INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin—Boletín Vol. 22, No. 2

GROWTH OF SKIPJACK TUNA (*KATSUWONUS PELAMIS*) IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN, AS ESTIMATED FROM TAGGING DATA

CRECIMIENTO DEL ATUN BARRILETE (*KATSUWONUS PELAMIS*) EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL, ESTIMADO A PARTIR DE DATOS DE MARCADO

by—por Mark N. Maunder

La Jolla, California 2001

The Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) operates under the authority and direction of a convention originally entered into by Costa Rica and the United States. The convention, which came into force in 1950, is open to adherence by other governments whose nationals fish for tropical tunas in the eastern Pacific Ocean. Under this provision Panama adhered in 1953, Ecuador in 1961, Mexico in 1964, Canada in 1968, Japan in 1970, France and Nicaragua in 1973, Vanuatu in 1990, Venezuela in 1992, El Salvador in 1997, and Guatemala in 2000. Canada withdrew from the Commission in 1984.

Additional information about the IATTC and its publications can be found on the inside back cover of this report.

COSTA RICA

La Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) funciona bajo la autoridad y dirección de una convención establecida originalmente por Costa Rica y los Estados Unidos. La Convención, vigente desde 1950, está abierta a la afiliación de otros go-biernos cuyos ciudadanos pescan atunes en el Océano Pacífico oriental. Bajo esta estipulación, Panamá se afilió en 1953, Ecuador en 1961, México en 1964, Canadá en 1968, Japón en 1970, Francia y Nicaragua en 1973, Vanuatu en 1990, Venezuela en 1991, El Salvador en 1997, y Guatemala en 2000. Canadá se retiró de la Comisión en 1984.

Información adicional sobre la CIAT y sus publicaciones puede ser encontrada en la parte interna posterior de la cubierta de este informe.

MEXICO

COMMISSIONERS—COMISIONADOS

George Heigold Herbert Nanne

ECUADOR

Luis Torres Navarrete Rafael Trujillo Bejarano

EL SALVADOR

Mario González Recinos Roberto Interiano Margarita Salazar de Jurado

FRANCE-FRANCIA

Renaud Collard Paul Mennecier Jean-Christophe Paille Julien Turenne

GUATEMALA

Félix Ramiro Pérez Zarco Antonio Salaverría

JAPAN-JAPON

Yoshiaki Ito Daishiro Nagahata Yamato Ueda María Teresa Bandala Medina Guillermo Compeán Jiménez Michel Dreyfus Mara Angélica Murillo Correa

NICARAGUA

Miguel A. Marenco U. Sergio Martínez Casco

PANAMA

Arnulfo L. Franco Rodríguez

USA-EE.UU.

M. Austin Forman Rebecca Lent (alternate) James T. McCarthy

VANUATU

John Roosen A. N. Tillett Edward E. Weissman

VENEZUELA

Carolina Beltrán Francisco Ortisi, Jr. Jean-François Pulvenis

Director Robin Allen

Headquarters and Main Laboratory—Oficina y Laboratorio Principal Scripps Institution of Oceanography 8604 La Jolla Shores Drive La Jolla, California 92037-1508, U.S.A. www.iattc.org

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin—Boletín Vol. 22, No. 2

GROWTH OF SKIPJACK TUNA (*KATSUWONUS PELAMIS*) IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN, AS ESTIMATED FROM TAGGING DATA

CRECIMIENTO DEL ATUN BARRILETE (*KATSUWONUS PELAMIS*) EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL, ESTIMADO A PARTIR DE DATOS DE MARCADO

by—por Mark N. Maunder

La Jolla, California 2001

CONTENTS-INDICE

ENGLISH VERSION—VERSION EN INGLES

Page
STRACT
TRODUCTION
DDELS
O SKIPJACK DATA
SULTS
SCUSSION
KNOWLEDGEMENTS

VERSION EN ESPAÑOL—SPANISH VERSION

RESUMEN	117
INTRODUCCION	117
MODELOS	118
DATOS SOBRE EL BARRILETE EN EL OPO	123
RESULTADOS	124
DISCUSION	126
AGRADACIMIENTOS	128

GROWTH OF SKIPJACK TUNA (*KATSUWONUS PELAMIS*) IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN, AS ESTIMATED FROM TAGGING DATA

by

Mark N. Maunder

ABSTRACT

Data obtained from tagging experiments initiated during 1953-1958 and 1969-1981 for skipjack tuna from the coastal eastern Pacific Ocean (EPO) are reanalyzed, using the Schnute generalized growth model. The objective is to provide information that can be used to generate a growth transition matrix for use in a length-structured population dynamics model. The analysis includes statistical approaches to include individual variability in growth as a function of length at release and time at liberty, measurement error, and transcription error. The tagging data are divided into northern and southern regions, and the results suggest that growth rates differ between the two regions. The Schnute model provides a significantly better fit to the data than the von Bertalanffy model, a sub-model of the Schnute model, for the northern region, but not for the southern region. Individual variation in growth is best described as a function of time at liberty and as a function of growth increment for the northern and southern regions, respectively. Measurement error is a significant part of the total variation, but the results suggest that there is no bias caused by the measurement error. Additional information, particularly for small and large fish, is needed to produce an adequate growth transition matrix that can be used in a length-structured population dynamics model for skipjack tuna in the EPO.

Key words: EASTERN PACIFIC OCEAN, GROWTH, GROWTH VARIATION, *KATSUWONUS PELAMIS*, SKIPJACK, TAGGING, TUNA

INTRODUCTION

Growth is one of the four factors (recruitment, growth, natural mortality, and fishing mortality) of biomass change, and it is therefore a critical requirement for assessing the status of an exploited population. Growth for commercial fish populations is estimated by analysis of age-length data (Tomlinson and Abramsom 1961), for which age is estimated by examining hard parts (Wild and Foreman 1980) or by following modes in length-frequency data (Schaefer 1961), and by analysis of growth increment data from tagging studies. Unfortunately, skipjack has proved difficult to age using marks on hard parts (Wild and Forman 1980; Uchiyama and Struhsaker 1981) and the modes in length-frequency data are difficult to identify because of high growth rates, continuous recruitment, and variability in growth (Schaefer 1961; Joseph and Calkins 1969). Josse et al. (1979) suggest that tagging data provide the best means of estimating growth rates for skipjack. However, more recent studies have found large spatial and temporal variation in growth rates for skipjack from tagging data, and identified measurement error as a major problem (Sibert et al. 1983). A few previous analyses of tagging data have produced estimates of growth rates of skipjack in the eastern Pacific Ocean (EPO). Joseph and Calkins (1969) used data for tagging experiments initiated in the EPO by the Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) during 1955-1964 to estimate the parameters of the von Bertalanffy and Richards growth equations. Unfortunately, these fish were measured only to the nearest 5 or 10 centimeters at release. Bayliff (1988) used data for tagging experiments initiated in the EPO during 1953-1958 by the California Department of Fish and Game (CDFG)

and during 1969-1981 by the IATTC to estimate the parameters of the linear growth and von Bertalanffy growth equations. These fish were all measured to the nearest 1 centimeter at release. Ianelli (1993) used the data described by Bayliff (1988) to estimate growth, using a maximum likelihood implementation of the von Bertalanffy growth model that included both measurement in the length at release and process error.

The growth rates of skipjack tuna are re-estimated using the growth increment data from the tagging studies described in Bayliff (1988) within a maximum likelihood estimation framework, following the method of Francis (1995). This method uses a generalized growth model, incorporates both individual growth variation and measurement error, and allows the individual growth variation to vary with both length at release and time at liberty. Several different hypotheses are tested by comparing models with different parameters fixed or shared between two regions. The objective of the analysis is to provide information that can be used to generate a growth transition matrix (Punt et al. 1997) that is needed as an input into a length-structured population dynamics model (Punt and Kennedy 1997; Starr et al. 1999).

MODELS

A generalized growth model for tagging data

Francis (1995) describes a general method to estimate growth with mark-recapture data, based on Baker et al.'s (1991) length-based analog of Schnute's (1981) size-at-age model. Francis' model combines a general length-based growth function that predicts the mean growth increment from the length at release and time at liberty, with an error structure that includes both measurement error and individual variability in growth.

The length-based growth model of Baker et al. (1991) relates mean size at recapture to mean size at release. The model describes a wide range of growth curves, and includes other commonly-used models in its formulation. Francis (1995) reformulated Baker et al.'s model to (1) make the parameters more meaningful, (2) optimize the model for parameter estimation, and (3) allow the error structure to be formulated in terms of growth increments, rather than lengths at recapture. The model includes five parameters; y_1 and y_2 are arbitrary fish sizes, small and large respectively, fixed by the user; g_1 and g_2 are the mean growth increments for fish of size y_1 and y_2 , respectively, over a given time period (quarters in the following analyses); and b, which has no biological meaning but describes the curvature in the model. The general growth model reduces to the von Bertalanffy growth model when when b is set equal to one. The formulation of the model when $a \neq 0$ and $b \neq 0$ is given below; the formulation of the model changes when a = 0 or b = 0 (see Francis 1995). This model will be referred to as the Schnute growth model.

$$G_{pred} = -L + \left[L^b e^{-a\Delta t} + c \left(1 - e^{-a\Delta t} \right) \right]^{\frac{1}{b}} \quad a \neq 0, \ b \neq 0$$

$$\begin{array}{lll} \mbox{where} & G_{pred} & = \mbox{predicted mean increment of growth,} \\ L & = \mbox{length at release,} \\ \Delta_t & = \mbox{time at liberty, and} \end{array}$$

a, c, λ_1 and λ_2 are parameters used to make the calculations more convenient. These are defined as

$$a = \ln\left[\frac{\left(y_2^b - y_1^b\right)}{\left(\lambda_2^b - \lambda_1^b\right)}\right]$$

$$c = \frac{\left(y_2^b \lambda_1^b - y_1^b \lambda_2^b\right)}{\left(\lambda_1^b - y_1^b + y_2^b - \lambda_2^b\right)}$$
$$\lambda_1 = y_1 + g_1$$
$$\lambda_2 = y_2 + g_2$$

A generalized growth variation model for tagging data

Baker *et al.* (1991) considered the following error structures based on the length at recovery:

additive

$$L_{obs}' = L_{pred}' + \varepsilon$$

and multiplicative

$$L'_{obs} = L'_{pred} e^{\varepsilon}$$

where L'_{obs} and L'_{pred} are the observed and predicted size at recapture and ε is a random error with mean 0 and variance σ^2 .

Francis (1995) considered both of these error structures implausible because neither takes into account the times at liberty, and he stated that a number of data sets that he had examined suggested that variance increases as the expected growth increment increases. Therefore, the error in the growth equation should be multiplicative on the expected growth increment. For this reason, Francis reformulated Baker *et al.*'s growth model to predict the mean growth increment, and he suggested using an error structure that is a function of the predicted growth increment. He also stated that these data sets suggested that variance is not near zero when the expected size increment is very small, indicating the presence of measurement error. Francis' model includes both measurement error and individual growth variability. Growth variability based on the length increment will be referred to as the *Francis variance model*.

$$G_{obs} = G_{pred} \varepsilon_g + \varepsilon_m$$

where G_{obs} and G_{pred} are the observed and predicted growth increments, and ε_g (assumed $\sim N(1,\sigma_g)$) and ε_m (assumed $\sim N(\mu_m,\sigma_m)$) are random terms expressing individual growth variability and measurement error, respectively.

Hampton (1991) investigated a number of different error assumptions based on individual variability in the parameters of the von Bertalanffy growth equation. All of Hampton's models, except one, have variance in growth only as a function of the time at liberty. The one exception has variance in growth as a function of length at release only because of the addition of error in the measurement of length at release.

All three studies mentioned above base variance in growth on different factors, Baker *et al.* (1991) on predicted length at recovery, Hampton (1991) on the time at liberty, and Francis (1995) on a combination of the length at recovery and the time at liberty, using the predicted growth increment.

Francis' (1995) error assumption is based on the assumption that the growth for a small fish that is at liberty for a short period has the same variance as that of a large fish that has

been at liberty for a long period, if they have the same growth increment. For the same growth increment, it is possible that variance in growth is greater for a small fish that is at liberty for a short period because each fish is exposed to only a single level of environmental conditions, whereas a large fish that has been at liberty for a long period has been exposed to a range of environmental conditions that average out the growth. Therefore, the variance in growth could be a function of either or both the time at liberty and the length at release, rather than just the growth increment. Variance in growth is defined as a function of both length at release and time at liberty, and this model is referred to as the *Generalized variance model*,

$$\sigma_g^2(L,\Delta t) = \alpha L^\beta \Delta t^\gamma$$

To avoid computational problems, the following formulation is used,

$$\sigma_g^2(L,\Delta t) = \exp(\ln(\alpha) + \beta \ln(L) + \gamma \ln(\Delta t))$$

The growth increment reduces with increasing length at release and increases with time at liberty; therefore, following the Francis variance model, β and γ are expected to be negative and positive, respectively. If both β and γ are equal to zero then the variance is constant, if β is zero then the variance is a function of time at liberty only, and if γ is zero then the variance is a function of length at release only.

An observation error model

As mentioned earlier, Francis (1995) considers measurement error important, and assumes $\varepsilon_m \sim N(\mu_m, \sigma^2_m)$. In addition to measurement error, additional error can occur when recording the data. This error may result from lengths being transcribed incorrectly or from mistakes when entering the information into an electronic database, and will typically produce outliers in the data. It is assumed that this occurs with probability 1-*p* and is uniformly distributed between two bounds. This assumption is similar to that used in the mixture model of Francis (1988).

The growth between release and recapture, including all error terms, is:

$$G_{obs} = G_{pred} + \varepsilon_g + \varepsilon_m + \varepsilon_T$$

where ε_g is $\varepsilon_g \sim N[0, \sigma_g^2]$, $\varepsilon_T \sim U[lb, ub]$ with probability 1-p, lb and ub are the ranges of possible transcription error, and $\varepsilon_T = 0$ with probability p.

As can be seen in the above equations, it is assumed that the length at release is measured without error and all the measurement error occurs in the length at recovery. If there is error in the measurement at release, the growth equation (see Hampton 1991) becomes:

$$G = -(L + \varepsilon_{rel}) + \left[(L + \varepsilon_{rel})^b e^{-a\Delta t} + c(1 - e^{-a\Delta t}) \right]^{\frac{1}{b}} \quad a \neq 0, \ b \neq 0$$

where ε_{rel} is the measurement error in the length at release.

The inclusion of measurement error in the length at release makes the calculation of expected value and variance much more complex. It is highly likely that there is more measurement error in the length at release than in the length at recapture, but, to avoid additional complexity, it has been ignored in the growth equations. Ignoring error in the measurement of length at release can be viewed as making one of two assumptions: (1) there is no or little error in the measurement at release, or (2) $f(L, \Delta t)$ is a good approximation to $f(L+\varepsilon_{rel}, \Delta t)$. Later, a sensitivity analysis to test the effect of the measurement error being in the length at release is discussed. It should be noted that Francis' (1995) model implicitly incorporates one of the two above assumptions because he includes the error in the growth increment, but not in

the length at release.

If the measurement error in the length at release is ignored, the likelihood term is:

$$\ell(\theta \mid L, L', \Delta t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi \left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}} \exp\left(-\frac{\left(G_{obs} - G_{pred} - \mu_m\right)^2}{2\left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}\right) p + \phi(1-p)$$

where ϕ is a constant that ensures that the probability function integrates to one (defined as 1/[ub-lb] in Francis (1988)).

Fournier *et al.*'s (1990) robust likelihood function suggests removing p from the likelihood and replacing ϕ (1-p) with 0.01, which ensures that the influence of observations reduces rapidly as their distance from the predicted value grows greater than three standard deviations. The likelihood used in the following analyses is

$$\ell(\theta \mid L, L', \Delta t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi \left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}} \exp\left(-\frac{\left(G_{obs} - G_{pred} - \mu_m\right)^2}{2\left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}\right) + 0.01$$

Hypothesis testing

A number of different hypotheses are tested by comparing models with the parameters shared between two regions or fixed. The models are evaluated using the Akaike Information Criterion (AIC, Akaike 1973) and the Bayesian Information Criterion (BIC, Schwarz 1978). The best (most parsimonious) model is that with the lowest AIC or BIC, depending on the criteria prefered. The AIC is defined as

$$AIC = -2\ln\ell + 2p$$

where ℓ is the likelihood and p is the number of parameters. The BIC is defined as

$$BIC = -2\ln\ell + p\ln(n)$$

where n is the number of observations. As the number of data points increase, it is more difficult to accept additional parameters under the BIC than under the AIC.

The models tested can be grouped into four categories: 1) do the parameters differ between the two regions?; 2) is variation in growth constant ($\beta = 0$ and $\gamma = 0$), a function of length at release ($\gamma = 0$), or a function of time at liberty ($\beta = 0$)?; 3) is the growth rate constant ($g_1 = g_2$), does it follow a von Bertalanffy curve (b = 1), or does it show more complex dynamics?; and 4) is measurement error important? Under 2) the Francis variance model that is based on the growth increment is also investigated. Sensitivity tests that investigate the effect of including measurement error in the length at release and the effect of the robustification of the likelihood are described below.

Measurement error in the length at release

As a sensitivity test, a model that includes measurement error in the length at release is implemented. This method is based on that of Hampton (1991) which was used by Ianelli (1993). The method is used only for the von Bertalanffy model because the calculations for variance and the expected value are too complex for the Schnute model. The notation is slightly different than in the previous equations because it is easier to formulate the model in terms of the predicted

length at recovery, rather than the growth increment.

Growth at length is modeled using Francis' (1988) formulation of the von Bertalanffy growth model. As for the Schnute growth model, Francis reformulated the von Bertalanffy growth model in terms of the growth at two arbitrary sizes, y_1 and y_2 . The model also incorporates measurement, process, and transcription error.

$$L' = L + \varepsilon_m + \left\{ \frac{y_2 g_1 - y_1 g_2}{g_1 - g_2} - \left(L + \varepsilon_m\right) \right\} \left\{ 1 - \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2}\right)^{\Delta t} \right\} + \varepsilon_g + \varepsilon_T$$

where the true length at release is $L + \varepsilon_m$

The transcription error is ignored for now because it will be dealt with in the robustification of the likelihood function as described above. The expected value and variance are easier to calculate if the observed length at release is separated from the measurement error

$$L' = L + \left\{ \frac{y_2 g_1 - y_2 g_2}{g_1 - g_2} - L \right\} \left\{ 1 - \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} \right\} + \mathcal{E}_m \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} + \mathcal{E}_g$$

$$\text{Let } c_1 = L + \left\{ \frac{y_2 g_1 - y_1 g_2}{g_1 - g_2} - L \right\} \left\{ 1 - \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} \right\}$$

$$\text{Let } c_2 = \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t}$$

$$L' = c_1 + \mathcal{E}_m c_2 + \mathcal{E}_g$$

$$E[L'] = c_1 + \mu_m c_2 + 0$$

$$E[L'] = L + \left\{ \frac{y_2 g_1 - y_1 g_2}{g_1 - g_2} - L \right\} \left\{ 1 - \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} \right\} + \mu_m \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t}$$

$$Var[L'] = 0 + c_2^2 \sigma_m^2 + \sigma_g^2$$

$$Var[L'] = \left[\left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} \right]^2 \sigma_m^2 + \sigma_g^2$$

Therefore the likelihood is

$$\ell(\theta \mid L, L', \Delta t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi \left(\sigma_m^2 + Var[L']\right)}} \exp\left(-\frac{\left(L_{obs} - E[L']\right)^2}{2\left(\sigma_m^2 + Var[L']\right)}\right) + 0.01$$

100

GROWTH OF SKIPJACK TUNA

Sensitivity to the robustification of the likelihood

The effect of Fournier *at al.*'s (1990) robust likelihood on the estimate of individual growth variation is unknown, and two analyses are carried out to investigate the robust likelihood. In the first analysis the constant term 0.01 is removed from the likelihood function so the likelihood is that obtained from assuming a simple normal distribution of errors. In the second analysis the constant term 0.01 is removed from the likelihood function and all outliers that exceed three standard deviations from the predicted values are removed. The predicted values are from the best version of the Schnute model using the robust likelihood function.

EPO SKIPJACK DATA

The tagging data for skipjack used in this analysis are described by Bayliff (1988). The data set includes both CDFG and IATTC data, covering 1953-1958 and 1969-1981, respectively. Only tagged tuna with a complete set of information required for the analyses are used. The information required for each tagged tuna is the date at release, date at recovery, length at release (measured to the nearest centimeter), length at recapture (measured to the nearest millimeter), and area of release. The data are split into two regions (Figure 1); 1) northern coastal and 2) southern coastal. The split is based on an area of warm water off the southern coast of Mexico (around 15° N) where there is a low occurrence of skipjack in the catch of the surface fishery (Bayliff 1988). There are 26 and 6 valid recaptures for CDFG and 595 and 418 for IATTC in the northern and southern regions, respectively. There are no releases in the central offshore region.

The northern and southern regions differ in the data that are available (Figures 2 and 3). Despite the northern region having very few recoveries with times at liberty between 0.5 and 0.75 quarters, the mean length at release and mean time at liberty are similar for the two areas (48 and 49 cm and 0.63 and 0.64 quarters for the northern and southern areas, respectively).

Bayliff (1988) used only returns with more than 30 days at liberty with outliers removed. However, the data were adjusted for measurement error bias based on recoveries that had a time at liberty of 10 days or less. Despite the large number of problems inherent in these data, the following analyses use all the available data for which there is full information. These problems included a large number of short-term recoveries and a few growth rates that appear highly improbable. Rather than not using the data, the statistical approach described above is taken to eliminate the effect of what appear to be erroneous data. The short-term recoveries, for which very little growth occurs, provide important information for estimating measurement error.

A quarterly time scale is chosen for the analysis because it corresponds to the quarterly time frame of the length-based population dynamics model (Maunder 1999) and is more appropriate for a short-lived species like skipjack. The parameters y_1 and y_2 are chosen to be 25 and 70 cm, respectively, because these values cover most of the range of length-frequency data sampled from the fishery and the ranges of lengths at release in the tagging data.

RESULTS

The results are presented for a number of different assumptions represented by fixing parameters of the model and sharing parameters between the two regions. It is impractical to display a full factorial design of all eight parameters and two regions, so only selected sets of assumptions that highlight important aspects of the model are presented. The assumptions of the model used, the overall likelihood, and the associated AIC and BIC values are presented in Table 1. This table can be used to determine which model best describes the data. "Best" is

defined as the smallest AIC or BIC value, depending on the criterion that is preferred. The table shows that model 13 (a Schnute growth function with growth variation based on time at liberty and measurement error with a bias common to both regions) is the best under the AIC criteria and that model 12 (a Schnute growth function with growth variation based on time at liberty and measurement error with no bias) is the best under the BIC criteria. Tables 2 and 3 give the parameter values, likelihood values, AIC, and BIC for each region for selected models. When the two regions do not have any parameters in common, the model assumptions can be tested separately for each region. The tables show that, for the northern region, either model 12 or 14 (a Schnute growth function with growth variation based on time at liberty and measurement error with a bias) is best under the AIC criteria and model 12 is best under the BIC criteria. Model 18 (a von Bertalanffy growth function with variation in growth based on the Francis variance model and measurement error without bias) is best for the southern region under both the AIC and BIC criteria.

Models 1 to 4 in Table 1 suggest that, when assuming constant variance, growth rates are different between the two regions. This is also true when comparing a model with all parameters separate for each region (model 16) with a model with all parameters shared between the two regions (model 15). Within the range of the majority of the data, growth rates are higher in the southern region than in the northern region (Figure 4).

The combined results suggest that growth is not constant (i.e. growth differs among sizes, model 24), as had been assumed in previous IATTC assessments (IATTC 1999: 52) and is described better by a model more complex than the von Bertalanffy model (model 21). Analyses of the individual regions suggest that the von Bertalanffy model (Table 3) best describes the data in the southern region, however. This is a consequence of the Schnute and the von Bertalanffy models giving very similar results in the southern region, but the von Bertalanffy model has one less parameter. The Schnute model estimates that the growth rates are very high for small fish in the northern region and drop off quickly to around 45 cm and then remain fairly constant (Figure 4), but the von Bertalanffy model assumes a linear relationship between length and growth (Figure 5). The increased growth rate for the Schnute model in the northern region occurs for small fish outside the range of the data, and is probably driven by the data points with lengths at release between 40 and 45 cm. There is also a difference between the Schnute and von Bertalanffy growth models in the northern region between 45 and 55 cm, which includes most of the data (Figure 5). The confidence intervals for the mean growth are very small for the northern region over all lengths presented (Figure 4). These results are based on the assumption that the growth model is appropriate for all lengths, which may not be true and could be misleading, particularly for small individuals for which there are no data. The confidence intervals for the southern region are small for lengths for which there are data, but increase for small and large individuals (Figure 4).

Models 6 to 10 suggest that growth variation is a function of time at liberty, which may be different for the two regions, depending on the criteria chosen. A similar result occurs when measurement error is added (models 12 and 20). It should be noted that it is not possible to estimate both constant variation in growth rate (model 19) and variation in measurement error simultaneously because the parameters are completely confounded. The combined results suggest that the time-at-liberty model (model 12) describes the databetter than the Francis variance model in which growth variation is based on growth increment (models 17 and 18), but the analyses of the individual regions suggest that the Francis variance model is better for the southern region. When assuming variation in growth rate is only a function of the time at liberty (model 12), the variance in growth rate is less in the northern region than in the southern region, but the confidence intervals on the estimates are large (Figure 6). As with the estimates

GROWTH OF SKIPJACK TUNA

of mean growth, these results are dependent on the assumption that the variation model is appropriate over all times at liberty. The estimates of variation in growth rate are similar for the Schnute and von Bertalanffy models (Figure 6).

Models 11 to 14 suggest that measurement error is an important component of the analysis and that bias caused by measurement error may be important, depending on the criteria chosen, but that bias is not different between regions. The variation in measurement error is greater in the northern region than in the southern region (Tables 2 and 3). The common measurement error bias (model 13) is -0.2 cm. An additional analysis was carried out using only recoveries with times at liberty of 10 days or less and adjusting for a 0.07 cm per day growth rate (based on the analysis of Bayliff 1988). Estimates from this analysis were very similar, with negative bias of -0.2 cm and variance of 3.5 and 0.8 cm² for the northern and southern regions, respectively.

Length at release measurement error model

The von Bertalanffy model that includes measurement error in the length at release (models 22 and 23) is only slightly better than a von Bertalanffy model that does not include that error (model 21, Table 1). The parameter estimates from these models are very similar (Tables 2 and 3). The von Bertalanffy model that includes measurement error in the length at release does not describe the data as well as the Schnute model that does not include that error (model 12). These results indicate that the analysis is insensitive to how the measurement error is included in the model.

Sensitivity to the robustification of the likelihood

The results of the sensitivity tests carried out on the consequences of the robust likelihood showed that both mean growth and growth variation are sensitive to these assumptions (Figures 7 and 8). For the analysis for which data were removed, there were 34 and 54 outliers removed for the northern and southern regions, respectively. The major difference in mean growth occurred in the southern region, particularly for small individuals. Estimates of mean growth for all three models were very similar in the northern region. For the northern region, estimates of variance in growth were lower for the robust likelihood function than from the normal likelihood function with the outliers removed. The estimates of variance for the southern region were similar for the robust likelihood function and the normal likelihood function with the outliers removed.

DISCUSSION

The current assessment for the EPO skipjack tuna fishery uses a constant growth rate of 24 cm per year for skipjack of all sizes (IATTC 1999: 52). The results of this study and the results of Bayliff (1988) suggest that growth declines with size, particularly in the southern region (Figure 5). For the northern region the Schnute growth model estimates much more rapid growth for smaller individuals and fairly constant growth for medium to large individuals. Unfortunately, the range of release lengths does not include significant numbers of small and large fish, making the estimation of growth less certain for these sizes.

The Schnute growth model describes the data significantly better than does the von Bertalanffy model for the northern region, but not for the southern region. In the northern region, the models differ greatly in the estimated growth rates for small fish. The Schnute growth model estimates much more rapid growth rates for the smaller individuals. The difference is due to the greater flexibility of the Schnute growth model to fit the observed growth

rates for fish of 40 to 45 cm. One possible explanation for the more rapid growth of smaller fish in the northern region is that the reduction in growth rates is caused by the transfer of energy from somatic growth to the production of gonads as the fish become mature. This has been hypothesized to account for the decrease in growth rates of pre-adult yellowfin (Lehodey and Leroy 1999) and bigeye (Lehodey *et al.* 1999) in the western Pacific Ocean. Skipjack start to mature at around 40 to 45 cm (Forsbergh 1980), which is consistent with the lengths at which the growth rate becomes reduced. If this hypothesis is correct, the change in growth rates would also expected to occur in the southern region. It is possible that bias has been introduced by the difference between the release and recapture gears. Releases were made from baitboats, while most of the recaptures were made by purse seiners. Punt *et al.* (1997) included selectivity in the estimation of growth from tagging data by using information on the number of releases. It may be useful in future studies to include the number of releases in the estimation procedure to allow for the estimation of selectivity at length to remove this as a possible bias.

Three of the studies mentioned in the **MODELS** section base variance in growth on different factors, Baker *et al.* (1991) on predicted length at recovery, Hampton (1991) on the time at liberty, and Francis (1995) on a combination of the length at recovery and the time at liberty (using the predicted growth increment). In this study, a flexible formulation allows variance in growth to be dependent on both the time at liberty and length at release. The results suggest that variance in growth can be better explained by time at liberty than length at release. They also suggest that in the southern region variance in growth can be best explained by the Francis variance model because it has one less parameter. Because the releases were made at different times of the year, and most times at liberty are less than one year, the estimates of variation in growth rates may be biased upward. Individuals may be at liberty only in a favorable or unfavorable part of the year, and not face all the conditions found throughout the year. It is therefore important, particularly for a fast-growing short-lived species like skipjack, that in future tagging studies a wide range of different release times be used and that seasonal analysis be applied to the data.

The robust likelihood of Fournier *et al.* (1990) has an influence on the estimates of both mean growth and variation in growth. The results of this analysis do not indicate whether using the robust likelihood or removing outliers produces better estimates. A simulation analysis that incorporates outlier contamination is required to evaluate the performance of the robust likelihood. Until the effect of the robust likelihood can be investigated, it is probably advisable to remove outliers, rather than to use the robust likelihood.

In the majority of the models investigated, it was assumed that all the measurement error in the growth increment is due to measurement error in the length at recapture. This reduced the complexity of the problem because the predicted growth increment was not based on a value that included error. Bias in the recapture length can be due to shrinkage or stretching of dead fish (Bayliff 1988). Hennemuth (1957) gave values of skipjack shrinkage due to freezing of the fish that averaged 7 mm, which is slightly greater than the negative bias seen in this study. Using recoveries that were at liberty for 10 days or less, Bayliff (1988) found for two out of four cruises studied that, on average, the lengths of small fish (less than about 50 cm) were underestimated and that the lengths of large fish (larger than about 60 cm) were overestimated. In this study, when using only fish at liberty for 10 days or less the bias and variance in measurement error was similar to when all the data was used but, unlike Bayliff (1988), measurement error was assumed to be constant with size.

Bayliff (1988) and Hampton (1991) argued that length at release was more likely to be erroneous than the length at recovery, because it can be difficult to measure a live fish accurately, despite the efforts made to reduce the amount of measurement error at the time

GROWTH OF SKIPJACK TUNA

of release (e.g. in the later experiments, the cradles were calibrated almost every day). The complexity of incorporating length-at-release measurement error prevents a simple solution for the Schnute model, but from the results of the analysis using the von Bertalanffy model with lengthat-release measurement error it is unlikely that that error will have a large influence on the results. In addition, Hampton (1991) found that adding length-at-release measurement error to the model actually degraded the fit for southern bluefin tuna data. These results conflict with those of Sibert *et al.* (1983) who showed, using simulation analysis, that length-at-release measurement error causes large bias in the estimated von Bertalanffy parameters. It is possible that the method that has been used to include length-at-release measurement error into the von Bertalanffy model is not sufficient to correct the bias found by Sibert *et al.* (1983).

A number of studies have reviewed the growth rates of skipjack tuna and have described a wide range of estimates (Rothschild 1967; Joseph and Calkins 1969; Josse et al. 1979; Forsbergh 1980; Bayliff 1988). Joseph and Calkins analyzed tagging data for experiments initiated in the EPO by the IATTC from 1955 to 1964. Unfortunately these fish were measured only to the nearest 5 or 10 centimeters at release. Bayliff (1988) used data for tagging experiments initiated in the EPO during 1953-1958 by the CDFG and during 1969-1981 by the IATTC using two methods based on the von Bertalanffy growth equation. The first method used all the data as observations and the second method grouped the observations into size and time at liberty categories. Bayliff (1988) obtained estimates of 0.515 and 0.682 for K and 96.3 and 89.3 cm for L_{∞} for methods one and two, respectively, for the northern region, and estimates of 1.806 and 1.649 for K and 66.5 and 68.6 cm for L_{∞} for methods one and two, respectively, for the southern region. Ianelli (1993) used Bayliff's (1988) data and a von Bertalanffy model with measurement error in the length at release and got estimates of approximately 0.7 and 85 for K and L_{∞} , respectively. Joseph and Calkins (1969) also extended the work of Schaefer (1961) using modal progression in length-frequency data to estimate growth. They estimated values of 0.42 and 107.5 cm for K and L_{∞} , respectively. All these results were consistent, given the limitations of the data and the lack of area separation, with the results from this analysis (model 21, see Table 4).

The objective of this study is to produce information that can be used in developing a growth transition matrix (e.g. Punt et al. 1997) for a length-based population dynamics model (e.g. Punt and Kennedy 1997; Starr et al. 1999). The information required includes both the mean and variance of the individual variability in growth. Thus, it is important to separate the measurement error and the individual growth variability for constructing a growth transition matrix. The results from this study are not suitable for generating a growth transition matrix for EPO skipjack because of the lack of data for small and large individuals, the high uncertainty in the estimates of individual variation in growth, the possible bias caused by selectivity, and the influence that the robust likelihood of Fournier et al. (1990) has on the estimates. When generating the growth transition matrix for the EPO skipjack it will be important to include information from other sources (e.g. age-length data from hard-part studies or length-frequency data) using the integrated approach suggested by Maunder (1998). However, these estimates are probably no more uncertain than the estimates of other parameters that are used in stock assessment models (e.g. the rate of natural mortality).

ACKNOWLEDGEMENTS

The author thanks Bill Bayliff for providing the tagging data, advice, and comments on the manuscript. I also thank Rick Deriso for providing advice on the methodology, and Kurt Schaefer and Robin Allen for providing comments on the manuscript. I thank two anonymous reviewers for providing comments that improved the manuscript.

GROWTH OF SKIPJACK TUNA



FIGURE 1. Areas used to divide the tagging data. **FIGURA 1.** Zonas utilizadas para dividir los datos de marcado.



FIGURE 2. Frequency of recoveries for different lengths at release and times at liberty. **FIGURA 2.** Frecuencia de recuperaciones para distintas tallas de liberación y tiempos en libertad.







FIGURE 4. Fit of the Schnute (model 12) growth model and the 95% confidence bounds. The graphs are scaled to show the majority of data; there are 36~(5.8%) and 26~(6.1%) outliers below -20, and 19(3.1%) and 7(1.7%) outliers above 50 for the northern and southern regions, respetively.

FIGURA 4. Ajuste del modelo de crecimiento de Schnute (modelo 12) y los límites de confianza de 95%. Se escalan los gráficos para incluir la mayoría de los datos; hay 36 (5,8%) y 26 (6,1%) valores atípicos por debajo de -20, y 19 (3,1%) y 7 (1,7%) por encima de 50 para las regiones norte y sur, respectivamente.



FIGURE 5. Mean length estimated using the Schnute (model 12) and von Bertalanffy (model 21) growth models in this study compared to mean length estimated using the von Bertalanffy growth model in Bayliff (1988).

FIGURA 5. Talla media estimada con los modelos de crecimiento de Schnute (modelo 12) y von Bertalanffy (modelo 21) en este estudio, en comparación con la talla media estimada con el modelo de crecimiento de von Bertalanffy en Bayliff (1988).



FIGURE 6. Individual growth variation (cm²) versus time at liberty for the Schnute growth model (model 12) with 95% confidence intervals and the von Bertalanffy model (model 21). **FIGURA 6.** Variación de crecimiento individual (cm²) versus tiempo en libertad para el modelo de crecimiento de Schnute (modelo 12) con intervalos de confianza de 95% y el modelo de von Bertalanffy (modelo 12).



FIGURE 7. Mean growth estimated from the Schnute model (model 12) using the robust likelihood function, the normal likelihood function, and the normal likelihood function with outliers removed.

FIGURA 7. Crecimiento medio estimado a partir del modelo de Schnute (modelo 12) usando la función de verosimilitud robusta, la función de verosimilitud normal, y la función de verosimilitud normal sin los valores atípicos.



FIGURE 8. Variance in growth (cm²) estimated from the Schnute model (model 12) using the robust likelihood function, the normal likelihood function, and the normal likelihood function with outliers removed.

FIGURA 8. Varianza estimada en el crecimiento (cm^2) a partir del modelo de Schnute (modelo 12) usando la función de verosimilitud robusta, la función de verosimilitud normal, y la función de verosimilitud normal sin los valores atípicos.

 TABLE 1. Description of the different models tested with the negative log-likelihood, AIC, and BIC values.

 TABLA 1. Descripción de los distintos modelos probados con el negativo del logaritmo de la verosimilitud, AIC, y BIC.

Model Modelo	b	g 1	g_2	α	β	γ	µ _m	σ_m^2	-lnℓ	Parameters Parámetros	AIC	BIC
1	F=1	\mathbf{S}	S	\mathbf{S}	F=0	F=0	F=0	F=0	2576	3	5159	5174
2	S	\mathbf{S}	\mathbf{S}	\mathbf{S}	F=0	F=0	F=0	F = 0	2571	4	5150	5170
3	S	D	D	\mathbf{S}	F=0	F=0	F=0	F = 0	2532	6	5076	5105
4	D	D	D	\mathbf{S}	F=0	F=0	F=0	F=0	2522	7	5059	5093
5	D	D	D	D	F=0	F=0	F=0	F=0	2523	8	5061	5101
6	D	D	D	\mathbf{S}	\mathbf{S}	F=0	F=0	F=0	2522	8	5060	5100
7	D	D	D	\mathbf{S}	F=0	S	F=0	F=0	2492	8	5000	5040
8	D	D	D	\mathbf{S}	\mathbf{S}	S	F=0	F=0	2492	9	5001	5046
9	D	D	D	D	F=0	D	F=0	F=0	2489	10	4998	5048
10	D	D	D	D	D	D	F=0	F=0	2489	12	5002	5061
11	D	D	D	D	F=0	D	F=0	S	2482	11	4985	5040
12	D	D	D	D	F=0	D	F=0	D	2471	12	4967	5026
13	D	D	D	D	F=0	D	S	D	2470	13	4965	5030
14	D	D	D	D	F=0	D	D	D	2470	14	4967	5037
15	\mathbf{S}	\mathbf{S}	\mathbf{S}	\mathbf{S}	\mathbf{S}	S	S	\mathbf{S}	2515	8	5046	5085
16	D	D	D	D	D	D	D	D	2469	16	4970	5050
17	D	D	D F	ranci	s NA	NA	F=0	D	2485	10	4991	5040
18	F=1	D	D F	ranci	s NA	NA	F=0	D	2498	8	5011	5051
19	D	D	D	D	F=0	F=0	F=0	F=0	2523	10	5065	5115
20	D	D	D	D	D	F=0	F=0	D	2523	12	5069	5129
21	F=1	D	D	D	F=0	D	F=0	D	2494	10	5008	5058
22	VonB	D	D	D	F=0	D	F=0	D	2494	10	5008	5057
23	VonB	D	D	D	F=0	D	D	D	2493	12	5010	5069
24	NA	D	$g_2=g_1$	D	F=0	D	F=0	D	2532	8	5080	5119

F: Parameter fixed at given value-Parámetro fijado en el valor dado

D: Separate parameter estimated for each region-Parámetro separado estimado para cada región

S: Single parameter estimated for both regions-Un solo parámetro estimado para ambas regiones

NA: Not applicable–No aplicable

VonB: von Bertalanffy growth equation used-Se usa la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy

Francis: Francis variance model used, and α scales the variance–Se usa el modelo de varianza de Francis, y α escala la varianza

Model Modelo	12	14	171	181	19	20	21	22	23	24
b	15.19	15.46	15.39	F=1	12.60	12.60	F=1	VonB	VonB	NA
g_1	22.95	23.43	23.17	8.59	22.70	22.70	9.16	9.19	8.97	5.13
g_2	4.36	4.67	5.28	2.79	3.19	3.19	1.57	1.50	1.35	5.13
α	1.82	1.94	0.92	0.87	3.27	1.01	2.50	3.29	3.10	2.35
β	F=0	F=0	NA	NA	F=0	0.00	F=0	F=0	F=0	F=0
γ	2.67	2.58	NA	NA	F=0	F=0	2.18	2.04	2.14	2.15
μ_m	F=0	-0.22	F=0	F=0	F=0	F=0	F=0	F=0	0.12	F=0
σ^2_m	2.96	2.88	2.16	2.80	NA	2.26	3.59	3.85	3.91	3.96
-lnℓ	1455	1454	1469	1481	1480	1480	1478	1478	1477	1492
Paramete Parámetro	rs 6 os	7	5	4	5	6	5	5	6	4
AIC	2923	2923	2949	2971	2970	2972	2966	2965	2967	2993
BIC	2949	2954	2971	2989	2992	2999	2988	2987	2993	3010

TABLE 2. Results from the analyses using the data from the Northern region. The models are described in Table 1.**TABLA 2.** Resultados de los análisis usando los datos de la región Norte. En la Tabla 1 se describen los modelos.

F: Parameter fixed at given value-Parámetro fijado en el valor dado

NA: Not applicable–No aplicable VonB: von Bertalanffy growth equa

von Bertalanffy growth equation used–Se usa la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy ¹ Francis variance model used, and α scales the variance–Se usa el modelo de varianza de Francis, y α escala la varianza

TABLE 3. Results from the analyses using the data from the Southern region. The models are described in Table 1.**TABLA 3.** Resultados de los análisis usando los datos de la región Sur. En la Tabla 1 se describen los modelos.

Model Modelo	12	14	171	181	19	20	21	22	23	25
b	1.86	1.74	1.66	F=1	2.53	2.53	F=1	VonB	VonB	NA
g_1	16.70	17.10	16.06	14.60	18.22	18.22	15.02	15.02	15.60	7.33
g_2	1.23	1.07	1.25	0.73	2.17	2.17	0.28	0.28	0.20	7.33
α	7.27	7.28	0.93	0.93	3.55	4.75	7.33	7.67	7.61	10.42
β	F=0	F=0	NA	NA	F=0	-0.08	F=0	F=0	F=0	F=0
γ	1.07	1.02	NA	NA	F=0	F=0	1.08	1.07	1.02	1.36
μ_m	F=0	-0.18	F=0	F=0	F=0	F=0	F=0	F=0	-0.18	F=0
σ^2_m	0.61	0.47	0.53	0.53	NA	0.01	0.61	0.61	0.47	0.69
-lnℓ	1016	1015	1016	1016	1043	1043	1016	1016	1015	1040
Paramete Parámetr	ers os 6	7	5	4	5	6	5	5	6	4
AIC	2044	2044	2042	2040	2095	2097	2042	2042	2043	2087
BIC	2068	2073	2062	2057	2115	2121	2063	2063	2067	2103

F: Parameter fixed at given value-Parámetro fijado en el valor dado

NA: Not applicable–No aplicable VonB: von Bertalanffy growth equa

von Bertalanffy growth equation used–Se usa la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy 1 Francis variance model used, and α scales the variance–Se usa el modelo de varianza de Francis, y α escala la varianza

TABLE 4. Growth per quarter (cm) estimated by different studies for skipp	рјаск ш ше БРО.
TABLA 4. Crecimiento trimestral (cm) estimado por varios estudios para el	el barrilete en el OPO

		Length-Talla (cm)							
		30	40	50	60	70			
Schnute (model–modelo 12)	Ν	18.0	8.4	3.8	3.8	4.4			
	\mathbf{S}	14.3	10.2	6.8	3.8	1.2			
von Bertalanffy (model-modelo 21)	Ν	30	40	50	60	70			
	\mathbf{S}	13.4	10.1	6.8	3.6	0.3			
Bayliff: method–método 1	Ν	8.0	6.8	5.6	4.4	3.2			
	\mathbf{S}	13.3	9.6	6.0	2.4	-1.3			
Bayliff: method–método 2	Ν	9.3	7.7	6.2	4.6	3.0			
	\mathbf{S}	13.0	9.7	6.3	2.9	-0.5			
Joseph and-y Calkins (length-frequency-frecuencia de talla)		7.7	6.7	5.7	4.7	3.7			
Ianelli		8.8	7.2	5.6	4.0	2.4			

116

CRECIMIENTO DEL ATUN BARRILETE (KATSUWONUS PELAMIS) EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL, ESTIMADO A PARTIR DE DATOS DE MARCDO

por

Mark N. Maunder

RESUMEN

Los datos obtenidos de los experimentos de marcado iniciados durante los períodos de 1953-1958 y de 1969-1981 para el atún barrilete en las costas del Océano Pacífico Oriental (OPO) fueron analizados nuevamente, utilizando el modelo de crecimiento generalizado de Schnute. El objetivo es brindar información que sea útil para producir una matriz sobre la tran-sición de crecimiento que pueda utilizarse en un modelo de dinámica poblacional estructurado por talla. El análisis usa enfoques estadísticos para poder incluir la variabilidad individual del crecimiento como función de la talla de liberación y tiempo en libertad, el error de medición, y el error de transcripción. Los datos de marcado son divididos en regiones norte y sur, y los resultados sugieren que las tasas de crecimiento en las dos regiones son diferentes. En la región norte, pero no en la región sur, el modelo de Schnute se ajusta significativamente mejor a los datos que el modelo von Bertalanffy, un sub-modelo del modelo de Schnute. La mejor descripción de la variación individual en el crecimiento es como una función del tiempo en libertad y como una función del incremento de crecimiento para las regiones norte y sur, respectivamente. El error de medición es una parte significativa de la variación total, pero los resultados sugieren que no existe un sesgo causado por el error de medición. Se necesita información adicional, particularmente para peces pequeños y grandes, para poder producir una matriz de transición de crecimiento adecuada que pueda utilizarse en el modelo de dinámica poblacional estructurado por tallas para el atún barrilete en el OPO.

Palabras clave: ATUN, BARRILETE, CRECIMIENTO, *KATSUWONUS PELAMIS*, MARCAS, OCEANO PACIFICO ORIENTAL, VARIACION EN EL CRECIMIENTO

INTRODUCCION

El crecimiento es uno de los cuatro factores (reclutamiento, crecimiento, mortalidad natural y mortalidad por pesca) de cambio en la biomasa, y por ello es un requisito crítico para poder evaluar la condición de una población explotada. El crecimiento de las poblaciones de peces comerciales se estima mediante análisis de datos de edad y talla (Tomlinson y Abramsom 1961), para los cuales se estima la edad examinando las partes duras (Wild y Foreman 1980) o dando seguimiento a modas en datos de frecuencia de tallas (Schaefer 1961), y de datos de incrementos de crecimiento de estudios de marcado. Desafortunadamente, ha sido difícil determinar la edad del barrilete utilizando marcas en las partes duras (Wild y Forman 1980; Uchiyama y Struhsaker 1981) y es difícil identificar las modas en los datos de frecuencia de talla debido a las altas tasas de crecimiento, el reclutamiento continuo, y la variabilidad en el crecimiento (Schaefer 1961; Joseph v Calkins 1969). Josse et al. (1979) sugieren que los datos de marcado representan el mejor medio para estimar las tasas de crecimiento del barrilete. Sin embargo, estudios más re-cientes de los datos de marcado han mostrado grandes variaciones espacio-temporales en las tasas de crecimiento del barrilete, y han determinado que el error de medición es un problema importante (Sibert et al. 1983). Unos pocos análisis anteriores de datos de marcado produjeron estimaciones de las tasas de crecimiento del barrilete en el Océano Pacífico

Oriental (OPO). Joseph y Calkins (1969) utilizaron los datos de los experimentos de marcado iniciados en el OPO por la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) durante 1955-1964 para estimar los parámetros de las ecuaciones de crecimiento de von Bertalanffy y Richards. Desafortunadamente, estos peces fueron medidos solamente a los 5 o 10 centímetros más cercanos en el momento de liberación. Bayliff (1988) utilizó datos de experimentos de marcado iniciados en el OPO por el Departamento de Pesca y Caza de California (CDFG) durante 1953-1958 y por la CIAT durante 1969-1981 para estimar los parámetros de las ecuaciones de crecimiento de von Bertalanffy y de crecimiento lineal. Estos peces fueron medidos al centímetro más cercano en el momento de liberación. Ianelli (1993) utilizó los datos descritos por Bayliff (1988) para estimar el crecimiento, usando una aplicación de probabilidad máxima del modelo de crecimiento de von Bertalanffy que incluía los errores de medición de la talla de liberación y de proceso.

Se estiman de nuevo las tasas de crecimiento para el atún barrilete utilizando los datos de incremento de crecimiento provenientes de los estudios de marcado descritos en Bayliff (1988) dentro de un marco de estimación de verosimilitud máxima, siguiendo el método de Francis (1995). Este método utiliza un modelo de crecimiento generalizado, incorpora la variación individual en el crecimiento y el error de medición, y permite que la variación individual de crecimiento varíe con la talla de liberación y con el tiempo en libertad. Se prueban varias hipótesis diferentes comparando modelos con diferentes parámetros fijos o compartidos entre dos regiones. El objetivo del análisis es brindar información que sea útil para producir una matriz de transición de crecimiento (Punt *et al.* 1997), necesaria como insumo para el modelo de dinámica poblacional estructurado por tallas (Punt y Kennedy 1997; Starr *et al.* 1999).

MODELOS

Un modelo de crecimiento generalizado para los datos de marcado

Francis (1995) describe un método general para estimar el crecimiento con datos de marca y recaptura, basado en el análogo de Baker *et al.* (1991), basado en talla, del modelo de Schnute (1981), basado en tamaño a edad. El modelo de Francis combina una función general de crecimiento basada en talla que predice el incremento medio de crecimiento a partir de la talla de liberación y el tiempo en libertad con una estructura de error que incluye tanto el error de medición como la variabilidad individual en el crecimiento.

El modelo de crecimiento de Baker *et al.* (1991), basado en talla, relaciona el tamaño medio de recaptura con el tamaño medio de liberación. El modelo describe una amplia gama de curvas de crecimiento e incluye en su formulación otros modelos comúnmente utilizados. Francis (1995) reformuló el modelo de Baker *et al.* para (1) darle más significado a los parámetros, (2) optimizar el modelo para la estimación de los parámetros, y (3) permitir que se formule la estructura de error en términos de incrementos de crecimiento, en vez de tallas de recaptura. El modelo incluye cinco parámetros; y_1 y y_2 son tamaños arbitrarios de peces, pequeño y grande respectivamente, fijados por el usuario; g_1 y g_2 son los incrementos medios de crecimiento para los peces de tamaño y_1 y y_2 , respectivamente, a lo largo de un período dado de tiempo (trimestres en los análisis siguientes); y b, que no tiene significado biológico sino que describe la curvatura en el modelo. El modelo general de crecimiento es equivalente al modelo de crecimiento de von Bertalanffy cuando se fija *b* igual a uno. A continuación se presenta la formulación del modelo cuando $a \neq 0$ y b $\neq 0$; la formulación del modelo cambia cuando a = 0 o cuando b = 0 (ver Francis 1995). Este modelo será denominado el modelo de crecimiento de Schnute.

$$\begin{split} G_{pred} &= -L + \left[L^b \, \mathrm{e}^{-a\Delta t} \, + \, c \big(1 - \mathrm{e}^{-a\Delta t} \big) \right]^{\frac{1}{b}} \quad a \neq 0, \ b \neq 0 \\ \mathrm{donde} \quad G_{pred} &= \mathrm{predicción \ del \ incremento \ medio \ de \ crecimiento,} \end{split}$$

= talla de liberación, Ĺ

= tiempo en libertad, y Δ_t

 a, c, λ_1 y λ_2 son parámetros utilizados para facilitar los cálculos.

Se definen de la siguiente manera

$$a = \ln\left[\frac{\left(y_2^b - y_1^b\right)}{\left(\lambda_2^b - \lambda_1^b\right)}\right]$$
$$c = \frac{\left(y_2^b\lambda_1^b - y_1^b\lambda_2^b\right)}{\left(\lambda_1^b - y_1^b + y_2^b - \lambda_2^b\right)}$$
$$\lambda_1 = y_1 + g_1$$
$$\lambda_2 = y_2 + g_2$$

Un modelo generalizado de la variación en el crecimiento para datos de marcado

Baker et al. (1991) consideraron las siguientes estructuras de error con base en la talla de recuperación:

sumativa

$$L_{obs}' = L_{pred}' + \varepsilon$$

y multiplicativa

$$L_{obs}' = L_{pred}' e^{\varepsilon}$$

en donde L'_{obs} y L'_{pred} son los tamaños observado y predicho al momento de la recaptura y ε es un error aleatorio con una media de 0 y una varianza de σ^2 .

Francis (1995) consideró inverosímiles estas estructuras de error puesto que no toman en consideración los tiempos en libertad, y afirmó que varios conjuntos de datos examinados por él sugerían que la varianza aumenta conforme aumenta el incremento de crecimiento esperado. Por lo tanto, el error en la ecuación de crecimiento debería ser multiplicativo sobre el incremento en el crecimiento esperado. Por este motivo, Francis formuló de nuevo el modelo de crecimiento de Baker et al. para predecir el incremento medio de crecimiento, y sugirió utilizar una estructura de error que fuera una función del incremento de crecimiento predicho. También afirmó que estos grupos de datos sugieren que la varianza no se acerca a cero cuando el incremento esperado en la talla es muy pequeño, indicando la presencia de error de medición. El modelo de Francis incluye tanto la variabilidad de crecimiento individual como el error de medición. La variabilidad en crecimiento basada en el incremento de talla será denominada el modelo de varianza de Francis.

$$G_{obs} = G_{pred} \varepsilon_g + \varepsilon_m$$

119

donde G_{obs} y G_{pred} son los incrementos en crecimiento observado y predicho, y eg (suponiendo $\sim N(1,\sigma_g))$ y ε_m (suponiendo $\sim N(\mu_m,\sigma_m))$ son términos aleatorios que expresan la variabilidad del crecimiento individual y el error de medición, respectivamente.

Hampton (1991) investigó una serie de diferentes supuestos sobre errores basados en la variabilidad individual de los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy. Todos los modelos de Hampton, excepto uno, muestran varianza en el crecimiento pero solamente como función del tiempo en libertad. La única excepción muestra la varianza en crecimiento como función de la talla de liberación solamente porque se suma el error en la medición de la talla de liberación.

Los tres estudios arriba mencionados basan la varianza del crecimiento en diferentes factores: Baker *et al.* (1991) en la talla predicha de recuperación, Hampton (1991) en el tiempo en libertad, y Francis (1995) en una combinación de la talla de recuperación y el tiempo en libertad, utilizando el incremento de crecimiento predicho.

La suposición de error de Francis (1995) se basa en el supuesto de que el crecimiento de un pez pequeño que está en libertad durante un breve período de tiempo muestra la misma varianza que un pez grande que ha estado en libertad durante un período prolongado, si tienen el mismo incremento en crecimiento. Para el mismo incremento en crecimiento, es posible que la varianza en el crecimiento sea mayor para un pez pequeño que esté en libertad durante un breve lapso porque cada pez está expuesto a un único nivel de condiciones ambientales, mientras que un pez grande que ha estado en libertad durante más tiempo ha estado expuesto a una gama de condiciones ambientales, que promedian el crecimiento. Por lo tanto, la varianza en el crecimiento podría ser una función ya sea del tiempo en libertad o de la talla a la liberación, o de ambas, en vez de solamente del incremento de crecimiento. Se define la varianza en crecimiento como función de la talla de liberación y del tiempo en libertad también, y este modelo es denominado el *modelo de varianza generalizado*,

$$\sigma_{\sigma}^{2}(L,\Delta t) = \alpha L^{\beta} \Delta t^{\gamma}$$

Para evitar problemas de cálculo, se utiliza la siguiente formulación,

$$\sigma_g^2(L,\Delta t) = \exp(\ln(\alpha) + \beta \ln(L) + \gamma \ln(\Delta t))$$

El incremento de crecimiento disminuye al aumentar la talla de liberación y aumenta con el tiempo en libertad; por lo tanto, si se sigue el modelo de varianza de Francis, se espera que β y γ sean negativo y positivo, respectivamente. Si tanto β como γ son iguales a cero, entonces la varianza es constante; si β es cero entonces la varianza es sólo una función del tiempo en libertad; y si γ es cero entonces la varianza es solamente una función de la talla de liberación.

Un modelo para errores de observación

Tal como se ha mencionado, Francis (1995) considera que el error de medición es importante, y supone que em ~ $N(\mu_m, \sigma^2_m)$. Además del error de medición, puede ocurrir un error adicional al registrar los datos. Esto puede resultar de la transcripción incorrecta de las tallas o de errores al digitar la información en la base de datos electrónica, y típicamente produce valores atípicos en los datos. Se supone que esto ocurre con una probabilidad de 1-*p* y que está distribuida uniformemente entre dos límites. Este supuesto es similar al que se utiliza en el modelo de mezcla de Francis (1988).

El crecimiento entre la liberación y la recaptura, incluyendo todos los términos de error, es:

$$G_{obs} = G_{pred} + \varepsilon_g + \varepsilon_m + \varepsilon_T$$

donde ε_g es $\varepsilon_g \sim N[0,\sigma_g^2]$, $\varepsilon_T \sim U[lb,ub]$ con probabilidad 1-p, lb y ub son los rangos de posibles errores de transcripción, y $\varepsilon_T = 0$ con probabilidad p.

Tal como se observa en las ecuaciones anteriores, se supone que la talla de liberación es medida sin error y que todo el error de medición ocurre en la talla de recuperación. Si hay error en la medición de liberación, la ecuación de crecimiento (ver Hampton 1991) deviene:

$$G = -(L + \varepsilon_{rel}) + \left[(L + \varepsilon_{rel})^b e^{-a\Delta t} + c(1 - e^{-a\Delta t}) \right]^{\frac{1}{b}} \quad a \neq 0, \ b \neq 0$$

donde ε_{rel} es el error de medición en la talla de liberación.

Si se incluye el error de medición en la talla de liberación, el cálculo de la varianza y del valor esperado es mucho más complejo. Es muy probable que exista mayor error de medición en la talla de liberación que en la talla de recaptura, pero, para evitar mayor complejidad, se le ha hecho caso omiso en las ecuaciones de crecimiento. Excluir el error en la medición de talla de liberación puede ser considerado como hacer uno de dos supuestos: (1) hay poco o ningún error en la medición de liberación; o (2) $f(L, \Delta t)$ es una buena aproximación a $f(L+\varepsilon_{rel}, \Delta t)$. Más adelante se discute un análisis de sensibilidad para probar el efecto de la presencia de error de medición en la talla de liberación. Cabe señalar que el modelo de Francis (1995) implícitamente incluye uno de los dos supuestos anteriores porque incluye el error en el incremento de crecimiento, pero no en la talla de liberación.

Si se excluye el error de medición en la talla de liberación, la expresión de verosimilitud es

$$\ell(\theta \mid L, L', \Delta t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi \left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}} \exp\left(-\frac{\left(G_{obs} - G_{pred} - \mu_m\right)^2}{2\left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}\right) p + \phi(1-p)$$

donde ϕ es una constante que asegura que la función de probabilidad se integre a uno (definido como 1/[ub-lb] en Francis (1988)).

La función de verosimilitud robusta de Fournier *et al.* (1990) sugiere eliminar p de la verosimilitud y sustituir ϕ (1-p) con 0,01, que asegura que la influencia de las observaciones se reduce con rapidez conforme su separación del valor previsto crece más que tres desviaciones estándar. La verosimilitud utilizada en los siguientes análisis es

$$\ell(\theta \mid L, L', \Delta t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi \left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}} \exp\left(-\frac{\left(G_{obs} - G_{pred} - \mu_m\right)^2}{2\left(\sigma_m^2 + \sigma_g^2\right)}\right) + 0.01$$

Prueba de las hipótesis

Varias diferentes hipótesis se prueban comparando modelos con los parámetros fijos o compartidos entre dos regiones. Los modelos se evalúan utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC, Akaike 1973) y el Criterio de Información Bayesiana (BIC, Schwarz 1978). El mejor modelo (el más parsimonioso) es el que tiene el AIC o BIC más bajo, dependiendo de los criterios que se prefieran. El AIC se define como

$$AIC = -2\ln\ell + 2p$$

donde l es la probabilidad y p es el número de parámetros. El BIC se define como

$$BIC = -2 \ln \ell + p \ln (n)$$

donde n es el número de observaciones. Conforme aumenta el número de puntos de datos, bajo el BIC es más difícil aceptar parámetros adicionales que bajo el AIC.

Los modelos probados se pueden agrupar en cuatro categorías: (1) ¿son diferentes los parámetros entre las dos regiones?; (2) ¿ es la variación en el crecimiento constante ($\beta = 0$ y $\gamma = 0$), o una función de la talla de liberación ($\gamma = 0$), o una función del tiempo en libertad ($\beta = 0$)?; (3) ¿es constante la tasa de crecimiento ($g_1 = g_2$), o sigue una curva de von Bertalanffy (b = 1), o presenta una dinámica más compleja?; y (4) ¿es importante el error de medición? Bajo (2) se investiga también el modelo de varianza de Francis que se basa en el incremento de crecimiento. A continuación se describen las pruebas de sensibilidad que investigan el efecto de incluir el error de medición en la talla de liberación y el efecto de la robustificación de la verosimilitud.

Error de medición en la talla de liberación

Como prueba de sensibilidad, se aplica un modelo que incluye el error de medición en la talla de liberación. Este método se basa en aquel de Hampton (1991) que fue utilizado por Ianelli (1993). Este método solamente se usó para el modelo von Bertalanffy porque los cálculos para la varianza y el valor esperado son demasiado complejos para el modelo de Schnute. La notación es levemente diferente a la de las ecuaciones anteriores porque es más sencillo formular el modelo en términos de la talla de recuperación prevista, en vez del incremento de creimiento.

El crecimiento a la talla se modela utilizando la formulación de Francis (1988) del modelo de crecimiento de von Bertalanffy. En cuanto al modelo de crecimiento de Schnute, Francis reformuló el modelo de crecimiento de von Bertalanffy en términos del crecimiento a dos tamaños arbitrarios, y_1 y y_2 . El modelo también incorpora el error de transcripción, de proceso y de medición.

$$L' = L + \varepsilon_m + \left\{ \frac{y_2 g_1 - y_1 g_2}{g_1 - g_2} - \left(L + \varepsilon_m\right) \right\} \left\{ 1 - \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2}\right)^{\Delta t} \right\} + \varepsilon_g + \varepsilon_T$$

donde la verdadera talla de liberación es $L + \varepsilon_m$.

Por ahora se hace caso omiso al error de transcripción porque será cubierto en la robustificación de la función de verosimilitud de la forma antes descrita. Es más fácil calcular la varianza y el valor esperado si la talla de liberación observada se separa del error de medición

$$L' = L + \left\{ \frac{y_2 g_1 - y_2 g_2}{g_1 - g_2} - L \right\} \left\{ 1 - \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} \right\} + \mathcal{E}_m \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} + \mathcal{E}_g$$

$$Que \ c_1 = L + \left\{ \frac{y_2 g_1 - y_1 g_2}{g_1 - g_2} - L \right\} \left\{ 1 - \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t} \right\}$$

$$Que \ c_2 = \left(1 + \frac{g_1 - g_2}{y_1 - y_2} \right)^{\Delta t}$$

_ ,

$$L' = c_{1} + \varepsilon_{m}c_{2} + \varepsilon_{g}$$

$$E[L'] = c_{1} + \mu_{m}c_{2} + 0$$

$$E[L'] = L + \left\{\frac{y_{2}g_{1} - y_{1}g_{2}}{g_{1} - g_{2}} - L\right\} \left\{1 - \left(1 + \frac{g_{1} - g_{2}}{y_{1} - y_{2}}\right)^{\Delta t}\right\} + \mu_{m}\left(1 + \frac{g_{1} - g_{2}}{y_{1} - y_{2}}\right)^{\Delta t}$$

$$Var[L'] = 0 + c_{2}^{2}\sigma_{m}^{2} + \sigma_{g}^{2}$$

$$Var[L'] = \left[\left(1 + \frac{g_{1} - g_{2}}{y_{1} - y_{2}}\right)^{\Delta t}\right]^{2}\sigma_{m}^{2} + \sigma_{g}^{2}$$

$$D = h + t + h + t + h + t + h + t + h$$

Por lo tanto, la verosimilitud es

$$\ell(\theta \mid L, L', \Delta t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi \left(\sigma_m^2 + Var[L']\right)}} \exp\left(-\frac{\left(L_{obs} - E[L']\right)^2}{2\left(\sigma_m^2 + Var[L']\right)}\right) + 0.01$$

Sensibilidad de la robustificación de la verosimilitud

Se desconoce el efecto que tiene la verosimilitud robusta de Fournier *et al.* (1990) en la estimación de la variación del crecimiento individual, y se realizan dos análisis para investigar la verosimilitud robusta. En el primer análisis, se extrae la expresión constante 0,01 de la función de verosimilitud para que la verosimilitud sea aquella obtenida de suponer una distribución de errores normal simple. En el segundo análisis, se extrae la expresión constante 0,01 de la función de verosimilitud y se remueven de los valores previstos todos los espúreos que excedan tres desviaciones estándar. Los valores previstos provienen de la mejor versión del modelo de Schnute utilizando la función de verosimilitud robusta.

DATOS SOBRE EL BARRILETE EN EL OPO

Los datos de marcado de barrilete que se utilizan en este análisis son descritos por Bayliff (1988). El conjunto de datos abarca datos de la CIAT de 1969-1981 y del CDFG de 1953-1958. Solamente se utilizan atunes marcados que tienen el juego completo de información que se requiere para los análisis, concretamente: fecha de liberación, fecha de recuperación, talla de liberación (medida al centímetro más cercano), talla de recaptura (medida al milímetro más cercano), y área de liberación. Los datos se dividen en dos regiones (Figura 1): (1) costera del norte y (2) costera del sur. La división se basa en un área de aguas cálidas cerca de la costa sur de México (cerca de 15°N) donde hay escasa presencia de barrilete en la captura de la pesquería de superficie (Bayliff 1988). Hay 26 y 6 recapturas válidas para CDFG y 595 y 418 para la CIAT en las regiones norte y sur, respectivamente. No existen liberaciones en la región central en altamar.

Las regiones norte y sur difieren en cuanto a los datos disponibles (Figuras 2 y 3). A pesar que la región norte tiene muy pocas recuperaciones con tiempos de libertad de entre 0,5 y 0,75 trimestres, la talla media de liberación y el tiempo medio en libertad son similares para ambas áreas (48 y 49 cm y 0,63 y 0,64 trimestres en las regiones norte y sur, respectivamente).

Bayliff (1988) utilizó sólo devoluciones con más de 30 días en libertad con los valores atípicos eliminados. Sin embargo se corrigieron los datos por el sesgo de error de medición ba-sado en las recuperaciones que tenían un tiempo en libertad de 10 días o menos. A pesar de los muchos problemas inherentes a estos datos, los siguientes análisis usaron toda los datos disponbles para los cuales la información está completa. Entre estos problemas está la gran cantidad de recuperaciones a corto plazo y algunas pocas tasas de crecimiento que parecen sumamente improbables. En vez de no utilizar los datos, se usa el método estadístico arriba descrito para eliminar el efecto de lo que parecen ser datos erróneos. Las recuperaciones a corto plazo, en donde ocurre muy poco crecimiento, brindan información importante para estimar el error de medición.

Para el análisis se escoge una escala de tiempo trimestral porque corresponde con el marco de tiempo trimestral del modelo de dinámica poblacional basado en talla (Maunder 1999) y es más apropiado para especies de vida corta, como el barrilete. Se fijan los parámetros y_1 y y_2 en 25 y 70 cm, respectivamente, porque estos valores cubren casi toda la gama de datos de frecuencia de talla muestreados de la pesquería y la gama de tallas de liberación en los datos de marcado.

RESULTADOS

Se presentan los resultados para varios diferentes supuestos representados por parámetros fijos del modelo y parámetros compartidos entre las dos regiones. No es práctico mostrar un diseño factorial completo para todos los ocho parámetros y las dos regiones, por lo cual se presentan solamente conjuntos selectos de supuestos que resaltan aspectos importantes del modelo. En la Tabla 1 se presentan los supuestos del modelo utilizado, la verosimilitud general, y los valores AIC y BIC asociados. Esta tabla se puede utilizar para determinar cuál modelo describe de mejor manera los datos. Se define "mejor" como el menor valor de AIC o de BIC, dependiendo del criterio que se prefiera. La tabla indica que el modelo 13 (una función de crecimiento de Schnute con la variación del crecimiento basada en tiempo en libertad y el error de medición con un sesgo común a las dos regiones) es el mejor según los criterios de AIC y que el modelo 12 (una función de crecimiento de Schnute con la variación del crecimiento basada en tiempo en libertad y el error de medición sin sesgo) es el mejor según el criterio de BIC. En las Tablas 2 y 3 se peresentan los valores de los parámetros, los valores de verosimilitud, el AIC, y el BIC para cada región de modelos seleccionados. Cuando las dos regiones no tienen parámetros en común, se pueden probar separadamente los supuestos del modelo para cada región. Las tablas muestran que, para la región norte, el modelo 12 o el 14 (una función de crecimiento de Schnute con la variación del crecimiento basada en el tiempo en libertad y el error de medición con sesgo) es mejor según los criterios de AIC, y que el modelo 12 es mejor según los criterios de BIC. El modelo 18 (una función de crecimiento de von Bertalanffy con la variación en el crecimiento basada en el modelo de varianza de Francis y el error de medición sin sesgo) es mejor para la región sur según los criterios tanto de AIC como de BIC.

Los modelos 1 a 4 en la Tabla 1 sugieren que, al suponer una varianza constante, las tasas de crecimiento en las dos regiones son diferentes. Esto también es cierto al comparar el modelo con todos los parámetros separados para cada región (modelo 16) con el modelo en el que las dos regiones comparten todos los parámetros (modelo 15). En el rango de la mayoría de los datos, las tasas de crecimiento en la región sur son mayores que en la región norte (Figura 4).

Los resultados combinados sugieren que el crecimiento no es constante (por ejemplo, el crecimiento varía según la talla, modelo 24), como se supuso en estudios anteriores de la CIAT (IATTC 1999: 248) y se describe mejor con un modelo más complejo que el modelo de von Bertalanffy (modelo 21). Sin embargo, los análisis de las regiones individuales sugieren que el

CRECIMIENTO DEL ATUN BARRILETE

modelo de von Bertalanffy (Tabla 3) es el que mejor describe los datos para la región sur. Esto es consecuencia de que los modelos de Schnute y de von Bertalanffy produzcan resultados muy similares en la región sur, pero el modelo de von Bertalanffy tiene un parámetro menos. El modelo de Schnute estima que las tasas de crecimiento son muy elevadas para los peces pequeños de la región norte y disminuyen rápidamente a cerca de 45 cm para luego permanecer bastante constantes (Figura 4), pero el modelo de von Bertalanffy supone una relación lineal entre la talla y el crecimiento (Figura 5). La tasa de crecimiento más elevada del modelo de Schnute en la región norte se presenta para peces pequeños que están fuera de los intervalos de los datos, y probablemente es causada por los puntos de datos con tallas de liberación entre 40 y 45 cm. Existe también una diferencia entre los modelos de crecimiento de Schnute y de von Bertalanffy en la región norte entre 45 y 55 cm, lo cual incluye la mayoría de los datos (Figura 5). Los intervalos de confianza para el crecimiento medio son muy reducidos para la región norte para todas las tallas presentadas (Figura 4). Estos resultados se basan en el supuesto que el modelo de crecimiento es apropiado para todas las tallas, algo que podría no ser cierto y que podría llevar a una mala interpretación, particularmente para individuos más pequeños para los cuales no hay datos. Los intervalos de confianza para la región sur son reducidos para las tallas sobre las que existen datos, pero aumentan para individuos pequeños y grandes (Figura 4).

Los modelos 6 a 10 sugieren que la variación en el crecimiento es una función del tiempo en libertad, que podría ser diferente para ambas regiones, según los criterios escogidos. Se presenta un resultado similar cuando se agrega el error de medición (modelos 12 y 20). Cabe señalar que no es posible calcular simultáneamente la variación constante en la tasa de crecimiento (modelo 19) y la variación en el error de medición porque los parámetros están completamente confundidos. Los resultados combinados sugieren que el modelo de tiempo en libertad (modelo 12) describe los datos de mejor manera que el modelo de varianza de Francis, en el cual la variación en el crecimiento se basa en el incremento del crecimiento (modelos 17 y 18), pero los análisis de las regiones individuales sugieren que el modelo de varianza de Francis es mejor para la región sur. Cuando se asume que la variación en la tasa de crecimiento es solamente una función del tiempo en libertad (modelo 12), la varianza en la tasa de crecimiento es menor en la región norte que en la región sur, pero los intervalos de confianza de las estimaciones son grandes (Figura 6). Al igual que con las estimaciones de crecimiento medio, estos resultados dependen del supuesto que el modelo de variación es apropiado para todos los tiempos en libertad. Las estimaciones de la variación en la tasa de crecimiento son similares en los modelos de Schnute y de von Bertalanffy (Figura 6).

Los modelos 11 a 14 sugieren que el error de medición es un componente importante del análisis y que el sesgo causado por el error de medición podría ser importante, dependiendo de los criterios escogidos, pero que dicho sesgo no es diferente entre regiones. La variación en el error de medición es mayor en la región norte que en la región sur (Tablas 2 y 3). El sesgo común en el error de medición (modelo 13) es de -0,2 cm. Se realizó un análisis adicional utilizando sólo las recuperaciones con un tiempo en libertad de 10 días o menos y ajustando para un crecimiento de 0,07 cm/día (basado en los análisis de Bayliff 1988). Las estimaciones de este análisis fueron muy similares, con un sesgo negativo de -0,2 cm y una varianza de 3,5 y 0,8 cm² para las regiones norte y sur, respectivamente.

Modelo del error de medición de la talla de liberación

El modelo de von Bertalanffy que incluye el error de medición en la talla de liberación (modelos 22 y 23) es sólo ligeramente mejor que un modelo de von Bertalanffy que no incluye dicho error (modelo 21, Tabla 1). Los valores estimados para los parámetros de estos modelos son muy similares (Tablas 2 y 3). El modelo de von Bertalanffy que incluye el error de medición

en la talla de liberación no describe los datos tan bien como el modelo de Schnute que no incluye dicho error (modelo 12). Estos resultados indican que el análisis es insensible a la forma en que se incluya el error de medición en el modelo.

Sensibilidad a la robustificación de la probabilidad

Los resultados de las pruebas de sensibilidad realizadas sobre las consecuencias de la verosimilitud robusta mostraron que tanto el crecimiento medio como la variación en el crecimiento son sensibles a estos supuestos (Figuras 7 y 8). Para el análisis en el que se eliminaron datos se eliminaron 34 y 54 datos atípicos de las regiones norte y sur, respectivamente. La principal diferencia en el crecimiento medio se presenta en la región sur, particularmente para individuos pequeños. Las estimaciones de crecimiento medio para los tres modelos fueron muy similares en la región norte. Para la región norte, las estimaciones de varianza en el crecimiento fueron menores para la función de verosimilitud robusta que para la función de verosimilitud normal con los valores atípicos excluidos. Las estimaciones de la varianza para la región sur fueron si-milares para la función de verosimilitud robusta y para la función de verosimilitud normal con los valores atípicos excluidos.

DISCUSION

La evaluación actual de la pesquería del atún barrilete en el OPO utiliza una tasa de crecimiento constante de 24 cm por año para barriletes de todo tamaño (IATTC 1999: 248). Los resultados de este estudio y los resultados de Bayliff (1988) sugieren que el crecimiento disminuye con el tamaño, particularmente en la región sur (Figura 5). Para la región norte el modelo de crecimiento de Schnute estima un crecimiento mucho más rápido para individuos pequeños y un crecimiento relativamente constante para individuos entre medianos y grandes. Desafortunadamente, el rango de tallas de liberación no incluye números significativos de peces pequeños y grandes, causando que la estimación de crecimiento sea menos cierta para estos tamaños.

Para la región norte, el modelo de crecimiento de Schnute describe los datos mucho mejor que el modelo de von Bertalanffy, pero no así para la región sur. En la región norte, los modelos muestran mucha diferencia en las tasas de crecimiento estimadas para peces pequeños. El modelo de crecimiento de Schnute estima tasas de crecimiento mucho más rápidas para los individuos más pequeños. La diferencia se debe a que el modelo de crecimiento de Schnute es más flexible para adaptarlo a las tasas de crecimiento observadas para peces de 40 a 45 cm. Una posible explicación del crecimiento más rápido de peces pequeños en la región norte es que la reducción en las tasas de crecimiento se debe a que la energía del crecimiento somático se traslade a la producción de gónadas conforme madura el pez. Esta ha sido la hipótesis para explicar la disminución en las tasas de crecimiento de los atunes aleta amarilla (Lehodey y Leroy 1999) y patudo (Lehodey et al. 1999) preadultos en el Océano Pacífico occidental. El barrilete comienza a madurar alredodor de los 40 a 45 cm (Forsbergh 1980), que concuerda con las tallas a las cuales se reduce la tasa de crecimiento. Si esta hipótesis es correcta, se esperaría que ocurriera el cambio en las tasas de crecimiento en la región sur también. Es posible que se haya introducido algún sesgo debido a la diferencia entre las artes utilizadas para la liberación y para la recaptura. Las liberaciones se realizaron desde buques de carnada, mientras que la mayoría de las recapturas ocurrieron en buques cerqueros. Punt et al. (1997) incluyeron la selectividad en la estimación del crecimiento a partir de los datos de marcado al utilizar información sobre el número de liberaciones. En estudios futuros podría ser útil incluir el número de liberaciones en el procedimiento de estimación, para permitir estimar la selectividad a la talla v así descartar esto como un posible sesgo.

Tres de los estudios mencionados en la sección sobre MODELOS basan la varianza del crecimiento en diferentes factores: Baker et al. (1991) en la talla de recuperación predicha, Hampton (1991) en el tiempo en libertad, y Francis (1995) en una combinación de la talla de recuperación y el tiempo en libertad (utilizando el incremento de crecimiento predicho). En este estudio, la formulación flexible permite que la varianza en el crecimiento dependa del tiempo en libertad y la talla de liberación. Los resultados sugieren que el tiempo en libertad puede explicar la varianza en el crecimiento mejor que la talla de liberación. Sugieren también que en la región sur la mejor explicación de la varianza en el crecimiento es la del modelo de varianza de Francis, puesto que tiene un parámetro menos. Puesto que las liberaciones se realizaron en diferentes momentos del año, y la mayoría de los tiempos en libertad son de menos de un año, las estimaciones de la variación en las tasas de crecimiento podrían estar sesgadas positivamente. Un individuo podría estar en libertad sólo durante una porción favorable o desfavorable del año, y no enfrentaría todas las condiciones que ocurren a lo largo del año. Por lo tanto es importante, particularmente para las especies de vida corta y crecimiento rápido como el barrilete, que durante estudios de marcado futuros se utilice una amplia gama de tiempos de liberación y que se aplique un análisis estacional a los datos.

La verosimilitud robusta de Fournier *et al.* (1990) ejerce influencia sobre las estimaciones del crecimiento medio y la variación en crecimiento. Los resultados de este análisis no indican si se producirían mejores estimaciones al utilizar la verosimilitud robusta o al eliminar los valores atípicos. Se requiere de un análisis de simulación que incorpora contaminación por valores atípicos que evalúe el desempeño de la verosimilitud robusta. Hasta que se pueda investigar el efecto de la verosimilitud robusta, es probablemente aconsejable eliminar los valores atípicos en vez de utilizar la verosimilitud robusta.

En la mayoría de los modelos investigados se utilizó el supuesto de que el error de medición en el incremento de crecimiento se debe al error de medición en la talla de recaptura. Esto le restó complejidad al problema, ya que el incremento de crecimiento predicho no se basó en un valor que incluyera error. El sesgo en la talla de recaptura se podría deber al encogimiento o estiramiento del pez muerto (Bayliff 1988). Hennemuth (1957) asignó al barrilete valores de encogimiento debido a congelación de en promedio 7 mm, valor ligeramente superior al sesgo negativo observado en este estudio. Utilizando recuperaciones de peces en libertad 10 días o menos, Bayliff (1988) encontró que, en dos de los cuatro cruceros estudiados, en promedio la talla de los peces pequeños (menos de 50 cm) fue subestimada y la de los peces más grandes (más de 60 cm) sobreestimada. En este estudio, al utilizar solamente peces en libertad 10 días o menos el sesgo y la varianza en el error de medición fueron similares a cuando se utilizaron todos los datos pero, a diferencia de Bayliff (1988), se supuso que el error de medición era constante con el tamaño.

Bayliff (1988) y Hampton (1991) argumentaron que era más probable que la talla de liberación estuviera equivocada que la talla de recuperación, ya que puede ser difícil medir un pez vivo con precisión, a pesar de los esfuerzos para reducir el error de medición al momento de liberación (por ejemplo, en los experimentos posteriores, las cunas fueron calibradas casi cada día). La complejidad de incorporar el error de medición en la talla de liberación impide una solución simple del modelo de Schnute; pero, a partir de los resultados del análisis utilizando el modelo de von Bertalanffy con error de medición de la talla de liberación, es poco probable que dicho error afecte los resultados de forma importante. Además, Hampton (1991) encontró que añadir el error de medición en la talla de liberación al modelo degradó el ajuste para datos del atún aleta azul del sur. Estos resultados están en conflicto con los de Sibert *et al.* (1983) que mostraron, utilizando un análisis de simulación, que el error en la medición de la talla de lib-

eración produce grandes sesgos en los parámetros estimados de von Bertalanffy. Podría ser que el método utilizado para incluir el error de medición en la talla de liberación en el modelo de von Bertalanffy no sea suficiente para corregir el sesgo encontrado por Sibert *et al.* (1983).

Varios estudios han analizado las tasas de crecimiento del atún barrilete y han descrito una amplia gama de estimaciones (Rothschild 1967; Joseph y Calkins 1969; Josse et al. 1979; Forsbergh 1980; Bayliff 1988). Joseph v Calkins analizaron datos de marcado provenientes de experimentos iniciados por la CIAT en el OPO desde 1955 hasta 1964. Desafortunadamente, a su liberación estos peces sólo fueron medidos hasta los 5 o 10 centímetros más cercanos. Bayliff (1988) utilizó datos de experimentos de marcado de CDFG en el OPO durante 1953-1958 y de la CIAT durante 1969-1981 utilizando dos métodos basados en la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy. El primer método utilizó todos los datos como observaciones, mientras que el segundo agrupó las observaciones en categorías de talla y tiempo en libertad. Bayliff (1988) obtuvo estimaciones de 0,515 y 0,682 para K y 96,3 y 89,3 cm para L_{∞} con los métodos primero y segundo, respectivamente, para la región norte; para la región sur las estimaciones correspondientes fueron 1,806 y 1,649 para K y 66,5 y 68,6 cm para L_{∞} . Ianelli (1993) utilizó los datos de Bayliff (1988) y un modelo de von Bertalanffy con error de medición en la talla de liberación y obtuvo estimaciones de aproximadamente 0,7 y 85 para K y L_{so} respectivamente. Joseph y Calkins (1969) también ampliaron el trabajo de Schaefer (1961) utilizando la progresión modal en los datos de frecuencia de talla para estimar el crecimiento. Estimaron valores de 0,42 y de 107,5 cm para K y L_{∞} , respectivamente. Dadas las limitaciones de datos y la falta de separación entre áreas, todos esos resultados mostraron consistencia con los resultados de este análisis (modelo 21, ver Tabla 4).

El objetivo de este estudio es producir información que pueda utilizarse para desarrollar una matriz de transición de crecimiento (tal como Punt et al. 1997) para un modelo de dinámica poblacional basado en talla (tal como Punt y Kennedy 1997; Starr et al. 1999). La información requerida incluve tanto la media como la varianza de la variabilidad individual del crecimiento. Por lo tanto es importante separar el error de medición de la variabilidad individual de crecimiento para poder construir una matriz de transición de crecimiento. Los resultados de este estudio no son apropiados para producir una matriz de transición de crecimiento para el barrilete del OPO, debido a la ausencia de datos para los individuos pequeños y grandes, la gran incertidumbre en las estimaciones de la variación individual en el crecimiento, el posible sesgo debido a la selectividad, y la influencia de la verosimilitud robusta de Fournier et al. (1990) sobre las estimaciones. Al generar la matriz de transición de crecimiento para el barrilete del OPO, será importante incluir también información proveniente de otras fuentes (por ejemplo, datos de edad-talla de estudios de partes duras o datos de frecuencia de talla) utilizando el enfoque integrado sugerido por Maunder (1998). Sin embargo, estas estimaciones probablemente no sean más inciertas que las estimaciones de otros parámetros que se utilizan en los modelos de evaluación de poblaciones (por ejemplo la tasa de mortalidad natural).

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Bill Bayliff los datos de marcado, su asesoría y sus comentarios sobre el manuscrito. Igualmente agradezco a Rick Deriso su asesoría sobre metodología, y a Kurt Schaefer y Robin Allen sus comentarios sobre el manuscrito. Agradezco a dos revisores anónimos sus comentarios que mejoraron el manuscrito.

GROWTH OF SKIPJACK TUNA REFERENCES-REFERENCIAS

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In 2nd International Symposium on Information Theory, B. N. Petrov and F. Csaki (editors), pp. 268-81. Publishing house of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest. Reprinted in 1992 in Breakthroughs in Statistics, S. Kotz and N. Johnson (editors), 1:610-24.Springer Verlag, New York.
- Baker, T.T., Lafferty, R. and Quinn, T.J., II. 1991. A general growth model for mark-recapture data. Fisheries Research, 11 (3,4): 257-281.
- Bayliff, W.H. 1988. Growth of skipjack, Katsuwonus pelamis, and yellowfin, Thunnus albacares, tunas in the eastern Pacific Ocean, as estimated from tagging data. Inter-American Tropical Tuna Commission, Bulletin, 19 (4): 307-385.
- Forsbergh, E.D. 1980. Synopsis of biological data on the skipjack tuna, Katsuwonus pelamis (Linnaeus, 1758), in the Pacific Ocean. Inter-American Tropical Tuna Commission, Special Report, 2: 295-360.
- Fournier, D.A., Sibert, J.R., Majkowski, J. and Hampton, J. 1990. MULTIFAN a likelihoodbased method for estimating growth parameters and age-composition from multiple length frequency data sets illustrated using data for southern bluefin tuna (*Thunnus mac coyii*).Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47 (2): 301-317.
- Francis, R.I.C.C. 1988. Maximum likelihood estimation of growth and growth variability from tagging data. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 22 (1): 42-51.
- Francis, R.I.C.C. 1995. An alternative mark-recapture analogue of Schnute's growth model. Fisheries Research, 23 (1,2): 95-111.
- Hampton, J. 1991. Estimation of southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* growth parameters from tagging data, using von Bertalanffy models incorporating individual variation. U.S. National Marine Fisheries Service, Fishery Bulletin, 89 (4): 577-590.
- Hennemuth, R.C. 1957. An analysis of methods of sampling to determine the size composition of commercial landings of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*). Inter-American Tropical Tuna Commission, Bulletin, 2 (5): 171-243.
- IATTC. 1999. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission 1997: 310p.
- Ianelli, J.N. 1993. Studies on the population structure of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, in the central and eastern Pacific Ocean. A dissertation submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy, University of Washington.
- Joseph, J. and Calkins, T.P. 1969. Population dynamics of the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) of the eastern Pacific Ocean. Inter-American Tropical Tuna Commission, Bulletin, 13 (1): 1-273.
- Josse, E., Le Guen, J.C., Kearney, R. Lewis, A., Smith, A., Marec, L. and Tomlinson, P.K. 1979. Growth of skipjack. South Pacific Commission, Occasional Paper, 11: 83p.

- Lehodey, P. and Leroy, B. 1999. Age and growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the western and central Pacific Ocean as indicated by daily growth increments and tagging data. Secretariat of the Pacific Community Standing Committee on Tuna and Billfish 12, Working Paper YFT-2: 21p.
- Lehodey, P., Hampton, J. and Leroy, B. 1999. Preliminary results on age and growth of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) from the western and central Pacific Ocean as indicated by daily growth increments and tagging data. Secretariat of the Pacific Community Standing Committee on Tuna and Billfish 12, Working Paper BET-2:18p.
- Maunder, M. N. 1998. Integration of tagging and population dynamics models in fisheries stock assessment. A dissertation submitted in partial fulfillment of the requirements for the ssssdegree of Doctor of Philosophy, University of Washington.
- Maunder, M. N. 1999. A completely length-based and spatially-structured model for fisheries stock assessment, with application to the eastern Pacific Ocean skipjack (*Katsuwonus pelamis*) population. Proceedings of the 50th Tuna Conference, Lake Arrowhead, California, 24-27 May, 1999.
- Punt, A.E. and Kennedy, R.B. 1997. Population modelling of Tasmanian rock lobster, Jasus edwardsii, resources. Marine and Freshwater Research, 48 (8): 967-980.
- Punt, A.E., Kennedy, R.B. and Frusher, S.D. 1997. Estimating the size-transition matrix for Tasmanian rock lobster, *Jasus edwardsii*. Marine and Freshwater Research, 48 (8): 981-992.
- Rothschild, B.J. 1967. Estimates of the growth of skipjack tuna (Katsuwonus pelamis) in the Hawaiian Islands. Indo-Pacific Fisheries Council, Proceedings, 12 (2): 100-111.
- Schaefer, M.B. 1961. Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1960. IATTC Annual Report, 1960: 40-183.
- 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. Annals of Statistics 6 (2):461-464.
- Sibert, J.R., Kearney, R.E. and Lawson, T.A. 1983. Variation in growth increments of tagged skipjack (*Katsuwonus pelamis*). Tuna and Billfish Assessment Program Technical Report No. 10: 43p.
- Starr, P.J., Bentley, N. and Maunder, M.N. 1999. Assessment of the NSN and NSS stocks of red rock lobster (*Jasus edwardsii*) for 1998. New Zealand Fisheries Assessment Research Document, 99/34, 44p.
- Tomlinson, P.K. and Abramson, N.J. 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares, including tables of polynomials. California Department of Fish and Game, Fish Bulletin, 116: 69p.

130

GROWTH OF SKIPJACK TUNA

- Uchiyama, J.H. and Struhsaker, P. 1981. Age and growth of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, and yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, as indicated by daily growth increments of sagit-tae. U.S. National Marine Fisheries Service, Fishery Bulletin, 79 (1): 151-162.
- Wild, A. and Foreman, T.J. 1980. The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tuna marked with tetracycline. Inter-American Tropical Tuna Commission, Bulletin, 17 (7): 509-560.

The IATTC's responsibilities are met with two pro-grams, the Tuna-Billfish Program and the Tuna-Dolphin Program. Theprincipal responsibili-ties of the Tuna-Billfish Program are (1) to study the biol-ogy of the tunas and related species of the eastern Pacific Ocean to estimate the effects that fishing and natural factors have on their abundance, (2) to recommend appropriate conservation measures so that the stocks of fish can be maintained at levels which will afford maximum sustainable catches, and (3) to collect information on compliance with Commission resolutions. The principal responsibilities of the Tuna-Dolphin Program are (1) to monitor the abundance of dolphins and their mortality incidental to purse-seine fishing in the eastern Pacific Ocean, (2) to study the causes of mortality of dolphins during fishing operations and promote the use of fishing techniques and equipment that minimize these mortalities, (3) to study the effects of different modes of fishing on the various fish and other animals of the pelagic ecosystem, and (4) to provide a secretariat for the International Dolphin Conservation Program.

An important part of the work of the IATTC is the prompt publication and wide distribution of its research results. The Commission publishes its results in its Bulletin, Special Report, and Data Report series, all of which are issued on an irregular basis, and its Stock Assessment Reports, which are published annually.

The Commission also publishes Annual Reports and Quarterly Reports, which include policy actions of the Commission, information on the fishery, and reviews of the year's or quarter's work carried out by the staff. The Annual Reports also contain financial statements and a roster of the IATTC staff.

Additional information on the IATTC's publications can be found in its web site.

La CIAT cumple sus obligaciones mediante dos programas, el Programa Atún-Picudo y el Programa Atún-Delfín. Las responsabilidades principales del primero son (1) estudiar la biología de los atunes y especies afines en el Océano Pacífico oriental a fin de determinar los efectos de la pesca y los factores naturales sobre su abundancia, (2) recomendar medidas apropiadas de conservación para permitir mantener los stocks de peces a niveles que brinden las capturas máximas sostenibles, (3) reunir información sobre el cumplimiento de las resoluciones de la Comisión. Las responsabilidades principales del segundo son (1) dar seguimiento a la abundancia de los delfines y la mortalidad de los mismos incidental a la pesca con red de cerco en el Océano Pacífico oriental, (2) estudiar las causas de la mortalidad de delfines durante las operaciones de pesca y fomentar el uso de técnicas y aparejo de pesca que reduzcan dicha mortalidad al mínimo, (3) estudiar los efectos de distintas mortalidades de pesca sobre los varios peces y otros animales del ecosistema pelágico, (4) proporcionar la Secretaría para el Programa Internacional para la Conservación de los Delfines.

La pronta publicación y amplia distribución de los resultados de investigación forman un aspecto importante de las labores de la Comisión, la cual publica los resultados en su serie de Boletines, Informes Especiales, e Informes de Datos, los cuales son emítidas en forma irregular, y sus Informes de Evaluación de Stocks, que son publicados anualmente.

La Comisión publica también Informes Anuales e Informes Trimestrales; éstos incluyen información sobre las labores de la Comisión, la pesquería, y las investigaciones realizadas en el año o trimestre correspondiente. Los Informes Anuales incluyen también un resumen financiero y una lista del personal de la CIAT.

Înformación adicional de las publicaciones de la CIAT puede ser encontrado en su sitio de internet.

Editor—Redactor William H. Bayliff

Inter-American Tropical Tuna Commission Comisión Interamericana del Atún Tropical Scripps Institution of Oceanography 8604 La Jolla Shores Drive La Jolla, California 92037-1508, U.S.A. www.iattc.org