fish larvae. In Browman, H. & A. Skiftesvik (eds.). *The big fish bang. Proceedings of the 26th Annual larval fish conference*. Institute of the Marine Research, Bergen, Noruega. Pp. 419–430
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(9): 1128–1140.
- Schwarz, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6(2): 461–464.

- Scott, D.W. 1992. Multivariate density estimation: theory, practice and visualization. Wiley, New York, USA. 23 pp.
- Shepherd, J. 1987. A weakly parametric method for estimating growth parameters from length composition data. In: Pauly D. & G. Morgan (eds.). Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conference Proceedings 13. Pp. 113–119.
- Silverman, B.W. 1981. Using kernel density estimates to investigate multimodality. Journal of the Royal Statistical Society. Series B, 43(1): 97–99.
- Silverman, B.W. 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Chapman & Hall, London, UK.
- Smith, M.T. & J.T. Addison. 2003. Methods for stock assessment of crustacean fisheries. Fisheries Research, 65: 231–256.
- Solano, F., L. Flores & W. Ruiz. 2010. Capturas de Cangrejo Rojo durante el 2009 en los Puertos de la Provincia de Guayas y El Oro, Ecuador. Boletín Científico y Técnico, 20(8): 1–15.
- Solano, F., W. Ruiz, T. Villegas & L. Flores. 2012. La pesquería del cangrejo rojo (*Ucides occidentalis*) en puertos de la Provincia de El Oro en Ecuador en el 2011. Boletín Científico y Técnico, 22(3): 17–27.
- Sparre, P. & S. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales (Parte 1). Documento técnico de pesca, FAO, Roma, Italia. 420 pp.
- Tanaka, M. 1982. A new growth curve which expresses infinitive increase. Amakusa Marine Biological Laboratory, 6(2): 167–177.
- Tanaka, M. 1988. Eco-physiological meaning of parameters of ALOG growth curve. Amakusa Marine Biological Laboratory, 9(2): 103–106.
- Tazan, G. & B. Wolf. 2000. Estudio Bioecológico. In: El cangrejo rojo *Ucides occidentalis* (Ortmann) en la Reserva Ecológica Manglares Churute. CEDEGE, Distrito Forestal del Guayas-Ministerio del Ambiente y Fundación Natura, Guayaquil, Guayas, Ecuador. Pp. 69–117.

- Twilley, R., M. Pozo, V. Garcia, V. Rivera-Monroy, R. Zambrano & A. Bodero. 1997. Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River estuary, Ecuador. *Oecologia*, 111(1): 109–122.
- Urquiza, R., L. Viejó, R. Carvajal, J. Salas & J. Bustamente. 2012. Biodiversidad del Guayas 2nd ed. Guayaquil: Gobierno Provincial del Guayas-Dirección de Medio Ambiente. Poligráfica y Finding Species, Guayaquil, Guayas, Ecuador. Pp. 218.
- Venzon, D.J. & S.H. Moolgavkar. 1988. A method for computing profile-likelihood-based confidence intervals. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C*, 37(1): 87–94.
- Verhulst, P. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondances Mathématiques et Physiques*, 10: 113–121.
- Vogt, G. 2012. Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea): A review. *Zoologischer Anzeiger*, 251: 1–25.
- Walford, L. 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, 90: 141–147.
- Zambrano, R. En revisión. Capturas comerciales del cangrejo rojo de manglar (*Ucides occidentalis*) durante el 2012, en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. *Boletín Especial*.
- Zambrano, R. 2016. Período reproductivo de *Ucides occidentalis* en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. *Revista Científica de Ciencias Naturales y Ambientales*, 10(2).
- Zambrano, R. & E.A. Aragón-Noriega. 2016. Sexual dimorphism and morphometric maturity in males of *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) (Brachyura, Ocypodidae) in the Gulf of Guayaquil, Ecuador. *Crustaceana*, 89(10): 1115–1124.
- Zambrano, R. & F. Solano. En revisión. Análisis de las capturas de cangrejo rojo de manglar (*Ucides occidentalis*), en el Golfo de Guayaquil-Ecuador durante el 2013. *Boletín Especial*.

10 ANEXOS

Anexo 1. Probabilidades (p) mensuales de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981), criterio de selección, ancho de intervalo (AI), número de modas (n -modas) y total de datos (n -datos) para machos de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) capturados con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador.

Año	Mes	p	Criterio de selección	AI (mm)	n -modas	n -datos
2011	Diciembre	0.6400	ii	2.55	2	134
2012	Enero	0.5300	ii	2.61	3	169
	Febrero	0.6600	ii	1.76	4	182
	Marzo	0.6500	ii	2.40	2	171
	Abril	0.7900	ii	3.45	2	201
	Junio	0.6200	iii	3.39	2	175
	Julio	0.1600	iii	2.36	2	170
	Agosto	0.7900	i	2.68	1	168
	Octubre	0.9000	i	2.40	1	191
	Noviembre	0.3000	iii	2.29	2	113
	Diciembre	0.7800	i	2.35	1	190
2013	Enero	0.5400	ii	1.54	3	188
	Febrero	0.4500	ii	2.08	4	138
	Marzo	0.1900	iii	5.34	2	180
	Abril	0.3200	iii	2.69	2	162
	Mayo	0.9700	i	3.07	1	167
	Junio	0.6700	i	2.64	1	165
	Julio	0.5200	i	2.73	1	150
	Agosto	0.5200	iii	1.25	4	75
2014	Enero	0.9700	i	3.31	1	165
	Febrero	0.3700	iii	2.27	3	108
	Marzo	0.6700	iii	1.83	2	175
	Abril	0.8900	iii	2.45	3	159
	Mayo	0.6600	i	2.13	1	133
	Junio	0.6000	ii	2.03	3	162
	Agosto	0.6200	i	3.03	1	149
	Septiembre	0.8800	i	3.09	1	53
	Octubre	0.1900	iii	2.83	1	241
	Noviembre	0.6200	ii	2.46	2	113
	Diciembre	0.5500	i	2.67	1	81

Anexo 2. Probabilidades (p) mensuales de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981), criterio de selección, ancho de intervalo (AI), número de modas (n -modas) y total de datos (n -datos) para hembras de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) capturadas con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador.

Año	Mes	p	Criterio de selección	AI (mm)	n -modas	n -datos
2011	Diciembre	0.8500	i	1.87	1	140
2012	Enero	0.3400	iii	1.89	3	156
	Febrero	0.8000	ii	1.86	2	190
	Marzo	0.3700	iii	2.11	3	157
	Abril	0.3500	iii	2.14	3	183
	Junio	0.4500	ii	2.37	2	155
	Julio	0.1700	iii	3.96	2	130
	Agosto	0.6100	i	2.18	1	126
	Octubre	0.9900	i	1.68	1	182
	Noviembre	0.3700	iii	3.18	2	195
	Diciembre	0.7500	i	1.84	1	122
2013	Enero	0.9100	i	2.38	1	99
	Febrero	0.3900	iii	1.79	3	168
	Marzo	0.9300	ii	1.43	2	180
	Abril	0.2700	iii	4.18	3	174
	Mayo	0.4600	iii	2.67	2	158
	Junio	0.7300	ii	2.75	2	137
	Julio	0.2500	iii	1.59	2	130
	Agosto	0.1200	iii	1.55	3	58
2014	Enero	0.3200	iii	2.46	3	148
	Febrero	0.9200	i	1.98	1	101
	Marzo	0.6400	ii	2.30	3	164
	Abril	0.6800	ii	1.34	4	191
	Mayo	0.3500	iii	2.37	3	118
	Junio	0.4600	iii	2.53	3	152
	Agosto	0.5700	ii	1.51	2	119
	Septiembre	0.4800	iii	3.01	2	54
	Octubre	0.2100	iii	3.48	4	226
	Noviembre	0.5000	iii	1.19	4	100
	Diciembre	0.5400	ii	0.99	4	88

Anexo 3. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2011.

Año	Mes	BC (mm)	n -modas	p	Mes	BC (mm)	n -modas	p
2011	Febrero	3.38	1	0.1400	Agosto	1.98	1	0.0700
		1.83	2	0.1700		1.82	2	0.0300
		1.57	3	0.0900		1.39	3	0.1100
		1.41	4	0.0300		1.05	4	0.3900
		1.33	5	0.0100		1.03	5	0.0800
		1.12	6	0.0100		0.90	6	0.1300
	Marzo	2.48	1	0.0000	Septiembre	1.53	1	0.4000
		1.51	2	0.0600		1.13	2	0.4200
		1.21	3	0.0200		1.04	3	0.2500
		1.11	4	0.0300		0.95	4	0.1800
		1.08	5	0.0000		0.76	5	0.6000
		0.86	6	0.0400		0.70	6	0.5900
	Abril	2.69	1	0.0000	Octubre	2.37	1	0.0000
		1.47	2	0.0100		2.18	2	0.0000
		1.07	3	0.0400		1.56	3	0.0100
		1.00	4	0.0100		1.55	4	0.0000
		0.96	5	0.0000		1.10	5	0.0700
		0.93	6	0.0000		1.06	6	0.0200
	Mayo	2.88	1	0.0500	Noviembre	1.67	1	0.5700
		1.62	2	0.2700		1.58	2	0.1600
		1.35	3	0.0500		1.39	3	0.0000
		1.30	4	0.0000		1.14	4	0.0000
		0.96	5	0.0200		1.00	5	0.0000
		0.95	6	0.0200		0.93	6	0.0300
	Junio	3.11	1	0.0000	Diciembre	1.29	1	0.7100
		2.60	2	0.0000		1.05	2	0.5000
		1.80	3	0.0100		0.99	3	0.2800
		1.09	4	0.3200		0.94	4	0.1200
		1.02	5	0.1900		0.85	5	0.1300
		0.98	6	0.0800		0.86	6	0.0100
Julio	1.80	1	0.2700					
	1.59	2	0.0900					
	1.49	3	0.0000					
	1.12	4	0.0200					
	1.06	5	0.0200					
	0.84	6	0.1100					

Anexo 4. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2012. Número de modas no encontrado (-).

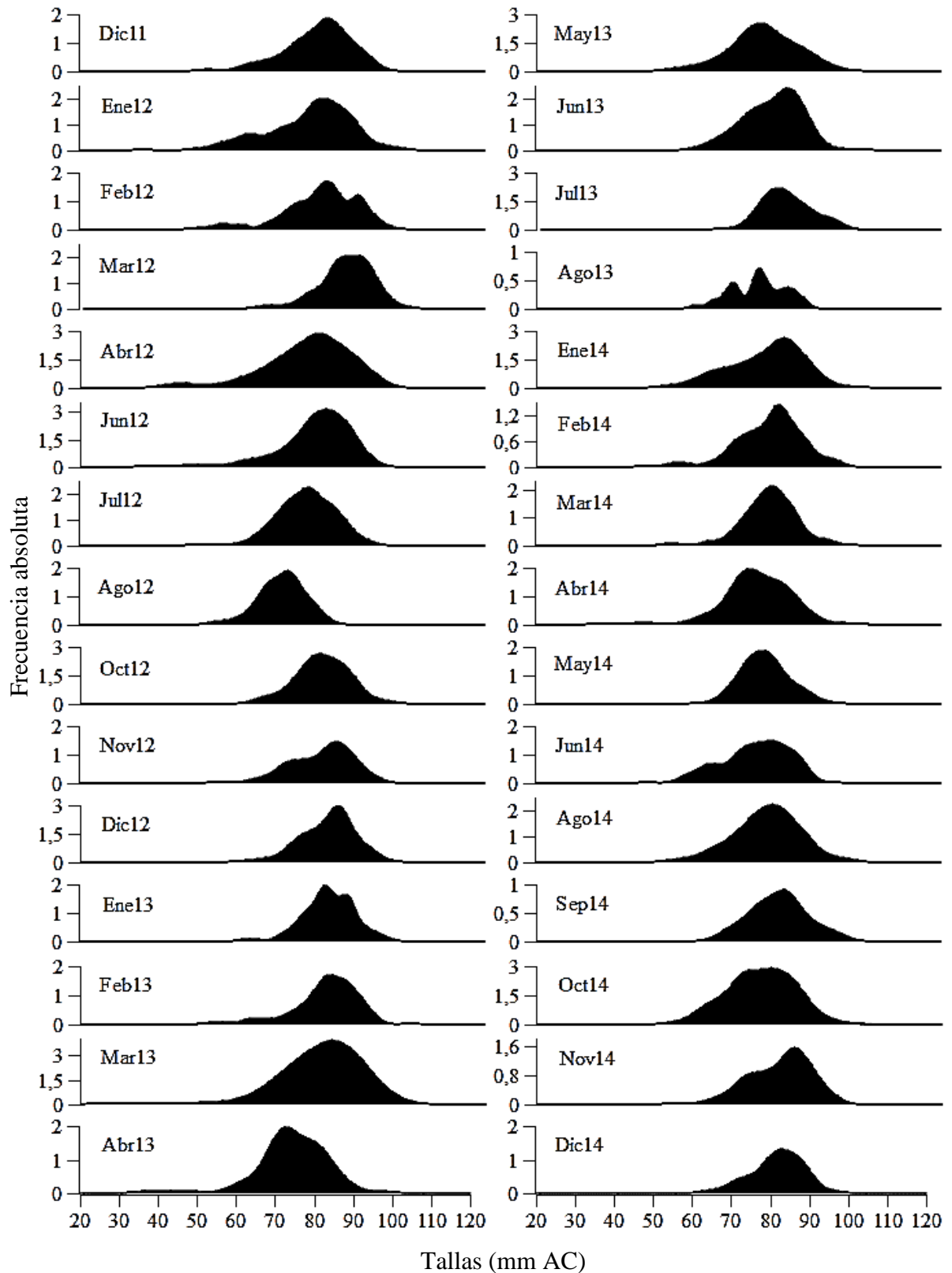
Año	Mes	BC (mm)	n -modas	p	Mes	BC (mm)	n -modas	p
2012	Enero	1.63	1	0.3800	Julio	2.50	1	0.1100
		1.35	2	0.2500		2.15	2	0.0100
		1.16	3	0.1500		1.44	3	0.2700
		-	4	-		1.25	4	0.1900
		1.02	5	0.1400		1.19	5	0.1300
		0.97	6	0.0600		1.10	6	0.0800
	Febrero	3.09	1	0.0000	Agosto	2.12	1	0.3300
		2.26	2	0.0100		1.85	2	0.2000
		1.30	3	0.2900		1.55	3	0.0400
		1.10	4	0.2900		1.24	4	0.2400
		1.06	5	0.1200		1.19	5	0.0700
		1.04	6	0.0100		0.97	6	0.1600
	Marzo	2.21	1	0.1400	Septiembre	1.76	1	0.3100
		1.97	2	0.0100		-	2	-
		1.56	3	0.0100		1.26	3	0.4100
		1.13	4	0.2000		1.22	4	0.2000
		1.04	5	0.0500		1.23	5	0.0000
		0.88	6	0.1300		1.17	6	0.0300
	Abril	1.80	1	0.1800	Octubre	2.44	1	0.1100
		1.59	2	0.0100		1.55	2	0.1600
		1.14	3	0.3900		1.53	3	0.0000
		1.12	4	0.1300		1.52	4	0.0000
		1.04	5	0.1100		1.12	5	0.0600
		1.01	6	0.0400		1.03	6	0.0700
	Mayo	1.89	1	0.2700	Noviembre	1.75	1	0.5400
		1.47	2	0.2800		1.71	2	0.5000
		1.46	3	0.0900		1.36	3	0.1300
		1.20	4	0.1500		1.16	4	0.0000
		1.17	5	0.0800		1.08	5	0.1200
		0.96	6	0.1700		1.09	6	0.0400
	Junio	2.07	1	0.3300	Diciembre	1.97	1	0.2300
		1.83	2	0.0100		1.87	2	0.0100
		1.52	3	0.0400		1.83	3	0.0000
		1.51	4	0.0000		1.63	4	0.0000
		1.49	5	0.0000		1.11	5	0.1000
		1.28	6	0.0000		1.10	6	0.0000

Anexo 5. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2013. Número de modas no encontrado (-).

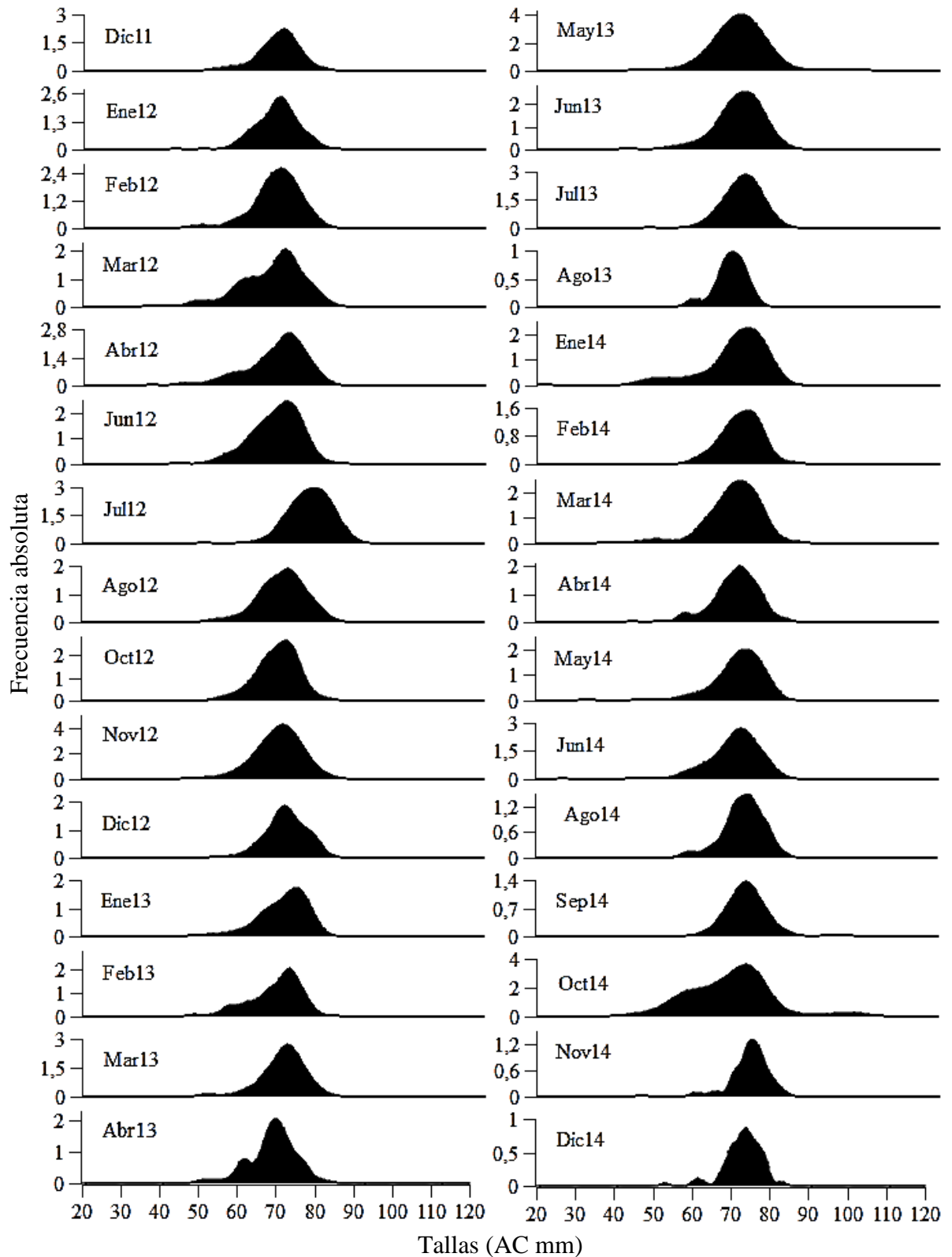
Año	Mes	BC (mm)	n -modas	p	Mes	BC (mm)	n -modas	p
2013	Enero	2.14	1	0.1700	Julio	3.36	1	0.4800
		1.24	2	0.3200		2.50	2	0.1500
		1.21	3	0.0400		2.51	3	0.0000
		0.87	4	0.6800		2.21	4	0.0000
		0.79	5	0.6500		1.82	5	0.0300
		0.78	6	0.3800		-	6	-
	Febrero	3.54	1	0.0000	Agosto	3.30	1	0.3200
		2.32	2	0.0100		3.11	2	0.0400
		1.76	3	0.0900		3.10	3	0.0000
		1.66	4	0.0300		1.39	4	0.5100
		1.31	5	0.2000		1.31	5	0.3500
		1.14	6	0.1400		1.27	6	0.1300
	Marzo	2.55	1	0.1700	Septiembre	4.92	1	0.0000
		2.42	2	0.0000		3.44	2	0.0900
		1.71	3	0.2500		3.30	3	0.0000
		1.68	4	0.0200		2.18	4	0.1300
		1.66	5	0.0000		1.64	5	0.0700
		1.62	6	0.0000		1.42	6	0.0300
	Abril	2.39	1	0.1400	Octubre	1.70	1	0.1300
		2.04	2	0.0100		1.46	2	0.0800
		1.78	3	0.0100		1.21	3	0.0500
		1.77	4	0.0000		1.06	4	0.0100
		1.24	5	0.0800		0.80	5	0.1500
		1.18	6	0.0300		0.71	6	0.1600
	Mayo	2.31	1	0.2900	Noviembre	2.63	1	0.0100
		1.66	2	0.2400		1.78	2	0.0700
		1.58	3	0.0500		1.66	3	0.0000
		1.56	4	0.0100		1.62	4	0.0000
		1.50	5	0.0000		1.50	5	0.0000
		1.29	6	0.0200		1.20	6	0.0400
Junio	4.52	1	0.1100	Diciembre	3.38	1	0.2500	
	3.94	2	0.0000		2.73	2	0.5900	
	2.62	3	0.0000		2.29	3	0.3000	
	1.79	4	0.1800		1.54	4	0.6300	
	1.74	5	0.0200		1.35	5	0.1700	
	1.05	6	0.5200		1.11	6	0.3500	

Anexo 6. Bandas críticas (BC), número de modas (n -modas) y valores de probabilidad (p) de la prueba de multimodalidad de Silverman (1981) aplicada en machos comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) del Golfo de Guayaquil, Ecuador, en el 2014. Número de modas no encontrado (-).

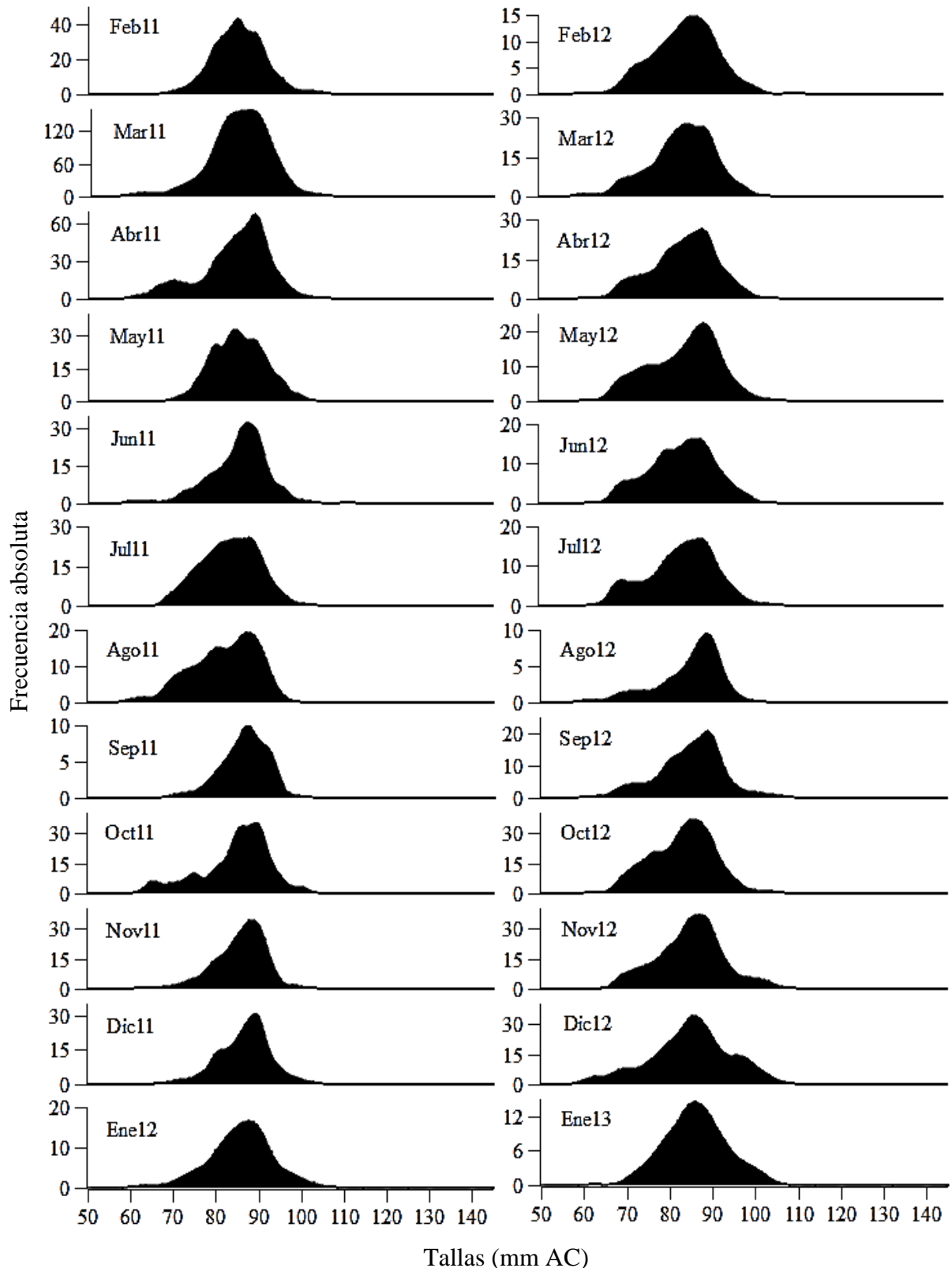
Año	Mes	BC (mm)	n -modas	p	Mes	BC (mm)	n -modas	p
2014	Enero	3.11	1	0.0400	Agosto	3.76	1	0.5500
		2.40	2	0.1200		3.49	2	0.1000
		2.31	3	0.0000		3.33	3	0.0100
		1.62	4	0.0900		2.26	4	0.2500
		1.47	5	0.0100		2.22	5	0.0500
		1.45	6	0.0000		1.57	6	0.3200
	Febrero	1.59	1	0.0400	Septiembre	2.23	1	0.2400
		1.23	2	0.1000		1.93	2	0.0600
		1.16	3	0.0400		1.85	3	0.0100
		1.00	4	0.1600		1.13	4	0.6900
		0.96	5	0.0800		1.12	5	0.3000
		0.92	6	0.0100		1.05	6	0.1100
	Abril	4.23	1	0.0100	Octubre	3.65	1	0.0900
		2.29	2	0.2700		3.27	2	0.0000
		2.13	3	0.0100		1.86	3	0.2000
		1.48	4	0.1500		1.79	4	0.0100
		1.39	5	0.0700		1.24	5	0.3600
		1.34	6	0.0100		1.16	6	0.2500
	Mayo	4.14	1	0.0000	Noviembre	3.64	1	0.1100
		2.43	2	0.0200		3.41	2	0.0200
		2.17	3	0.0000		2.62	3	0.1200
		1.89	4	0.0000		1.78	4	0.2500
		1.40	5	0.3200		1.68	5	0.0900
		1.27	6	0.2900		1.43	6	0.1300
	Junio	3.10	1	0.3500	Diciembre	1.48	1	0.1700
		3.07	2	0.0400		1.10	2	0.1800
		2.91	3	0.0100		0.93	3	0.1400
		1.58	4	0.3400		0.85	4	0.1300
		1.44	5	0.1400		0.75	5	0.3900
		1.41	6	0.0500		0.73	6	0.0300
	Julio	4.17	1	0.2200				
		2.87	2	0.2100				
		1.49	3	0.5900				
		-	4	-				
		1.39	5	0.1100				
		1.25	6	0.0300				



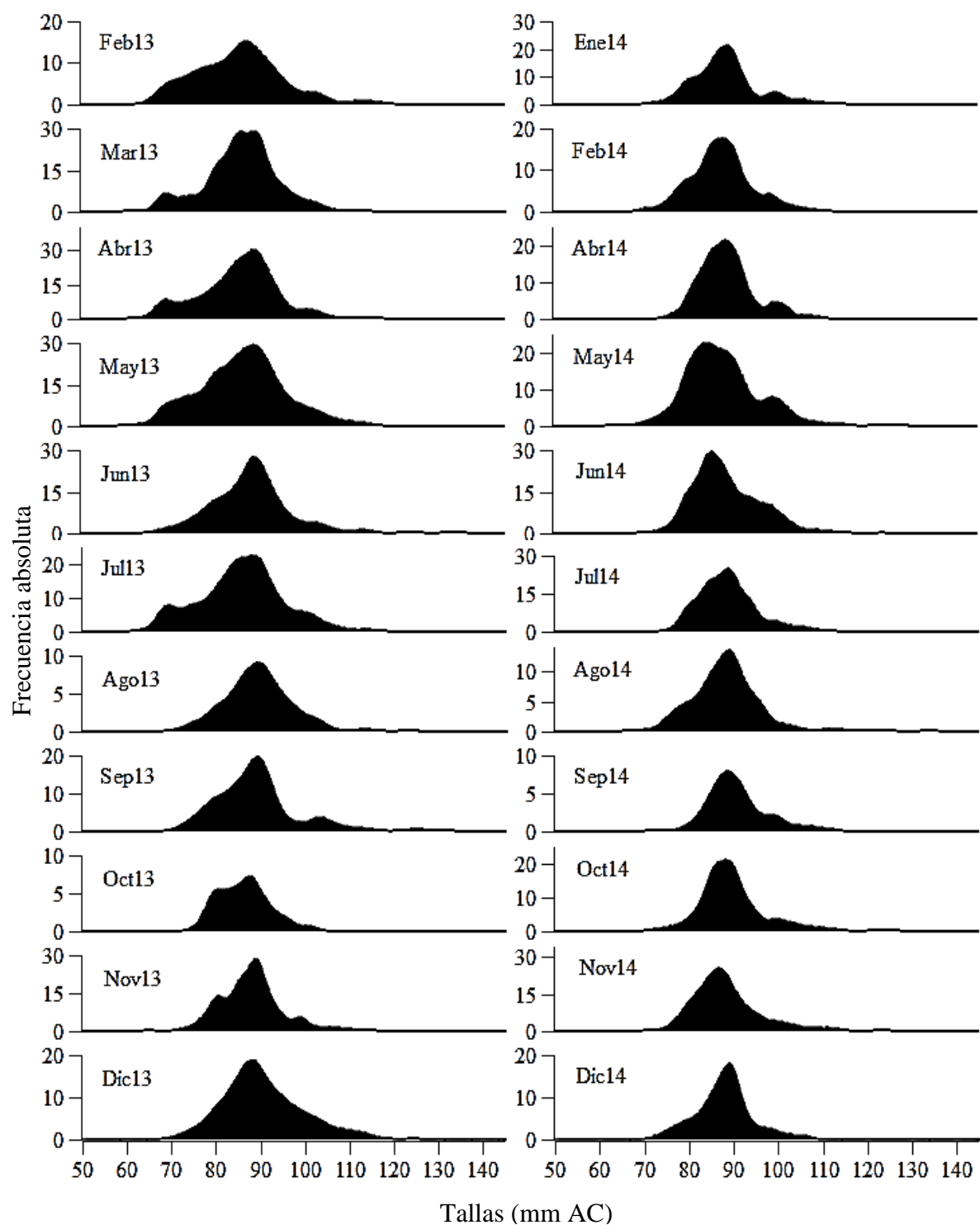
Anexo 7. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para machos de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) capturados con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre diciembre 2011 y diciembre 2014.



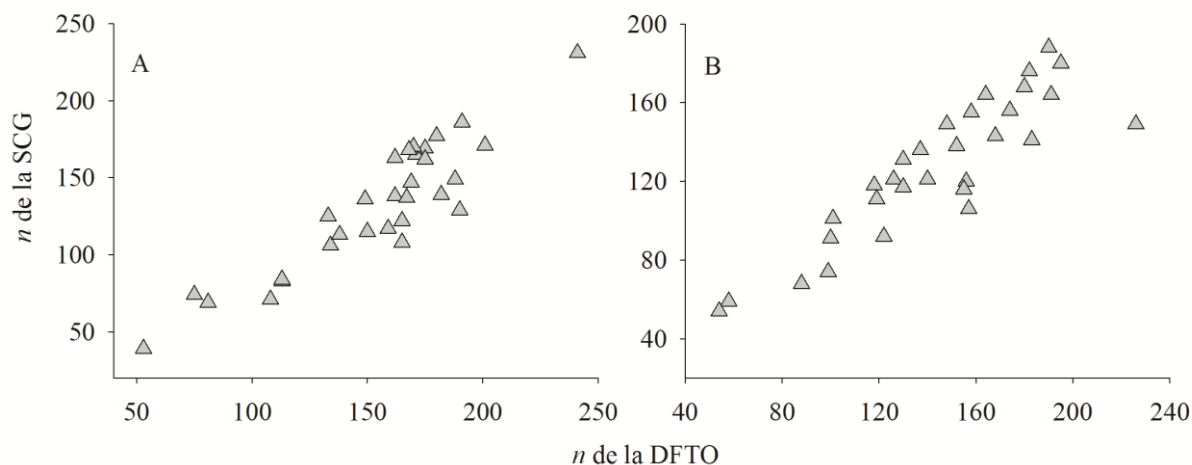
Anexo 8. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para hembras de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) capturadas con fines científicos en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre diciembre 2011 y diciembre 2014.



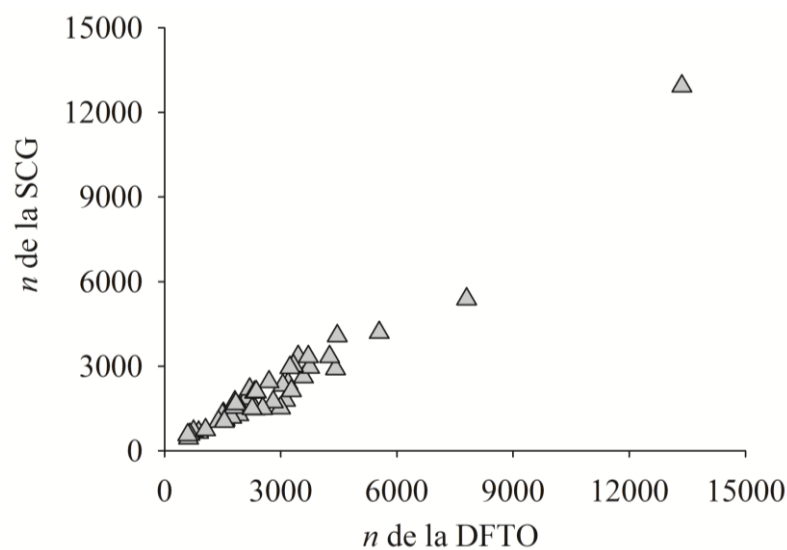
Anexo 9. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para machos comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre febrero 2011 y enero 2013.



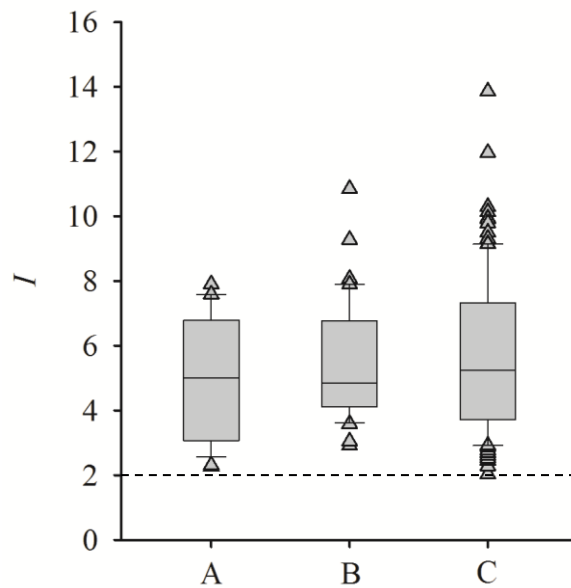
Anexo 10. Distribuciones de frecuencia de tallas (AC mm) para machos comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, para el periodo comprendido entre febrero 2013 y diciembre 2014.



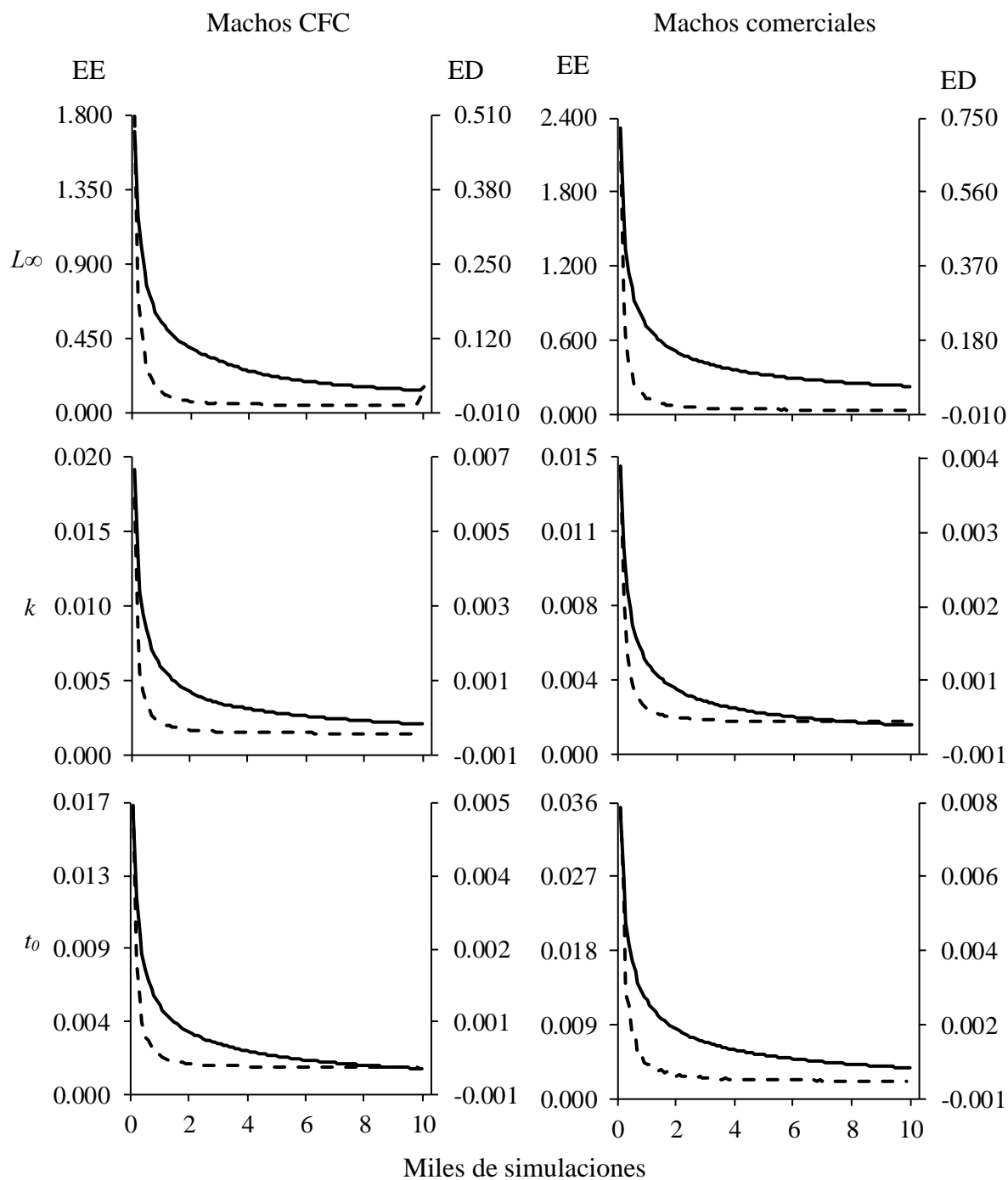
Anexo 11. Relación entre el número de individuos (n) de la distribución de frecuencia de tallas original (DFTO) y el n de la suma de sus componentes gaussianos (SCG), para individuos provenientes de la captura con fines científicos de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, machos; B, hembras.



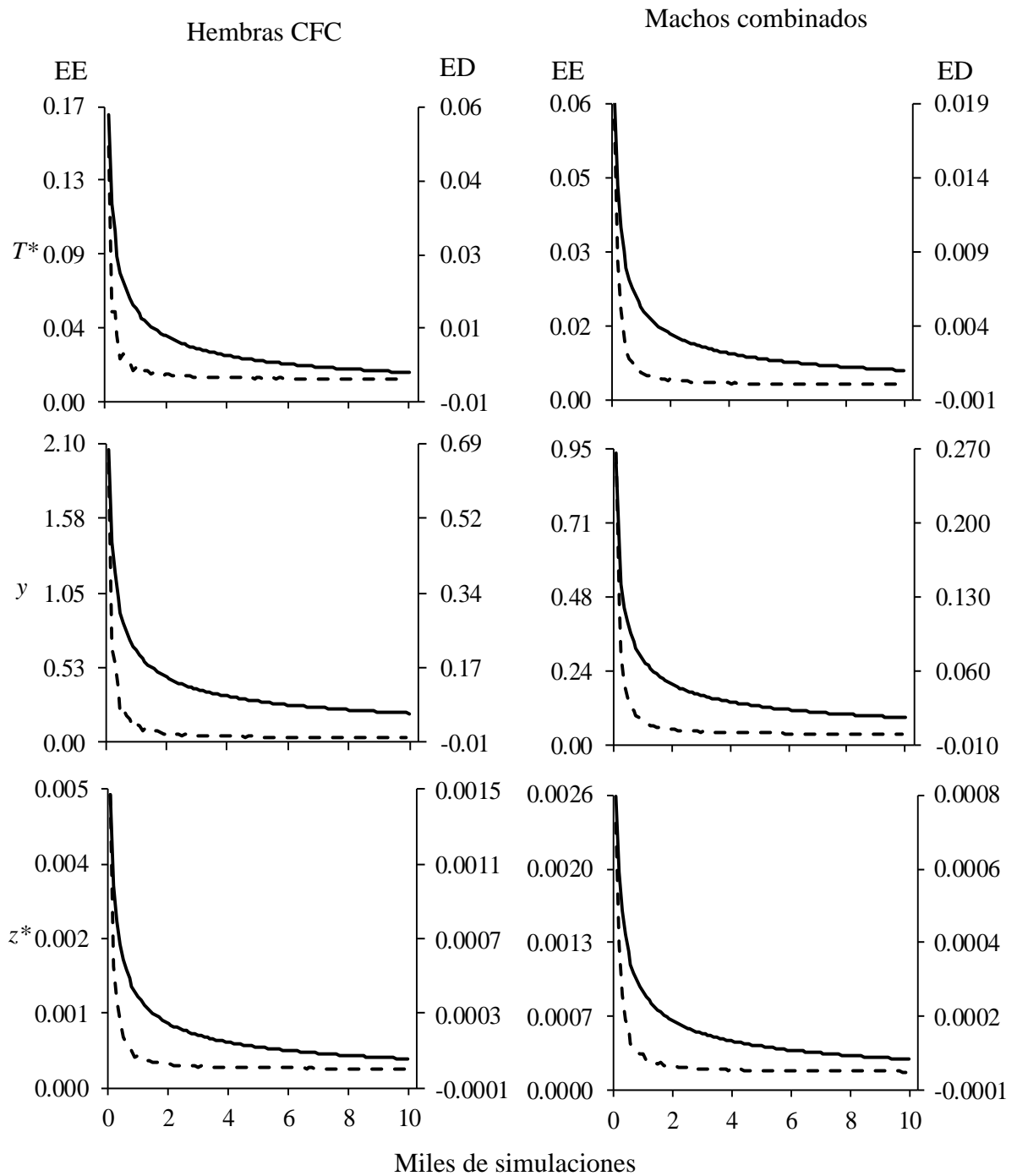
Anexo 12. Relación entre el número de individuos (n) de la distribución de frecuencia de tallas original (DFTO) y el n de la suma de sus componentes gaussianos (SCG) para machos comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador.



Anexo 13. Índice de separación (I) de los componentes gaussianos de las distribuciones de frecuencias de tallas mensuales generadas para *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. A, machos capturados con fines científicos; B, hembras capturadas con fines científicos; C, machos comerciales. Línea segmentada indica el valor mínimo necesario para que exista una separación estadística.



Anexo 14. Variación del error estándar [(EE) (línea sólida)] y diferencias de errores estándar [(DE) (línea segmentada)] de los parámetros de crecimiento simulados (L_∞ , k y t_0) para machos capturados con fines científicos (CFC) y comerciales de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. L_∞ , longitud asintótica; k , parámetro de la curvatura; t_0 , parámetro de condición inicial.



Anexo 15. Variación del error estándar [(EE) (línea sólida)] y diferencias de errores estándar [(ED) (línea segmentada)] de los parámetros de crecimiento simulados para hembras capturadas con fines científicos (CFC) y machos combinados de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador. T^* , edad de inflexión del crecimiento; y^* , talla en la edad de inflexión del crecimiento; z^* , tasa de crecimiento relativo en la edad de inflexión.