

**DYNAMIC CATCH-EFFORT MODEL FOR BROWN SHRIMP
Farfantepenaeus californiensis (HOLMES) FROM THE
GULF OF CALIFORNIA, MEXICO**

**MODELO DINÁMICO DE CAPTURA Y ESFUERZO PARA EL
CAMARÓN CAFÉ *Farfantepenaeus californiensis* (HOLMES)
DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO**

Enrique Morales-Bojórquez¹

Juana López-Martínez²

Sergio Hernández-Vázquez³

¹ Instituto Nacional de la Pesca
Centro Regional de Investigación Pesquera La Paz
Km 1 Carretera a Pichilingue
La Paz, C.P. 23020, Baja California Sur, México
E-mail: embojorq@redipn.ipn.mx

² CIBNOR, S.C., Unidad Guaymas
Km 2.5 Carretera a Las Tinajas, Col. Las Tinajas
Guaymas, Sonora, México

³ CIBNOR, S.C., Unidad La Paz
Mar Bermejo 195, Col. Playa Palo Santa Rita
La Paz, Baja California Sur, México

Recibido en febrero de 2000; aceptado en octubre 2000

ABSTRACT

We analyzed the catch and effort data for the brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) fishery over 22 years. We used a biomass dynamic model in a stochastic version to analyze the catch-per-unit effort of the trawl fishery in the Gulf of California, Mexico. Two hypotheses were proposed: the first (observation error) assumes that the catch-per-unit effort (CPUE) is measured with error, while in the second (process error), the variability of the population is produced by factors not included in the model. The results show that the hypothesis of the process error was accepted. In this case, the hypothesis of the process error recognizes several sources of perturbation in the model. For example, changes in the size structure of the shrimp population, changes in the natural mortality, variations in the fecundity or recruitment, and changes in the environment. Evidence of the relation between the environment and the shrimp population is discussed, as is the possibility of proposing a biological hypothesis for the trends of the population and the CPUE.

Key words: process error, observation error, hypothesis testing, CPUE.

RESUMEN

Se analizaron los datos de captura y esfuerzo de la pesquería del camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) durante 22 años. Se usó un modelo dinámico de biomasa en su versión estocástica para analizar la captura por unidad de esfuerzo de la pesquería de arrastre en el Golfo de California, México. Se propusieron dos hipótesis: en la primera (error de observación) se supone que la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) es medida con error y en la segunda (error de proceso), la variabilidad de la población es producida por factores no incluidos en el modelo. Los resultados muestran que se aceptó la hipótesis del error de proceso. En este caso, la hipótesis del error de proceso reconoce varias fuentes de perturbación en el modelo. Por ejemplo, cambios en la estructura de tallas de la población de camarón, cambios en la mortalidad natural, variaciones en la fecundidad o el reclutamiento y cambios en el ambiente. Son discutidas algunas evidencias entre la relación del ambiente y la población de camarón, así como la posibilidad de proponer una hipótesis biológica para las tendencias de la población y la CPUE.

Palabras clave: error de proceso, error de observación, prueba de hipótesis, CPUE.

INTRODUCTION

The offshore shrimp fishery in the Gulf of California began in 1921 at Guaymas, Mexico, with two boats from the United States. During the 1930s, 17 sardine boats were modified for trawling and incorporated into the fleet. Japanese trawlers explored the Mexican Pacific coast and located the main fishing areas in the same decade (Magallón-Barajas, 1987). The landings recorded for the fishing seasons from 1980 to 1984 were between 40,000 and 50,000 t (including several species). Most of the catch was from the offshore fishery, and approximately 80% of the total landing of shrimp was caught in the Gulf of California.

Sonora and Sinaloa support the main part of the fishery in the Gulf of California, mainly because of the large number of lagoons and excellent trawling areas along the continental shelf. The geographical distribution of commercially important shrimp species in the Pacific fishery was described by Magallón-Barajas (1987). The stock of brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes) is exploited off the coast of Sonora and Sinaloa in

INTRODUCCIÓN

La pesquería de camarón en el Golfo de California inició en 1921 en Guaymas, México, con dos embarcaciones de los Estados Unidos. Durante la década de los años treinta, 17 embarcaciones sardineras fueron modificadas para arrastre de fondo y fueron incorporadas a la flota. Arrastreros japoneses exploraron la costa del Pacífico mexicano y localizaron las mayores áreas de pesca en la misma década (Magallón-Barajas, 1987). Durante las temporadas de pesca de 1980 a 1984, las descargas registradas fueron entre 40,000 y 50,000 t (incluyendo varias especies). La mayor parte de la captura era de la pesquería de altamar y aproximadamente un 80% de los desembarques totales de camarón se capturaron en el Golfo de California.

Sonora y Sinaloa soportan la mayor parte de la pesquería en el Golfo de California, principalmente por el gran número de lagunas y excelentes áreas para arrastre de fondo a lo largo de la plataforma continental. Magallón-Barajas (1987) describió la distribución geográfica de las especies de camarón importantes comercialmente en la pesquería del Pacífico. La población de camarón café *Farfantepenaeus*

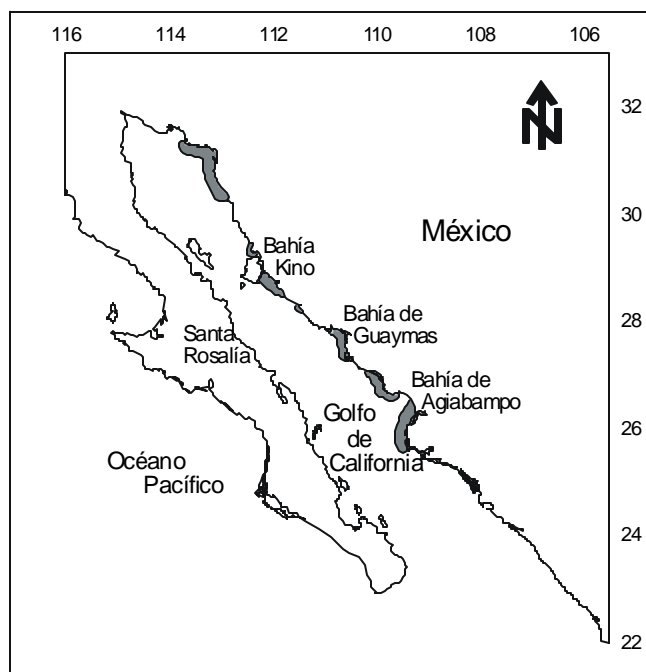


Figure 1. Study area in the Gulf of California, Mexico, showing the most important trawling areas.
Figura 1. Área de estudio en el Golfo de California, México, mostrando las áreas más importantes de arrastre.

the Gulf of California, Mexico (fig. 1). The most important fishing grounds with the highest concentration of brown shrimp are found in this area.

The National Fisheries Institute of Mexico has a management program for the shrimp resource in the Mexican Pacific. Using catch and catch-per-unit effort data, the trend of the catch in the last 22 years showed two periods in the fishery (Morales-Bojórquez and López-Martínez, 1999): (a) a decrease in the catch from 1976/77 to 1990/91, and (b) an increase in the catch from 1991/92 to 1997/98 (fig.2).

The catch and effort data are analyzed with biomass dynamic models. These models are preferable to age-structured estimation approaches, such as virtual population analysis

californiensis (Holmes) es explotado en las costas de Sonora y Sinaloa en el Golfo de California, México (fig. 1). En esta área están los más importantes caladeros de pesca con la mayor concentración de camarón café.

El Instituto Nacional de la Pesca de México tiene un programa de manejo para el recurso camarón en el Pacífico mexicano. Utilizando los datos de captura por unidad de esfuerzo, la tendencia de la captura en los últimos 22 años mostró dos periodos en la pesquería (Morales-Bojórquez y López-Martínez, 1999): (a) un decremento en la captura de 1976/77 a 1990/91, y (b) un aumento en la captura de 1991/92 a 1997/98 (fig. 2).

Los datos de captura y esfuerzo se analizan con un modelo dinámico de biomasa. Estos modelos son preferibles a los estructurados

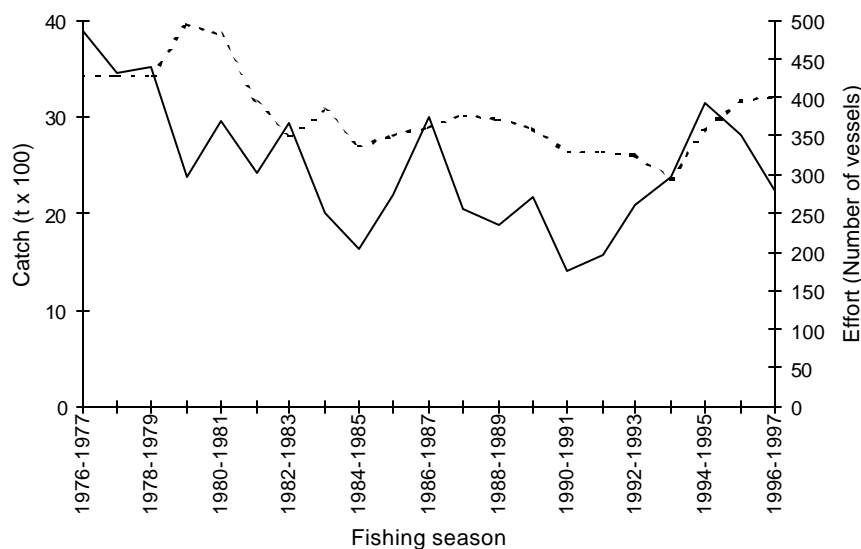


Figure 2. Catch (solid line) and effort (dotted line) for brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in the Gulf of California, Mexico.

Figura 2. Captura (línea sólida) y esfuerzo (línea punteada) para camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) en el Golfo de California, México.

(Pope and Shepherd, 1985), when the information on the age structure of the catch is poor or nonexistent. The biomass dynamic models are the most commonly used stock assessment techniques for tuna and tropical fisheries, and they are also quite widely applied to temperate fish stocks (Mathews and Samuel, 1991; Sullivan, 1991; Yimin and Rosenberg, 1991; Punt, 1994). Biomass dynamic models are still used in the management of many fisheries because the size compositions of the historic catch are not available or reliable. Another reason for considering biomass dynamic models is that any index of the fishery can be used. For catch-rate data, q is referred to as the catchability coefficient, whereas for biomass survey data, q is the relative bias of the survey. In some situations, biomass dynamic models can provide more accurate and precise

por edades, tales como análisis de población virtual (Pope y Shepherd, 1985), sobre todo cuando la información de captura de la estructura por edades es pobre o no existe. Los modelos dinámicos de biomasa son las técnicas de evaluación de *stock* más usadas comúnmente en pesquerías tropicales y de atún, y también son ampliamente aplicados en poblaciones de peces con afinidad templada (Mathews y Samuel, 1991; Sullivan, 1991; Yimin y Rosenberg, 1991; Punt, 1994). Los modelos dinámicos de biomasa todavía se usan en el manejo de muchas pesquerías, porque la composición histórica de la captura no está disponible o no es confiable. Otra razón para considerar los modelos dinámicos de biomasa es que puede ser usado cualquier índice de la pesquería. Para datos de tasa de captura, q es referida como el coeficiente de capturabilidad, mientras que para datos de crucero de

estimates of management-related quantities than more complex approaches. Our objective is to analyze the catch-per-unit effort (CPUE) data of *F. californiensis* and quantities of management, considering the structure of the error in the model.

MATERIAL AND METHODS

The annual catch (tonnes) and CPUE (tonnes per number of vessels) from 1976/77 to 1996/97 were obtained from the port of Guaymas, Sonora (table 1). This information included records of the fleet of shrimp trawlers. We analyzed the information using annual periods of the fishing season, approximately from September to May. In some fishing seasons, the periods were from August to April or from August to May; the difference corresponded to variations in time because of the estimations of the recruitment to the fishery (Rodríguez de la Cruz, 1976; Magallón-Barajas 1987).

Model

We analyzed the CPUE using the dynamic biomass Fox model (Hilborn and Walters, 1992). This model does not assume equilibrium conditions, and it represents an advantage to stock assessment of organisms with a short life span, such as brown shrimp. The expression in deterministic form is:

$$B_{t+1} = B_t + rB_t \left(1 - \frac{\ln(B_t)}{\ln(K)} \right) - C_t$$

where t is the time (fishing season); B_t , the biomass of the population at time t ; B_{t+1} , the

investigación, q es el sesgo relativo del crucero. En algunas circunstancias, los modelos dinámicos de biomasa pueden dar más exactitud y precisión en los estimados de cantidades de manejo en comparación con enfoques más complejos. El objetivo de este trabajo es analizar los datos de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de *F. californiensis* y las cantidades de manejo, considerando la estructura del error en el modelo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las capturas anuales (toneladas) y la CPUE (toneladas por número de barcos) fueron obtenidas del puerto de Guaymas, Sonora, de 1976/77 a 1996/97 (tabla 1). Esta información consideró registros de la flota camaronera de arrastre. Se analizó la información considerando los periodos anuales de la temporada de pesca, aproximadamente de septiembre a mayo. En algunas temporadas de pesca, los periodos fueron de agosto a abril o de agosto a mayo; la diferencia en el inicio correspondió a variaciones en tiempo debido a las estimaciones del reclutamiento a la pesquería (Rodríguez de la Cruz, 1976; Magallón-Barajas, 1987).

Modelo

Se analizó la CPUE usando el modelo dinámico de biomasa de Fox (Hilborn y Walters, 1992). Este modelo no supone condiciones de equilibrio y representa una ventaja en la evaluación de organismos de ciclo de vida corto, como el camarón café. La expresión del modelo en forma determinística es:

donde t es el tiempo (temporada de pesca); B_t , la biomasa de la población al tiempo t ; B_{t+1} , la

Table 1. Catch and effort data for brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) from the Gulf of California, Mexico.

Tabla 1. Datos de captura y esfuerzo para camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) del Golfo de California, México.

Fishing season	Catch (t × 100)	Effort (number of vessels)	CPUE (t × 100)
1976/77	38.87	429	0.0906
1977/78	34.48	428	0.0806
1978/79	35.15	429	0.0819
1979/80	23.62	495	0.0477
1980/81	29.62	481	0.0616
1981/82	24.20	392	0.0617
1982/83	29.28	349	0.0839
1983/84	19.88	383	0.0519
1984/85	16.23	337	0.0482
1985/86	21.91	350	0.0626
1986/87	30.01	361	0.0831
1987/88	20.47	377	0.0543
1988/89	18.76	372	0.0504
1989/90	21.73	360	0.0604
1990/91	14.00	330	0.0424
1991/92	15.70	329	0.0477
1992/93	20.98	325	0.0646
1993/94	23.72	294	0.0807
1994/95	31.49	359	0.0877
1995/96	29.21	396	0.0738
1996/97	26.24	401	0.0654
1997/98	38.46	400	0.0961

biomass of the population at time $t + 1$; r , the intrinsic rate of population growth; K , the virgin biomass size or carrying capacity; and C_t , the catch at time t .

Estimation of the process error

We used the stochastic version of the Fox model. CPUE was used as an index for abundance at time t (I_t) according to the expression $I_t = qB_t$, where q is the catchability. Therefore, $B_t = I_t/q$ and adding the process error at time t (w_t), assuming that w_t follows a normal distribution $w_t \approx N(0, \sigma_w)$, where σ_w is the standard deviation, we now have the first hypothesis for the trend in biomass of the shrimp population, H_1 : The variability in the state of the population is produced by factors not included in the model (Hilborn and Walters, 1992). The stochastic model is:

biomasa de la población al tiempo $t + 1$; r , la tasa intrínseca del crecimiento de la población; K , el tamaño de la biomasa virgen o capacidad de carga; y C_t la captura al tiempo t .

Estimación del error de proceso

Se usó la versión estocástica del modelo de Fox. Se utilizó la CPUE como un índice al tiempo t (I_t) de acuerdo con la siguiente expresión: $I_t = qB_t$, donde q es la capturabilidad. De esta forma, $B_t = I_t/q$ y adicionando el error de proceso al tiempo t (w_t), suponiendo que $w_t \approx N(0, \sigma_w)$, donde σ_w es la desviación estándar, se plantea la primera hipótesis sobre la tendencia de biomasa de la población de camarón, H_1 : La variabilidad en el estado de la población es producida por factores no incluidos en el modelo (Hilborn y Walters, 1992). El modelo estocástico es:

$$B_{t+1} = \left[\frac{I_t}{q} + r \frac{I_t}{q} \left(1 - \frac{\ln\left(\frac{I_t}{q}\right)}{\ln(K)} \right) - C_t \right] \exp(w_t)$$

The estimation of the process error (Punt and Hilborn, 1996) at time t is:

La estimación del error de proceso (Punt y Hilborn, 1996) al tiempo t es:

$$w_t = \ln(I_{t+1}) - \ln(qB_{t+1})$$

The index estimated at time t (\hat{I}_t) was computed as:

El índice estimado al tiempo t (\hat{I}_t) debe ser estimado como:

$$\hat{I}_t = qB_t \exp(w_{t-1})$$

There are several ways in which the indices of abundance can be related to the model quantities. Here, we assume that the relative abundance index for time t is linearly related to the biomass at the start of that fishing season, i.e., $I_t = B_t q$, where I_t is the

Existen varias formas en que el índice de abundancia puede ser relacionado al modelo. En este caso, se parte del supuesto de que el índice del tiempo t está relacionado linealmente a la biomasa en el inicio de la temporada de pesca, i.e., $I_t = B_t q$, donde I_t es el índice de

relative abundance index for time t and q is the constant of proportionality relating the index to the biomass (Punt and Hilborn, 1996). For the catch rate data, q is referred to as the catchability coefficient. The parameter q was resolved with the next analytical solution as:

abundancia relativa al tiempo t y q es la constante de proporcionalidad que relaciona el índice con la biomasa (Punt y Hilborn, 1996). Para datos de tasa de captura, q es referida como coeficiente de capturabilidad. El parámetro q puede ser resuelto con la siguiente solución analítica:

$$q = \exp\left\{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n \left[\ln\left(\frac{I_t}{B_t}\right)\right]\right\}$$

The estimation of the parameters r_P , K_P and δ_P , given the index I_t (subscript P means process error), was made using the next log likelihood ($\ln L$) function:

La estimación de los parámetros r_P , K_P y δ_P , dado el índice I_t (subíndice P significa error de proceso), fue hecho usando la siguiente función de verosimilitud ($\ln L$):

$$\ln L(I|r_P, K_P, \delta_P) = \sum_t - \left[\frac{1}{2} \ln(2\pi)\right] - \left[\frac{1}{2} \ln \sigma - \left(\frac{w_t^2}{2\sigma^2}\right)\right]$$

In this expression δ is a constant called deplete, which was used to estimate the biomass during the 1976/77 fishing season (Punt, 1992), and σ is the standard deviation of the process error. We used the following analytical solution for σ :

En esta expresión δ es una constante llamada *deplete*, que fue usada para estimar la biomasa durante la temporada de pesca 1976/77 (Punt, 1992), y σ es la desviación estándar del error de proceso, que fue estimada usando la siguiente solución analítica para σ :

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n [\ln(I_t) - \ln(\hat{I}_t)]^2}$$

Estimation of the observation error

Estimación del error de observación

We assumed that the index I_t was measured with error; consequently, the index estimated is $\hat{I}_t = qB_t \exp(v_t)$, where \mathbf{n}_t is the observation error, assuming $v_t \approx N(0, \sigma_v)$ and $\hat{I}_t = qB_t$ (Punt, 1992; Punt and Hilborn, 1996). The estimation of $v_t = \ln(I_t) - \ln(\hat{I}_t)$. When we used the observation error, we tested a second hypothesis for the shrimp population, H_2 : The

Se supone que el índice I_t está medido con error; en consecuencia, el índice es estimado como $\hat{I}_t = qB_t \exp(v_t)$, donde \mathbf{n}_t es el error de observación, suponiendo $v_t \approx N(0, \sigma_v)$ y $\hat{I}_t = qB_t$ (Punt, 1992; Punt y Hilborn, 1996). La estimación de $v_t = \ln(I_t) - \ln(\hat{I}_t)$. Cuando se usó el error de observación, se probó una segunda hipótesis sobre la población de

variability in the population was caused by uncertainty of the true value of the index I_t (Hilborn and Walters, 1992).

The estimation of the parameters r_o , K_o , δ_o and B_0 (initial biomass), given the index I_t (subscript O is the observation error), was made using the following log likelihood ($\ln L$) function (Hilborn and Walters, 1992):

$$\ln L(I|r_o, K_o, \delta_o, B_0) = \sum_t - \left[\frac{1}{2} \ln(2\pi) \right] - \left[\frac{1}{2} \ln \sigma - \left(\frac{v_t^2}{2\sigma^2} \right) \right]$$

From both estimators, two quantities of considerable importance for management were computed: the maximum sustainable yield (MSY), $MSY = rK/e \ln(K)$, and the biomass at which MSY will be achieved (BMSY), $BMSY = K/e$ (Hilborn and Walters, 1992; Punt and Japp, 1994).

Confidence intervals of r and K were estimated for the model that best fit the data (process error or observation error). To estimate the confidence intervals, we used the likelihood profile (Venzon and Moolgavkor, 1988; Hilborn and Mangel, 1997), because it can be used to determine confidence intervals for the parameters either jointly or individually. The confidence intervals for n parameters were estimated based on the χ^2 distribution with m degrees of freedom (Zar, 1974). For a single parameter p , the confidence interval (CI) is defined as all the values of p that satisfy the inequality (Polacheck *et al.*, 1993):

$$CI = 2[L(Y|p) - L(Y|p_{est})] < \chi^2_{1, 1-a}$$

where $L(Y|p_{est})$ is the log likelihood of the most likely value of p and $\chi^2_{1, 1-a}$ is the value of the chi-square distribution with one degree of

camarón, H_2 : La variabilidad en la población fue causada por la incertidumbre del verdadero valor del índice I_t (Hilborn y Walters, 1992).

La estimación de los parámetros r_o , K_o , δ_o y B_0 (biomasa inicial), dado el índice I_t (subíndice O es el error de observación), fue hecho usando la siguiente función de verosimilitud ($\ln L$) (Hilborn y Walters, 1992):

De los dos estimadores, dos importantes cantidades de manejo fueron calculadas: el máximo rendimiento sostenido (MSY), $MSY = rK/e \ln(K)$, y la biomasa en la cual se puede alcanzar el MSY (BMSY), $BMSY = K/e$ (Hilborn y Walters, 1992; Punt y Japp, 1994).

Se estimaron los intervalos de confianza de r y K para el modelo que mejor se ajustó a los datos (error de proceso o error de observación). Para estimar los intervalos de confianza, se utilizó el perfil de verosimilitud (Venzon y Moolgavkor, 1988; Hilborn y Mangel, 1997), ya que éste se puede usar para determinar los intervalos de confianza de los parámetros de forma conjunta o individualmente. Los intervalos de confianza para n parámetros fueron estimados basados en una distribución χ^2 con m grados de libertad (Zar, 1974). Para un solo parámetro p , el intervalo de confianza (CI) es definido como todos los valores de p que satisfacen la siguiente condición (Polacheck *et al.*, 1993):

donde $L(Y|p_{est})$ es el logaritmo de la verosimilitud del mejor valor de p y $\chi^2_{1, 1-a}$ es el valor de la distribución chi cuadrada con un grado de

freedom at a confidence level of $1-\alpha$. Thus, the 95% confidence interval for p encompasses all the values of p that are twice the difference between the log likelihood and the log likelihood of the best estimate of p , which is less than 3.84 (Kimura, 1981; Polacheck *et al.*, 1993; Morales-Bojórquez, 1999). Likelihood profiles were standardized. We used $L(Y|p_{est})$ as reference.

RESULTS

Brown shrimp stock has been assessed using process error and observation error estimators. The values of the parameters are given in table 2. The trend of the process error estimator for CPUE had a better fit than the observation error. Major discrepancies were observed between the real estimate of the biomass given by these approaches (figs. 3, 4). The process error estimator suggests that the stock was initially large, whereas the observation error estimator suggests the opposite.

The opposite trend of the biomass estimated with both estimators shows a convergence point in the 1985/86 fishing season (fig.4). Later, the estimators showed similar trends. However, the observation error showed an underestimation of the CPUE from 1976/77 to 1982/83, and an overestimation of the CPUE from 1983/84 to 1997/98 (fig. 3). The parameters estimated with the observation error estimator showed great uncertainty. The estimation of the CPUE using the process error presented a better fit to the data, showing less uncertainty in the estimate of the parameters. The likelihood profiles for r of the process error showed a confidence interval of 3.2 to 4.9 ($P < 0.05$) (fig. 5). The likelihood profile of K for the process error showed a confidence interval of 305 to 335 ($t \times 100$; $P < 0.05$) (fig. 6). The estimation of BMSY showed small differences between the two estimators used; however, the estimate of MSY with the process

libertad a un nivel de confianza $1-\alpha$. Así, el intervalo de confianza al 95% para p abarca todo los valores de p , que es dos veces la diferencia entre el logaritmo de la verosimilitud y el logaritmo de la verosimilitud del mejor estimado de p , que es menor de 3.84 (Kimura, 1981; Polacheck *et al.*, 1993; Morales-Bojórquez, 1999). Los perfiles de verosimilitud fueron normalizados; en este caso, se usó $L(Y|p_{est})$ como referencia.

RESULTADOS

La población de camarón café ha sido evaluada usando estimadores de error de proceso y error de observación. Los valores de los parámetros están en la tabla 2. La tendencia de la CPUE para el estimador del error de proceso tuvo un mejor ajuste que el del error de observación. Se observaron grandes diferencias entre la estimación actual de la biomasa dada por estos enfoques (figs. 3, 4). El estimador de error de proceso sugiere que la población fue inicialmente grande, mientras que el estimador de error de observación sugiere lo contrario.

La tendencia opuesta de la biomasa estimada con ambos estimadores muestra un punto de convergencia en la temporada de pesca 1985/86 (fig. 4). Posteriormente, los estimadores mostraron tendencias similares. Sin embargo, el error de observación mostró una subestimación de la CPUE desde la temporada de 1976/77 hasta la de 1982/83, y una sobrestimación de la CPUE desde 1983/84 hasta 1997/98 (fig. 3). Los parámetros estimados con el estimador de error de observación mostraron amplia incertidumbre. La estimación de la CPUE usando el error de proceso presentó un mejor ajuste a los datos, mostrando menos incertidumbre en la estimación de los parámetros. El perfil de verosimilitud para r del error de proceso mostró un intervalo de confianza de 3.2 a 4.9 ($P < 0.05$) (fig. 5). El perfil de verosimilitud para K del error de proceso mostró un

Table 2. Estimates of the parameters and quantities of management for brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) from the Gulf of California, Mexico: r = intrinsic rate of population growth, K = virgin population size or carrying capacity, q = catchability, σ = standard deviation, MSY = maximum sustainable yield and BMSY = biomass at which MSY will be achieved.

Tabla 2. Parámetros y cantidades de manejo estimados para el camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) del Golfo de California, México: r = tasa intrínseca de crecimiento de la población, K = tamaño de la población virgen o capacidad de carga, q = capturabilidad, σ = desviación estándar, MSY = máximo rendimiento sostenido y BMSY = biomasa en la cual el MSY será alcanzado.

Parameter	Observation error estimator	Process error estimator
r	2.50	4.06
K ($\times 100$ t)	328.63	319.12
q	0.31 E-4	0.23 E-4
σ	4.89 E-1	2.09 E-1
MSY ($\times 100$ t)	52.15	82.86
BMSY ($\times 100$ t)	120.90	117.46

error estimator was larger than the MSY estimated with the observation error estimator (table 2).

DISCUSSION

We used nominal effort as the number of vessels per fishing season. First, we standardized effort by considering effort-averaging methods. However, this approximation was not successful. Regarding this method, Polacheck *et al.* (1993) concluded that effort-averaging methods provide poor approximations when used as standardization methods. Díaz de León-Corral (1993) considered engine power (horsepower) as a measure to standardize catching power. We consider that this measure does not properly represent variations in the fishing effort applied, because trawler nets always use a speed of 3 to 6 knots for efficient fishing. Some alternative measures for fishing effort in the shrimp fishery are the number of trips and number of trip days. The

intervalo de confianza de 305 a 335 ($t \times 100$; $P < 0.05$) (fig. 6). Entre los dos estimadores utilizados, la estimación de BMSY mostró pequeñas diferencias; sin embargo, el estimado de MSY con el estimador de error de proceso fue más grande que el MSY calculado con el estimador de error de observación (tabla 2).

DISCUSIÓN

Se usó el esfuerzo nominal como el número de barcos por temporada de pesca. Primero, se estandarizó el esfuerzo considerando métodos de esfuerzo promedio. Sin embargo, esta aproximación no fue exitosa. Sobre este método, Polacheck *et al.* (1993) concluyeron que los métodos de esfuerzo promedio dan una pobre aproximación cuando se utilizan como métodos de normalización. Díaz de León-Corral (1993) consideró la potencia del motor (caballos de fuerza) como una medida para normalizar el poder de pesca. Se consideró que esta medida no representó apropiadamente las

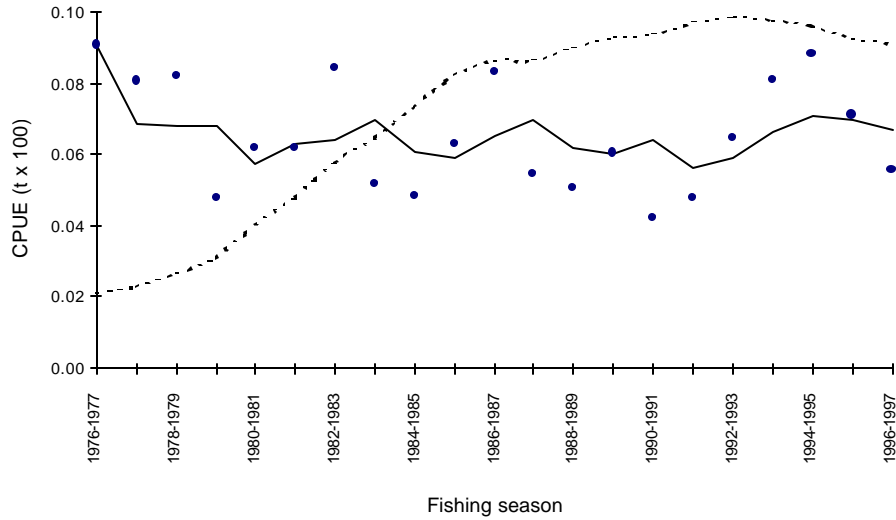


Figure 3. Estimation of CPUE with the process error estimator (solid line) and observation error estimator (dotted line). The points show the observed CPUE.

Figura 3. Estimaciones de CPUE con el estimador de error de proceso (línea sólida) y estimador de error de observación (línea punteada). Los puntos muestran la CPUE observada.

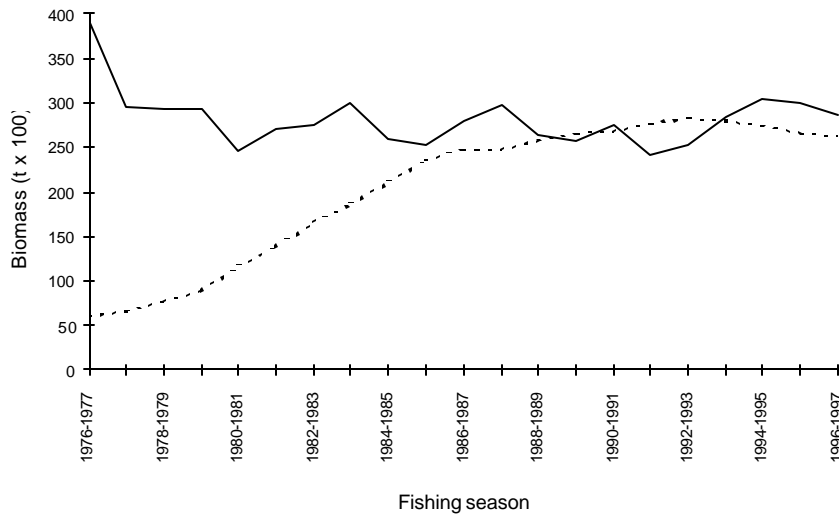


Figure 4. Biomass estimated with the process error estimator (solid line) and observation error estimator (dotted line).

Figura 4. Biomasa estimada con el estimador de error de proceso (línea sólida) y estimador de error de observación (línea punteada).

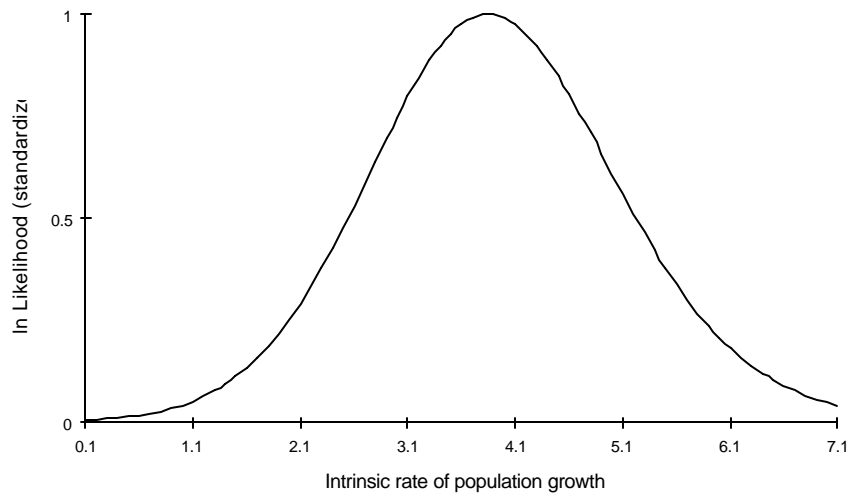


Figure 5. Likelihood profile standardized for the intrinsic rate of population growth (r) of the process error estimator.

Figura 5. Perfil de verosimilitud normalizado para la tasa intrínseca de crecimiento de la población (r) del estimador de error de proceso.

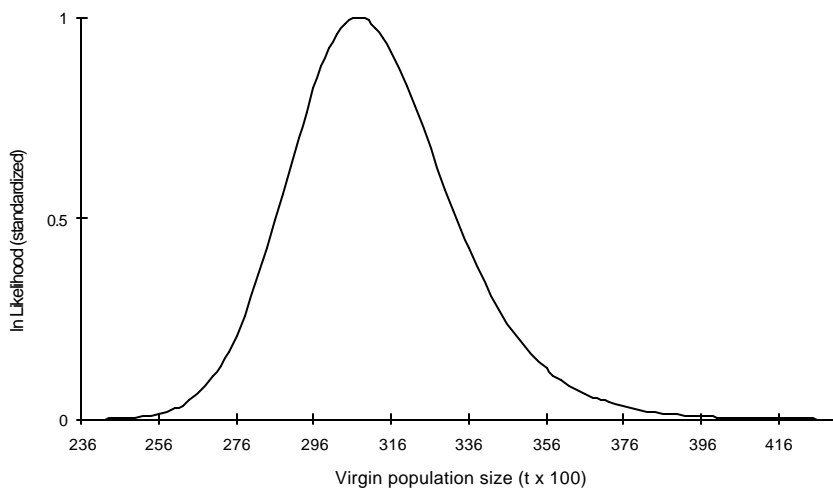


Figure 6. Likelihood profile standardized for the virgin population size (K) of the process error estimator.

Figura 6. Perfil de verosimilitud normalizado para el tamaño de la población virgen (K) del estimador de error de proceso.

main disadvantage of these two measures is the great variability in the length of the trip (number of trips). One trip can vary between 3 and 20 days, depending on the decrease in yield during the fishing season. When the number of trip days is used, the main problem is that 20 trip days is not necessarily 20 fishing days. The best measure of fishing effort in shrimp fisheries is trawler time; however, in the brown shrimp fishery of the Gulf of California, this information is not available for all fishing seasons. In this paper, we consider the number of vessels as the only reliable measure and the nominal effort was analyzed. Atran and Loesch (1995) report an example of this approach.

For species such as penaeids with a short life span, where the annual catch depends almost entirely on a one-year-class recruited during the year, analysis of the interannual variations in abundance and the establishment of predictive models are essential for the rational exploitation of the resource. The consequences of such variations for the efficacy of different potential management measures are important. The interpretation of the interannual variation in the biomass of *F. californiensis* analyzed two hypotheses of the structure of the error in the biomass dynamic model. The trend of the estimate of the CPUE using the process error estimator was better than that using the observation error estimator.

The acceptance of the hypothesis of the process error assumes that the fluctuations in CPUE are caused by external variations in the model. These variations can be changes in the size-structure of the shrimp population, changes in the natural mortality, variations in the fecundity or recruitment, and changes in the environment (García, 1984; Gracia, 1989; Criales and Lee, 1995). Although there are different sources of perturbation in the model, the perturbation factor can be modeled by assuming that the magnitude of its effect is

variaciones en el esfuerzo de pesca aplicado, ya que las redes de arrastre usan para una pesca eficiente una velocidad de 3 a 6 nudos. Algunas medidas alternativas de esfuerzo pesquero en la pesquería de camarón son el número de viajes y el número de días de viaje. Estas dos medidas tienen como principal desventaja la alta variabilidad en la duración del viaje (número de viajes). Un viaje varía entre 3 y 20 días, dependiendo de la disminución en rendimiento dentro de la temporada de pesca. Cuando es usado el número de días de viaje, el mayor problema es que 20 días de viaje no es necesariamente 20 días de pesca. La mejor medida de esfuerzo pesquero en la pesquería de camarón es el tiempo de arrastre; sin embargo, en la pesquería de camarón del Golfo de California, esta información no está disponible para todas las temporadas de pesca. En este trabajo, se consideró el esfuerzo nominal y se analizó el número de barcos como la única medida confiable. Atran y Loesch (1995) mencionan un ejemplo de este enfoque.

Para especies como los peneidos con ciclo de vida corto, donde la captura anual depende casi enteramente de la clase anual reclutada durante el año, el análisis de variaciones anuales en abundancia y el establecimiento de modelos predictivos son esenciales para la explotación racional del recurso. Las consecuencias de tales variaciones para la eficacia de diferentes medidas potenciales de manejo son importantes. La interpretación de la variación anual en la biomasa de *F. californiensis* analizó dos hipótesis de la estructura del error en el modelo dinámico de biomasa. La tendencia del estimado de la CPUE utilizando el estimador de error de proceso fue mejor que el modelo usando el estimador del error de observación.

La aceptación de la hipótesis de error de proceso supone que las fluctuaciones en la CPUE son causadas por variaciones externas al modelo. Estas variaciones pueden ser cambios en la estructura de tallas de la población de

normally distributed around a mean value. Therefore, large fluctuations away from the mean are less likely than small ones. The magnitude and frequency of the perturbations are linked by just one variable in this type of model, the standard deviation of the curve (white noise) (Beddington and May, 1977; Pitcher and Hart, 1982). In our analysis, the σ estimated using the process error was smaller than the value estimated using the observation error (table 2).

The trawl fishery for this species has exhibited fluctuations in total catch, from 3900 t during 1976/77 to 1500 t during 1990/91, increasing to almost 4000 t in 1997/98. These catch records show that they are less than the value of MSY estimated with the process error estimator. Part of this variation in catch can be attributed to fluctuations in fishing effort; the number of vessels decreased from almost 500 in 1979/80 to 300 in 1993/94 (fig. 2). An overcapitalization of the fishery has been recognized, and this situation can regulate the access to the fishery (López-Martínez *et al.*, 2000b). Another hypothesis assumes that these fluctuations have been attributed to a combination of changes in environmental factors affecting recruitment and rapid fishery development in response to dominant year-classes. Possibly, the most influential factor is the variation in survival from the early larval stages to the age of recruitment (Aldrich *et al.*, 1968; Rothlisberg *et al.*, 1983; Gracia, 1989; Del Valle, 1989).

Observations in the recruitment of other penaeid stocks has been shown to fluctuate widely in response to changes in the environment (Geibel and Heimann, 1976; Gracia, 1989; Ehrhardt and Legault 1999). Rothlisberg (1975) suggested an early critical period for ocean shrimp during which survival can be strongly influenced by sea temperature. Rothlisberg and Miller (1983) also demonstrated a significant positive corre-

camarón, cambios en la mortalidad natural, variaciones en la fecundidad o reclutamiento y cambios en el ambiente. (García, 1984; Gracia, 1989; Criales y Lee, 1995). Aunque hay varias fuentes de perturbación en el modelo, los factores de perturbación pueden ser modelados por suponer que la magnitud de su efecto está normalmente distribuido alrededor de un valor medio. De esta forma, grandes fluctuaciones desde el valor medio son menos probables que variaciones más pequeñas. La magnitud y frecuencia de las perturbaciones en este tipo de modelo están ligadas a una sola variable, la desviación estándar de la curva (ruido blanco) (Beddington y May, 1977; Pitcher y Hart, 1982). En el análisis, el estimado de σ utilizando el error de proceso fue más pequeño que el valor estimado usando el error de observación (tabla 2).

La pesquería de arrastre para esta especie ha mostrado fluctuaciones en la captura total, desde 3900 t durante 1976/77 hasta 1500 t en 1990/91, e incrementando a casi 4000 t en 1997/98. Estos registros de captura muestran que son menores al valor del MSY estimado con el estimador del error de proceso. Algunas de estas variaciones en captura pueden ser atribuibles a fluctuaciones en el esfuerzo de pesca, observándose un decremento de casi 500 barcos en 1979/80 a 300 barcos en 1993/94 (fig. 2). Una sobrecapitalización ha sido reconocida en la pesquería y esta situación puede regular la entrada a la pesquería (López-Martínez *et al.*, 2000b). Otra hipótesis supone que estas fluctuaciones han sido atribuidas a una combinación de cambios en factores ambientales, afectando el reclutamiento y el rápido desarrollo de la pesquería en respuesta a clases anuales dominantes. Posiblemente, el factor de mayor influencia es la variación en la supervivencia de los estadios larvarios tempranos a la edad de reclutamiento (Aldrich *et al.*, 1968; Rothlisberg *et al.*, 1983; Gracia, 1989; Del Valle, 1989).

lation between upwelling on the Oregon coast and larval survival estimated from commercial landing data. Given the increased temperature tolerance of later-stage larvae and their tendency to live at greater depth, with this model the authors predicted a failure in recruitment. The failure of the subsequent year-class suggested that the intensity of the spring transition, as reflected in sea levels, may have an important influence on recruitment (Hannah, 1993).

Another hypothesis is related to the change in catching power. This problem is common in stock assessment with the biomass dynamic model, because the principal assumption is that catchability remains constant over time (McAllister and Kirkwood, 1998). The first assumption about CPUE data may be unreasonable for a variety of reasons. For example, as indicated before, q may increase temporarily as fishermen become more knowledgeable about the resource and how to exploit it, and q may also be a nonlinear function of stock size (Atran and Loesch, 1995; Tanaka 1997). We analyzed 22 fishing seasons. The variation in catchability can be the greatest source of error in stock assessment based on CPUE with constant catchability (Ricker, 1975; Hilborn and Walters, 1992; Atran and Loesch, 1995; Ye and Mohammed, 1999).

The divergent opinions can be partially related to the length of the time-series available. The possible short-term interannual variations (or noise) must be differentiated from long-term variations. When a short series of data is available, the development process of a fishery that is not yet stabilized, and is therefore not apparent, often masks the long-term variations. This fact can be confused with variations related to fishing effort, thus completely biasing the CPUE-effort relation and the resulting assessment. There are sufficient indications to show that annual shrimp production varies from year to year in relation to large-

Observaciones en el reclutamiento de otras poblaciones de peneidos han mostrado amplias fluctuaciones en respuesta a cambios en el ambiente (Geibel y Heimann, 1976; Gracia, 1989; Ehrhardt y Legault 1999). Rothlisberg (1975) sugirió un periodo temprano crítico para el camarón oceánico, durante el cual la supervivencia puede ser influenciada fuertemente por la temperatura del mar. Rothlisberg y Miller (1983) demostraron también una correlación positiva significativa entre las surgencias de las costas de Oregon y la supervivencia larval estimada de datos comerciales de captura. Dado el incremento a la tolerancia de la temperatura de los estadios larvarios tardíos y su tendencia a vivir a grandes profundidades, con este modelo los autores predicen una falla en el reclutamiento. La falla de las posteriores clases anuales sugirió que la intensidad de la transición de primavera se reflejó en el nivel del mar, lo que pudo tener una importante influencia en el reclutamiento (Hannah, 1993).

Otra hipótesis está relacionada con cambios en el poder de pesca. Este problema es común en la evaluación de poblaciones con modelos de biomasa dinámicos, porque la principal suposición es que la capturabilidad permanece constante en el tiempo (McAllister y Kirkwood, 1998). La primera suposición sobre los datos de CPUE pueden no ser razonable por diversas causas. Por ejemplo, como se indicó antes, q puede incrementarse temporalmente conforme los pescadores tienen más conocimiento sobre el recurso y como explotarlo, y q puede ser también una función lineal que dependa del tamaño de la población (Atran y Loesch, 1995; Tanaka 1997). Se analizaron 22 temporadas de pesca y la variación en capturabilidad puede ser la fuente de error más grande en la evaluación de la población que se basa en CPUE con capturabilidad constante (Ricker, 1975; Hilborn y Walters, 1992; Atran y Loesch, 1995; Ye y Mohammed, 1999).

scale climatic factors (Barrett and Ralph, 1977; Lluch-Belda, 1977; Da Silva, 1986; Del Valle, 1989; Solana and Arreguín-Sánchez, 1993; Sheridan, 1996).

The mechanisms are complex and involve several parameters, such as fecundity, recruitment, growth, survival and catchability (García and Le Reste, 1981). Apparently, the variations in the biomass and CPUE estimated with the process error estimator can suggest a biological hypothesis of the effect of the environment on the changes of the population and the trends of CPUE of *F. californiensis*. Specifically, we assume that extraordinary events of interannual scale, such as El Niño, can cause biological changes, which could be observed in the catch (Valenzuela-Quiñones, 1998; Lluch-Cota *et al.*, 1999; López-Martínez *et al.*, 2000a). An analysis considering the environmental variability could define this relation, explaining the main biological processes that can affect the yield in the shrimp fishery.

ACKNOWLEDGEMENTS

The first author thanks Antonio Díaz de León-Corral, President of the National Fisheries Institute, and Pablo Arenas-Fuentes, Director of Fisheries, for their support during an academic stay with Ray Hilborn at the School of Fisheries of the University of Washington. We thank the Centro Regional de Investigación Pesquera Guaymas for support in obtaining statistical data on brown shrimp, and especially Iván Rivera-Parra and Alma Rosa García for the information on the 1996/97 and 1997/98 fishing seasons. The second author was supported by the Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, shrimp project RM-8. Ellis Glazier from CIBNOR, S.C., edited the English-language version of this paper.

Las opiniones divergentes pueden estar parcialmente relacionadas al tamaño de la serie de tiempo disponible y a las posibles variaciones anuales de corto plazo (o ruido) que deben diferenciarse de las variaciones de largo plazo. Cuando una serie corta de datos está disponible, el proceso de desarrollo de una pesquería no está estabilizada todavía y, por consiguiente no están claras las variaciones a largo plazo. Este hecho puede confundirse con variaciones relacionadas con el esfuerzo de pesca, sesgando completamente la relación de la CPUE-esfuerzo y la evaluación resultante. Hay indicadores suficientes para mostrar que la producción de camarón varía de año en año con respecto a los factores climáticos de gran escala (Barrett y Ralph, 1977; Lluch-Belda, 1977; Da Silva, 1986; Del Valle, 1989; Solana y Arreguín-Sánchez, 1993; Sheridan, 1996).

Los mecanismos son complejos e involucran varios parámetros, como fecundidad, reclutamiento, crecimiento, supervivencia y capturabilidad (García y Le Reste, 1981). Apparently, las variaciones en la biomasa y CPUE estimada con el estimador de error de proceso puede sugerir una hipótesis biológica del efecto del ambiente en los cambios de la población y las tendencias de CPUE de *F. californiensis*. Específicamente, nosotros asumimos que eventos extraordinarios de escala anual, como El Niño, pueden causar cambios biológicos, que podrían observarse en la captura (Valenzuela-Quiñones, 1998; Lluch-Cota *et al.*, 1999; López-Martínez *et al.*, 2000a). Un análisis considerando la variabilidad ambiental podría definir esta relación, explicando los principales procesos biológicos que pueden afectar el rendimiento en la pesquería de camarón.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece a Antonio Díaz de León-Corral, Presidente del Instituto Nacional

REFERENCES

- Aldrich, D.V., Wood, C. and Baxter, K. (1968). An ecological interpretation of low temperature response in *Penaeus aztecus* and *Penaeus setiferus* postlarvae. *Bull. Mar. Sci.*, 18: 61–71.
- Atran, S.M. and Loesch, J.G. (1995). An analysis of weekly fluctuations in catchability coefficients. *Fish. Bull.*, 93: 562–567.
- Barrett, B. and Ralph, E. (1977). Environmental conditions relative to shrimp production in coastal Louisiana along with shrimp catch data for the Gulf of Mexico. *Dept. Wildlife Fisheries, Tech. Bull.* (26): 24 pp.
- Beddington, J. and May, R.M. (1977). Harvesting populations in a randomly fluctuating environment. *Science*, 197: 463–465.
- Criales, M. and Lee, N. (1995). Larval distribution and transport of penaeid shrimp during the presence of the Tortugas Gyre in May–June 1991. *Fish. Bull.*, 93: 471–482.
- Da Silva (1986). River runoff and shrimp abundance in a tropical coastal ecosystem. The example of the Safala Bank (central Mozambique). *NATO, ASI Ser.*, 67: 32 pp.
- Del Valle, L.I. (1989). Estrategia de producción y explotación en una laguna costera de México. Tesis de doctorado, Universidad Politécnica de Cataluña, España, 265 pp.
- Díaz de León-Corral, J.A. (1993). Exploitation and management of the shrimp fishery from Sinaloa, Mexico. Ph.D. dissertation, Imperial College, London, 319 pp.
- Ehrhardt, N.M. and Legault, C.M. (1999). Pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* recruitment variability as an indicator of Florida Bay dynamics. *Estuaries*, 22(2B): 471–483.
- García, S. (1984). A note on environmental aspects of penaeid shrimp biology and dynamics. In: J.A. Gulland and B.J. Rothschild (eds.), *Penaeid Shrimp. Their Biology and Management*. Fishing News Books, pp. 268–271.
- García, S. and Le Reste, L. (1981). Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.* (203): 215 pp.
- Geibel, J.J. and Heimann, R. (1976). Assessment of ocean shrimp management in California de la Pesca, y a Pablo Arena-Fuentes, Director de Pesquerías, su apoyo durante una estancia académica con Ray Hilborn en la Escuela de Pesquerías de la Universidad de Washington. Agradecemos al Centro Regional de Investigación Pesquera de Guaymas por el apoyo en la obtención de los datos estadísticos de camarón café, y especialmente a Iván Rivera-Parra y Alma Rosa García por la información de las temporadas de pesca 1996/97 y 1997/98. El segundo autor fue financiado por el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, proyecto camarón RM-8. Ellis Glazier del CIBNOR, S.C., editó la versión en inglés de este trabajo.
- resulting from widely fluctuating recruitment. *Calif. Fish Game*, 62(4): 255–273.
- Gracia, A. (1989). Relationship between environmental factors and white shrimp abundance in the southwestern Gulf of Mexico. *Anales Inst. Cien. Mar Limnol. UNAM*, 16(1): 171–182.
- Hannah, R.W. (1993). Influence of environmental variation and spawning stock levels on recruitment of ocean shrimp (*Pandalus jordani*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 612–622.
- Hilborn, R. and Walters, C. (1992). *Quantitative Fisheries Stock Assessment. Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York, 570 pp.
- Hilborn, R. and Mangel, M. (1997). *The Ecological Detective. Confronting Models with Data*. Monographs in Population Biology. Princeton Academic Press, 315 pp.
- Kimura, D.K. (1981). Standardized measures of relative abundance based on modeling log (CPUE), and the application to Pacific Ocean perch (*Sebastes alutus*). *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 39: 211–218.
- Luch-Belda, D. (1977). Diagnóstico, modelo y régimen óptimo de la pesquería de camarón de altamar del noroeste de México. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional, México, 430 pp.

Traducido al español por los autores.

- Lluch-Cota, D.B., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S.E., López-Martínez, J., Nevárez-Martínez, M.O., Ponce-Díaz, G., Salinas-Zavala, C.A., Vega-Velázquez, A., Lara-Lara, J.R., Hammann, M.G. y Morales, J. (1999). Las pesquerías y El Niño: Impactos de El Niño en el sector pesquero. En: R.V.O. Magaña (ed.), Impactos de El Niño en México. SG-UNAM-IAI-CONACYT, México, pp. 137–178.
- López-Martínez, J., Lluch-Cota, D.B., Arreguín-Sánchez, F. and Hernández-Vázquez, S. (2000a). Population dynamics of brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in the Gulf of California as related to El Niño events. In: W.S. Wooster, P.H. LeBlond, R.L. Allen, B.M. Leaman, L.L. Low and M.F. Tillman (eds.), Beyond El Niño: A Conference on Pacific Climate Variability and Marine Ecosystems Impacts, from the Tropics to the Arctic. La Joya, California, 23–26 March, 98 pp.
- López-Martínez, J., Morales-Bojórquez, E., Paredes-Mallón, F., Lluch-Belda, D. y Cervantes, C. (2000b). La pesquería de camarón de alta mar en Sonora. En: D. Lluch-Belda, J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz (eds.), Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. CIBNOR-CICIMAR-CONACYT, México (en prensa).
- Magallón-Barajas, F. (1987). The Pacific shrimp fishery of Mexico. CalCOFI Rep., 28: 43–52.
- Mathews, C.P. and Samuel, M. (1991). Management and research strategies of Kuwait's trawl fisheries. In: N. Daan and M.P. Sissenwine (eds.), Multispecies Models Relevant to Management of Living Resources. ICES, Mar. Sci. Symp. 193, pp. 330–340.
- McAllister, M.K. and Kirkwood, G.P. (1998). Using Bayesian stock decision analysis to help achieve a precautionary approach for managing developing fisheries. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55: 2642–2661.
- Morales-Bojórquez, E. (1999). Análisis del error de proceso y de observación en la estimación del reclutamiento de la sardina del Pacífico, *Sardinops sagax caeruleus* (Girard), en la costa suroeste de la península de Baja California, México. Ciencias Marinas, 25(4): 597–608.
- Morales-Bojórquez, E. and López-Martínez, J. (1999). The brown shrimp fishery in the Gulf of California, Mexico. CalCOFI Rep., 40: 28.
- Pitcher, T. and Hart, P.J.B. (1982). Fisheries Ecology. Chapman and Hall, UK, 414 pp.
- Polacheck, T., Hilborn, R. and Punt, A. (1993). Fitting surplus production models: Comparing methods and measuring uncertainty. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 50: 2597–2607.
- Pope, J.G. and Shepherd, J.G. (1985). A comparison of the performance of various methods for tuning VPAs using effort data. J. Cons. Int. Explor. Mer., 42: 129–151.
- Punt, A. (1992). Selecting management methodologies for marine resources, with an illustration for southern African hake. S. Afr. J. Mar. Sci., 12: 943–958.
- Punt, A. (1994). Assessment of the stocks of Cape hake (*Merluccius* spp.) off South Africa. S. Afr. J. Mar. Sci., 14: 159–186.
- Punt, A. and Hilborn, R. (1996). Biomass dynamic models. User's manual. FAO Computerized Information Ser. (Fisheries), Rome, No. 10, 62pp.
- Punt, A. and Japp, D.W. (1994). Stock assessment of the kingklip (*Genypterus capensis*) resource off South Africa. S. Afr. J. Mar. Sci., 14: 133–149.
- Ricker, W.E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can., 191: 382 pp.
- Rodríguez de la Cruz, M.C. (1976). Fundamentos y consideraciones para definir la temporada de veda en alta mar, para el camarón del Pacífico mexicano durante 1978. Departamento de Pesca, Instituto Nacional de la Pesca, México, 17pp.
- Rothlisberg, P.C. (1975). Larval ecology of *Pandalus jordani* Rathbun. Ph.D. dissertation, Oregon State University, Corvallis, 117 pp.
- Rothlisberg, P.C., Church, J.A. and Forbes, A. (1983). Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. J. Mar. Res., 41: 311–538.
- Rothlisberg, P.C. and Miller, C.B. (1983). Factors affecting the distribution, abundance, and survival of *Pandalus jordani* (Decapoda, Pandalidae) larvae off the Oregon coast. Fish. Bull., 81(3): 455–472.

- Sheridan, P. (1996). Forecasting the fishery for pink shrimp, *Penaeus duorarum*, on the Tortugas Grounds, Florida. Fish. Bull., 94: 743–755.
- Solana, S.R. y Arreguín-Sánchez, F. (1993). Cambios estacionales de la abundancia del camarón café (*Penaeus aztecus*) de la zona noroccidental del Golfo de México y su relación con parámetros ambientales. Ciencias Marinas, 19(2): 155–168.
- Sullivan, K.J. (1991). The estimation of parameters of the multispecies production model. ICES, Mar. Sci. Symp., 193: 185–193.
- Tanaka, E. (1997). A model of catchability of developing fishery. Fish. Sci., 63(4): 496–502.
- Valenzuela-Quñones, W. (1998). Variación y composición específica de las capturas de camarón en el noroeste del Pacífico mexicano: Temporadas de pesca de 1989–90 a 1994–95. Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, 47 pp.
- Venzon, D.J. and Moolgavkar, S.H. (1988). A method for computing profile-likelihood-based confidence intervals. Appl. Stat., 37: 87–94.
- Ye, Y. and Mohammed, H.M.A. (1999). An analysis of variation in catchability of green tiger prawn, *Penaeus semisulcatus*, in waters off Kuwait. Fish. Bull., 97: 702–712.
- Yimin, Y. and Rosenberg, A.A. (1991). A study of the dynamics and management of the hairtail fishery, *Trichiurus haumela*, in the East China Sea. Aquat. Living Resources, 4(2): 66–75.
- Zar, J.H. (1974). Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 718 pp.