



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magíster en Ciencias Mención Pesquerías

ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DEL CAMARÓN DE AGUAS PROFUNDAS Y SU RELACIÓN CON LAS CONDICIONES DEL HÁBITAT A LO LARGO DE LA COSTA DEL PACÍFICO DE COLOMBIA



ALFREDO LUIS RODRIGUEZ JIMENEZ
CONCEPCIÓN-CHILE
2012

Profesor Guía: Luis A. Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

La presente tesis se realizó en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción y ha sido aprobada por la siguiente Comisión Evaluadora:

Profesor Guía

Dr. (C) Luis A. Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora

Dr. (C) Luis A. Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción



Dr. Javier A. Díaz Ochoa
Departamento de Ciencias y Recursos Naturales
Universidad de Magallanes

M.Sc. Rubén Alarcón Muñoz
Centro de Estudios Pesqueros
CEPES

Director del Programa

Dr. Leonardo Castro Cifuentes
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dedicatoria especial a la memoria de **Kelly Katherine Acevedo Urzola** (Q.E.P.D),
por su valiosa amistad y cariño.

A toda mi familia, quienes siempre me han brindado su
apoyo y amor incondicional.



A mis amigos, por su comprensión y apoyo constante.

AGRADECIMIENTOS

A mi profesor guía Dr. (C) Luis A. Cubillos por su gran apoyo y valiosos aportes en la dirección de esta tesis.

A la Dirección de Postgrados de la Universidad de Concepción, por su apoyo con la beca de la Escuela de Graduados.

Al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” (INVEMAR), por su apoyo con el fondo de becas Henry von Prael.

Al Programa Magíster en Ciencias con Mención Pesquerías, por brindarme la oportunidad de realizar estudios de postgrado.

A los Docentes del Programa Magíster en Ciencias con Mención Pesquerías, por su gran contribución en mi formación académica y científica.

A la Dra. Claudia Sánchez y Dr. Mario Rueda, por su gran contribución y apoyo para culminar los estudios de postgrado.

Al Dr. Jorge Paramo y Dra. Luisa Espinosa, por el incentivo y motivación para continuar con los estudios de postgrado.

A mis compañeros del Magíster, especialmente a, Gabriela Medina y Javier Porobic por su valiosa amistad y por aquellas interminables jornadas de estudio.

Al Grupo de Investigación Pesquera del INVEMAR en la Sede Pacífico, especialmente a, Farit Rico, Wilberto Angulo y Alexander Girón, por su contribución en los cruceros de investigación.

Al Dr. Javier Díaz Ochoa y Dra. Gloria Sánchez, por su amistad, apoyo y cariño durante mi permanencia en Chile.

A la M.Sc. Mónica Barros, por brindarme su amistad y valiosos consejos, gracias “Moka”.

A la Srta. Cecilia Briceño, por su amistad y colaboración en todos los procesos académicos y administrativos de la Universidad de Concepción.

A Claudio Castillo, por su amistad y colaboración.

A Dios, por su bendición y guiarme siempre por el camino correcto.

Por último, a todas aquellas personas que directa o indirectamente contribuyeron al alcance de este logro.

RESUMEN

La estructura espacial de variables asociadas con la dinámica poblacional de recursos marinos y los factores ambientales relacionados con cambios en su distribución, constituyen un aspecto fundamental para el manejo pesquero. Los camarones penaeidos son crustáceos de alto valor comercial y son reconocidos por su complejo ciclo de vida que incluye periodos en áreas estuarinas y oceánicas, y su preferencia por condiciones particulares del hábitat. En la actualidad, en el Pacífico colombiano el Camarón de Aguas Profundas (CAP) se valora como un recurso con alto potencial pesquero, y por lo tanto, se considera objetivo en la pesquería de arrastre.

En este estudio se evaluó la estructura espacial de la captura por unidad de área (CPUA), la talla media captura y el número de hembras maduras para dos especies de CAP, *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris* en función de condiciones ambientales como: Profundidad de la columna del agua, concentración de fitoplancton en el agua superficial, temperatura del agua de fondo, tipo de sustrato, contenido de materia orgánica y latitud. La estructura espacial fue analizada mediante técnicas geoestadísticas mientras que la relación con variables ambientales se analizó a través de Modelos Aditivos Generalizados. Estos análisis se llevaron a cabo para dos estaciones del año: (a) enero-febrero cuando ocurre la surgencia en la Ensenada de Panamá debido al predominio de los vientos Alisios del noreste y (b) mayo-junio, periodo en el cual predominan los vientos Alisios del sureste. La talla media de madurez ($LT_{50\%}$) se estimó usando una función binomial ajustada por el método de verosimilitud máxima.

Los patrones de distribución espacial identificados mostraron que *S. agassizi* y *F. brevirostris* se localizaron en enero-febrero hacia la zona norte del Pacífico colombiano. En contraste, a mediados del año estas especies se localizan generalmente hacia latitudes medias (4°N – 5.5°N), lo cual puede manifestar un patrón migratorio de camarones adultos en sentido sur-norte al inicio del año, cuando ocurre el enfriamiento del agua ($<13^{\circ}\text{C}$) y aumenta la productividad. Estos factores al parecer modulan la estrategia reproductiva por la disponibilidad de alimento para los estados larvales.

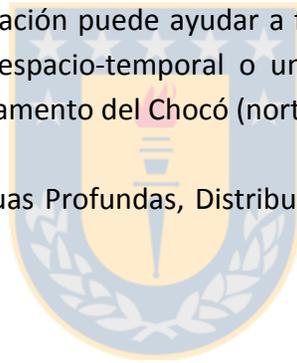
En general, las tallas mayores se ubicaron hacia la zona norte y tallas menores en la zona centro-sur, lo cual explica la diferencia en la selección del hábitat entre adultos y juveniles. En este sentido, se conoce que la zona centro-sur del Pacífico colombiano tiene una plataforma más extensa con áreas de manglar y estuarinas a lo largo del borde costero. Estas características pueden ser importantes para el asentamiento de estados juveniles, debido a que esta zona ofrece disponibilidad de alimento y el refugio para los camarones, lo cual es fundamental para la sobrevivencia, el crecimiento y el éxito del reclutamiento.

La temperatura, la profundidad y materia orgánica fueron los predictores ambientales más significativos y que mejor explicaron la estructura espacial del camarón. La temperatura del agua es un indicador de disponibilidad de alimento durante el periodo de surgencia. El rango de profundidad está relacionado a la preferencia por un sustrato específico, particularmente el tipo de sedimento y contenido de materia orgánica que son determinantes para el desarrollo de larvas y juveniles.

La $LT_{50\%}$ en la especie *S. agassizi* se estimó en 116.0 mm LT y se encontró por encima de la talla media de captura reportada de estudios recientes en 108.0 mm LT. Este panorama indica un riesgo para la fracción reproductiva de camarón. Lo anterior ocurre como consecuencia de la baja selectividad y la escasa innovación tecnológica de las redes de arrastre que operan en la pesquería, las cuales tienden a maximizar la captura de individuos que no han alcanzado a reproducirse por primera vez.

Los resultados sugieren que las variables ambientales modulan la estructura espacial del CAP, y además, que la zona norte reúne condiciones favorables para una potencial área de desove en el Pacífico colombiano. Esta información puede ayudar a fortalecer las estrategias de manejo, mediante el diseño de una veda espacio-temporal o un área para la protección del stock desovante hacia el norte del departamento del Chocó (norte de la cuenca).

PALABRAS CLAVE: Camarón de Aguas Profundas, Distribución Espacial, Ambiente, Pesquerías, Pacífico Colombiano.



ABSTRACT

The spatial structure of variables associated with the population dynamics of marine resources and environment factors responsible for changes in the distribution, is a key aspects for fisheries management. The penaeid shrimp are crustaceans of high commercial value and are recognized for their complex life cycle that includes periods in ocean and estuarine areas, and also by the preference of habitat conditions. In the Colombian Pacific the Deep Water Shrimp (DWS) is valued as a resource with high potential for fishing, and therefore considered objective in the trawl fishery.

In this study was evaluated the spatial structure of the catch per unit area (CPUA), mean size and number of mature females in two species of DWS, *Solenocera agassizi* and *Farfantepenaeus brevirostris*, and its relationship with environmental conditions: depth water column, surface phytoplankton, bottom temperature, substrate type, organic matter content and latitude. The spatial structure was analyzed using geostatistical techniques and the relationship with the environment through Generalized Additive Models. Analyses were conducted for two seasons: (a) January-February when the upwelling occurs in the Ensenada of Panama due to the predominance of trade winds from the northeast and (b) May-June, period which is dominated by southeast trade winds. The mean size of maturity ($LT_{50\%}$) was estimated using a binomial-based likelihood function.

The spatial distribution patterns showed that *S. agassizi* and *F. brevirostris* was localized between January-February in the north zone of the Colombian Pacific. In contrast, mid-year species are generally located at latitude (4°N – 5.5°N), which may show a migration pattern of adult shrimp in south-north direction at the beginning of the year, when the cooling water occurs ($<13^{\circ}\text{C}$) and increased productivity in the area. These factors modulate the reproductive strategy by the availability of food for the larval stages.

In general, the larger sizes were located to the north zone and smaller sizes in the central-south, which explains the difference in habitat selection between adults and juveniles. In this context, is well known that the central-south zone Colombian Pacific has a larger shelf with mangrove and estuarine areas along the coastline. These characteristics may be important for the settlement of juvenile stages, due that this area provide conditions for the availability of food and shelter for shrimp, which is fundamental for the survival, growth and recruitment success.

The bottom temperature, depth and organic matter were the most significant environmental predictors and that best explained the spatial structure of the shrimp. The water temperature is an indicator of food availability during the period of upwelling. The depth range is related to the

preference for a specific substrate, particularly the type of sediment, organic matter content which are determinant for the development of larvae and juveniles.

The $LT_{50\%}$ in the species *S. agassizi* was estimated at 116.0 mm TL and was above the mean catch size reported in recent studies in 108.0 mm TL. This scenario indicates a risk to the reproductive fraction of shrimp. This occurs due to the low selectivity and limited technology innovation trawls operating in the fishery, which maximize the capture of individuals who have failed to reproduce for the first time.

The results suggest that environmental variables modulate the spatial structure of the DWS, and further, that the north zone has favorable conditions for a potential spawning area in the Colombian Pacific. This information can help develop management strategies, through the design an spatial-temporal fishing closures or a protected area to protect the spawning stock to the north of Chocó Department (northern basin).

KEY WORDS: Deep Water Shrimp, Spatial Distribution, Environment, Fisheries, Colombian Pacific Sea.



ÍNDICE GENERAL

	Pág.
RESUMEN	5
ABSTRACT	7
INTRODUCCIÓN GENERAL	14
OBJETIVO GENERAL	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
HIPÓTESIS	18
METODOLOGÍA GENERAL	19
1. ÁREA DE ESTUDIO	19
2. DISEÑO DE MUESTREO	19
3. MADUREZ SEXUAL	21
4. ANÁLISIS GEOESTADÍSTICO	21
5. MODELOS ADITIVOS GENERALIZADOS	22
CAPÍTULO I: AGREGACIÓN REPRODUCTIVA DEL CAMARÓN DE AGUAS PROFUNDAS <i>SOLENOCERA AGASSIZI</i> (CRUSTACEA: DECAPODA) EN EL PACÍFICO COLOMBIANO	24
RESUMEN	25
1. INTRODUCCIÓN	26
2. MATERIALES Y MÉTODOS	27
2.1. Área de estudio	27
2.2. Diseño de muestreo	28
2.3. Madurez sexual	29
2.4. Distribución espacial	29
2.5. Relación madurez-hábitat	30
3. RESULTADOS	31
3.1. Madurez sexual	31

3.2. Distribución espacial.....	31
3.3. Relación madurez-hábitat.....	32
4. DISCUSIÓN.....	32
5. AGRADECIMIENTOS.....	34
6. BIBLIOGRAFÍA.....	34
CAPÍTULO II: ESTRUCTURA ESPACIAL DE CAMARONES PENAEIDOS Y SU RELACIÓN CON LAS CONDICIONES AMBIENTALES EN EL PACÍFICO COLOMBIANO.....	47
RESUMEN.....	48
1. INTRODUCCIÓN.....	49
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	50
2.1. Área de estudio.....	50
2.2. Diseño de muestreo.....	51
2.3. Análisis espacial.....	52
2.4. Modelos Aditivos Generalizados.....	52
3. RESULTADOS.....	53
3.1. Estructura espacial.....	53
3.2. Relaciones entre abundancia y condiciones ambientales.....	54
4. DISCUSIÓN.....	55
5. REFERENCIAS.....	57
DISCUSIÓN GENERAL.....	78
BIBLIOGRAFÍA.....	80



ÍNDICE DE TABLAS

Pág.

CAPÍTULO I

Tabla 1. Resultados de la modelación GAM (familia Gaussiana) usada para determinar la relación entre la distribución espacial de la madurez (número de hembras maduras) de *Solenocera agassizi* y las variables predictoras (profundidad, temperatura de fondo, materia orgánica y latitud) durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. GCV es el criterio de validación cruzada generalizado del modelo. EE es el error estándar..... 40

CAPÍTULO II

Tabla 1. Resumen del análisis geoestadístico usado para determinar la distribución espacial del camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris* durante el periodo enero-febrero y mayo-junio de 2009 en el Pacífico colombiano. **Co:** efecto nugget; **Co+C:** sill; **Ao:** rango (km); **%:** componente estructurado espacialmente (C/Co+C). **CME:** cuadrado medio del error como resultado de la validación cruzada; **EE:** error estándar..... 64

Tabla 2. Resultados de modelos aditivos generalizados (GAM) aplicados para la relación entre las variables respuesta, CPUA (kg/km^2), talla media (mm), madurez (número de hembras maduras) del camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris*, y los predictores, profundidad (m), temperatura de fondo ($^{\circ}\text{C}$), materia orgánica (mg/g), tipo de sedimento (ϕ) y latitud, durante el periodo enero-febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. GCV score es el criterio de validación cruzada generalizado del modelo. Se presentan los valores de significancia..... 65

Tabla 3. Resultados de modelos aditivos generalizados (GAM) aplicados para la relación entre las variables respuesta, CPUA (kg/km^2), talla media (mm), madurez (número de hembras maduras) del camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris*, y los predictores, profundidad (m), temperatura de fondo ($^{\circ}\text{C}$), materia orgánica (mg/g), tipo de sedimento (ϕ) y latitud, durante el periodo mayo-junio de 2009 en el Pacífico colombiano. GCV score es el criterio de validación cruzada generalizado del modelo. Se presentan los valores de significancia..... 66

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
CAPÍTULO I	
Figura 1. Área de estudio presentando las estaciones (círculos vacíos) y el diseño de muestreo (líneas negras) durante los cruceros de investigación en el Pacífico colombiano en 2009. La isóbata de 200 m (línea punteada).....	41
Figura 2. Histograma de tallas (mm de LT) de hembras inmaduras (barras grises) y maduras (barras negras) de <i>Solenocera agassizi</i> durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. Se detallan la talla media de captura (TMC; línea vertical continua) y la talla media de madurez sexual (LT _{50%} ; línea vertical punteada).....	42
Figura 3. Curva de madurez sexual para hembras de <i>Solenocera agassizi</i> ajustada con una función binomial basada en máxima verosimilitud. Proporción de madurez (círculos) y modelo ajustado (línea continua).....	43
Figura 4. Variograma isotrópico y ajuste con un modelo esférico de la madurez (número de hembras maduras) de <i>Solenocera agassizi</i> a lo largo del Pacífico colombiano durante enero y febrero de 2009. CME es el cuadrado medio del error como resultado de la validación cruzada.....	44
Figura 5. Distribución espacial de: a) madurez (número de hembras maduras) de <i>Solenocera agassizi</i> durante enero-febrero de 2009 (periodo reproductivo); b) Temperatura de fondo (TF; °C) durante enero-febrero de 2009, y fitoplancton superficial (células/Lx10 ⁴) durante marzo de 2009 (periodo de alta productividad) en el Pacífico colombiano.....	45
Figura 6. Modelación GAM (familia Gaussiana) de la relación entre la madurez (número de hembras maduras) de <i>Solenocera agassizi</i> y las variables predictoras (profundidad, temperatura de fondo, materia orgánica y latitud) durante enero-febrero de 2009 en el Pacífico colombiano.....	46
CAPÍTULO II	
Figura 1. Serie de tiempo de captura por unidad de esfuerzo (CPUE; línea sólida) y esfuerzo de pesca (línea punteada) de la pesquería de camarón (especies de aguas profundas) en el Pacífico colombiano entre 1993 y 2009. Fuente: INVEMAR.....	67
Figura 2. Área de estudio presentando las estaciones (círculos vacíos) y el diseño de muestreo (líneas negras) durante los cruceros de investigación en el Pacífico colombiano en 2009. La isóbata de 200 m (línea punteada).....	68
Figura 3. Variogramas experimentales omnidireccionales de CPUA (a, b); talla media (c ,	69
	12

d); madurez (e, f) para el camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevisrostris* entre enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. Detalles de los modelos ajustados se presentan en la Tabla 1.....

Figura 4. Variogramas experimentales omnidireccionales de CPUA (**a, b**); talla media (**c, d**); madurez (**e, f**) para el camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevisrostris* entre mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano. Detalles de los modelos ajustados se presentan en la Tabla 1..... 70

Figura 5. Mapas de distribución espacial de camarón entre enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. *Solenocera agassizi*: CPUA (**a**); talla media (**b**); madurez (**c**). *Farfantepenaeus brevisrostris*: CPUA (**d**); talla media (**e**); madurez (**f**)..... 71

Figura 6. Mapas de distribución espacial de camarón entre mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano. *Solenocera agassizi*: CPUA (**a**); talla media (**b**); madurez (**c**). *Farfantepenaeus brevisrostris*: CPUA (**d**); talla media (**e**); madurez (**f**)..... 72

Figura 7. Distribución espacial del contenido de materia orgánica en sedimentos (mg/g) durante el periodo enero-febrero (a) y mayo-junio (b) de 2009 en el Pacífico colombiano. 73

Figura 8. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUA (**a, b**), talla media (**c, d, e**) y madurez (**f, g, h**) del camarón *Solenocera agassizi* y las variables predictoras durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano..... 74

Figura 9. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUA (**a, b, c**), talla media (**d, e**) y madurez (**f, g, h**) del camarón *Farfantepenaeus brevisrostris* y las variables predictoras durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano..... 75

Figura 10. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUA (**a, b, c**); talla media (**d**); madurez (**e, f, g**) del camarón *Solenocera agassizi* y las variables predictoras durante mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano..... 76

Figura 11. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUA (**a, b, c**), talla media (**d, e**) y madurez (**f, g**) del camarón *Farfantepenaeus brevisrostris* y las variables predictoras durante mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano..... 77

INTRODUCCIÓN GENERAL

A nivel mundial la pesquería industrial de arrastre camaronera es una de las más relevantes y de alto valor comercial, constituyendo una fuente importante de sustento a nivel social y económico en los países que desarrollan esta actividad (EJF, 2003; Vannuccini, 2004; FAO, 2007, 2009). De hecho, la evolución de las capturas totales de camarón muestran un crecimiento significativo en los últimos años, registrando 3,4 millones de toneladas anuales para el año 2005, y ubicando al recurso entre los más comercializados internacionalmente (FAO, 2009). No obstante, como ocurre en la mayoría de las pesquerías que se encuentran cerca de su límite sostenible y/o en colapso, la del camarón afronta signos de sobreexplotación y otras problemáticas asociadas con el efecto de la pesquería sobre el fondo marino y la captura de especies no objetivo (Pauly *et al.*, 2002; Pauly *et al.*, 2003; Lewison *et al.*, 2004; Eayrs, 2005; FAO, 2009).

En el Pacífico de Colombia el panorama no es distinto, siendo el camarón un recurso intensamente explotado, muy a pesar de ser reconocido como uno de los grupos claves para el sector pesquero, la economía nacional y en especial, para la seguridad alimentaria y empleo de las personas que dependen directa o indirectamente de la pesca de arrastre camaronera. La actividad extractiva se realiza sobre el denominado Camarón de Aguas Someras (CAS) y el de Aguas Profundas (CAP). El CAS, presenta un estado de sobreexplotación ocasionada por una pesquería de tipo secuencial, donde el esfuerzo de pesca industrial ocurre fuera de la costa dirigido sobre los camarones grandes, mientras que, los artesanales actúan cerca y dentro de la costa (áreas de manglar), utilizando redes de enmalle que capturan camarones de tallas menores inclusive en estado juvenil (Mora, 1988; Rueda *et al.*, 2006). El CAP, se encuentra en plena explotación y con gran potencial para incursionar plenamente en los mercados internacionales (De La Pava y Mosquera, 2001), alcanzando inclusive en el 2005 exportaciones alrededor de 31 millones de dólares (Samper, 2006). La pesquería del CAP se desarrolla a una profundidad mayor de las 40 brazas (72 m), explotando principalmente dos especies objetivo, el camarón rojo o coliflor (*Solenocera agassizi*) y el pink (*Farfantepenaeus brevirostris*), cuya extracción se realiza en los caladeros de pesca tradicionales empleados por la flota industrial.

Los antecedentes de trabajos de investigación sobre el camarón en el Pacífico de Colombia se registran desde los años 1970, principalmente referidos a prospecciones exploratorias que mostraron al CAP como un recurso potencial para propósitos de pesca comercial (Squires, 1971; JICA, 1981). Aspectos puntuales sobre la biología y pesquería del género *Solenocera* fueron abordados por Trujillo (1979), la descripción de aspectos reproductivos en *F. californiensis* por Velasco (1994), aportes de información relevante sobre la pesquería, crecimiento y reclutamiento de *F. brevirostris*, *F. californiensis* y *S. agassizi* entre el periodo 1993 y 1995 (Puentes y Madrid, 1995); mientras que Puentes *et al.* (2007) evaluaron la composición en la captura de la pesquería destacando su amplia distribución en función de la profundidad, lo que puede interpretarse como un potencial patrón de distribución para el camarón. Si bien, estos trabajos en su momento fueron pertinentes e hicieron un aporte importante, en la actualidad existe una gran incertidumbre sobre el estado actual del camarón (p. ej., distribución y abundancia) porque no se cuenta con estudios científicos que evalúen la dinámica del recurso y que sustenten las decisiones de manejo, lo cual podría llevarla a la sobreexplotación como el caso del CAS. Por lo tanto, es importante superar esta problemática llenando los vacíos de información con el fin de minimizar el riesgo de sobreexplotación, considerando las directrices emitidas por la FAO para alcanzar la sostenibilidad y el máximo rendimiento biológico y económico del camarón sobre la base de un conocimiento científico integral sólido (FAO, 2009).

En efecto, la correcta administración de los recursos marinos está ligada a un entendimiento profundo y detallado de los mismos como uno de los criterios esenciales para desarrollar estrategias de explotación, monitoreo y control. Uno de los principales tópicos en este aspecto es la comprensión de la estructura espacial de los recursos marinos (Gunderson, 1993). Por lo tanto, es fundamental conocer los niveles de abundancia, los patrones de segregación espacial entre los juveniles, adultos y la fracción reproductiva para ordenar y mejorar el funcionamiento de las pesquerías (Caddy y Seijo, 1998; Orenzas y Jameison, 1998; Rivoirard *et al.*, 2000). Por otro lado, en las investigaciones pesqueras es importante considerar la incidencia de procesos ambientales, ya que estos juegan un papel muy importante en la distribución y abundancia de las especies (Cury *et al.*, 2003; Hedger *et al.*, 2004) y en el éxito del reclutamiento (Cury *et al.*,

1998; Dawe *et al.*, 2000). A pesar de ello, en muchas pesquerías se ha dejado a un lado el efecto del ambiente sobre el recurso, aún cuando su influencia puede ser significativa condicionando la dinámica espacial y temporal (Link, 2002). En consecuencia, es fundamental incluir las características oceanográficas como indicadores de cambios en la distribución, la abundancia y producción de las poblaciones marinas (Martos *et al.*, 2005).

En el caso de los camarones se ha identificado que existen patrones de segregación espacial y que en efecto están influenciados por las condiciones del hábitat, siendo consideradas importantes para la distribución, reproducción y el reclutamiento de estas especies de crustáceos (García y Le Reste, 1981; Browder *et al.*, 1999; Clark *et al.*, 2004; Pérez-Castañeda y Defeo, 2005; Aragón-Noriega; 2007; Gribble *et al.*, 2007). Dado que los camarones cumplen gran parte de su ciclo de vida como organismos bentónicos, es racional su vinculación con el fondo marino, constituyéndose en uno de los componentes principales que modula su comportamiento, distribución y abundancia (Somers, 1994; Seiderer y Newell, 1999; Fernández *et al.*, 2007), especialmente, aquellos factores ligados al tipo de sustrato y el perfil batimétrico del hábitat que le ofrecen condiciones óptimas para la disponibilidad de alimento y protección (Etter y Grassle, 1992; Roux *et al.*, 1995; Ye *et al.*, 1999; Fernández *et al.*, 2007).

En este contexto, se pretende cubrir necesidades básicas de información para el sector pesquero y la administración del recurso CAP en el Pacífico de Colombia: *i)* ¿cómo es la estructura espacial y donde están concentradas las mayores agregaciones?, en el sentido de identificar los patrones espaciales de *S. agassizi* y *F. brevirostris*, *ii)* ¿cuáles variables ambientales tienen influencia o están asociadas con el recurso?, con el propósito de identificar preferencias por el hábitat que incidan en la disponibilidad de camarón, y *iii)* ¿cuáles son las áreas prioritarias que deben protegerse?, basado en la estructura espacial (p. ej., áreas de distribución de adultos, juveniles y desove) para valorar y cuantificar la extensión de áreas de conservación y/o manejo pesquero.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la estructura espacial del camarón de aguas profundas y su relación con las condiciones del hábitat a lo largo de la costa del Pacífico de Colombia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la distribución espacial de la abundancia, las tallas y madurez del camarón coliflor (*S. agassizi*) y pink (*F. brevirostris*) en el Pacífico de Colombia.
- Identificar las áreas de agregación de juveniles y hembras adultas reproductivas del camarón de aguas profundas (áreas de crianza y desove) en el Pacífico de Colombia.
- Describir las características del hábitat en el Pacífico de Colombia.
- Identificar la relación entre las condiciones del hábitat y los patrones de segregación espacial de la abundancia, tallas y madurez del camarón de aguas profundas en el Pacífico de Colombia.



HIPÓTESIS

I. El camarón coliflor (*S. agassizi*) presentan patrones de segregación espacial entre la fracción juvenil y la adulta reproductiva en su distribución y abundancia a lo largo de la costa del Pacífico de Colombia.

II. El camarón pink (*F. brevis*) presentan patrones de segregación espacial entre la fracción juvenil y la adulta reproductiva en su distribución y abundancia a lo largo de la costa del Pacífico de Colombia.

III. La estructura espacial de las variables dependientes captura por unidad de área (CPUA), talla media y madurez (número de hembras maduras) del camarón coliflor (*S. agassizi*) y pink (*F. brevis*) se asocian significativamente y en forma no lineal con las condiciones del hábitat, especialmente con aquellas variables relacionadas con el sustrato (materia orgánica, tipo de sedimento) y el gradiente batimétrico a lo largo de la costa del Pacífico de Colombia.



METODOLOGÍA GENERAL

1. AREA DE ESTUDIO

El área de estudio fue la costa del Pacífico colombiano desde Bahía Ancón de Sardinas ($01^{\circ} 33'N-79^{\circ} 20'W$) en el sur, hasta cercanías de Juradó ($06^{\circ} 58,8'N-77^{\circ} 40,7'W$) en el norte (Figura 1). La zona norte se extiende desde los límites con Panamá hasta Cabo Corrientes en Chocó y se caracteriza por la presencia de acantilados, una plataforma profunda y estrecha de aproximadamente 1 ó 2 millas náuticas (mn) con sustrato predominantemente rocoso. También se identifican arenas carbonatadas biogénicas y arenas lodosas (Cantera y Contreras, 1993; Quintero, 1993; Díaz *et al.*, 1998). La zona centro y sur, entre Cabo Corrientes y Pasacaballos en Nariño, presenta una plataforma más extensa y rellena de sedimentos marinos en su mayoría de origen fluvial provenientes de numerosos ríos que desembocan en la costa, lo cual determina que la costa sea baja con playas arenosas y extensas formaciones de manglares en áreas estuarinas (Díaz *et al.*, 1998).

El clima del Pacífico está influenciado por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) que promueve la nubosidad alta y lluvias ocasionada por la inestabilidad de las masas de aire húmedo y caliente (Tchantsev y Cabrera, 1998; Poveda *et al.*, 2001). Los patrones de circulación atmosférica en el área oceánica favorecen la divergencia del agua costa afuera al inicio del año, con incrementos de la productividad debido a la surgencia en el Golfo de Panamá (Forsbergh, 1969; Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003).

2. DISEÑO DE MUESTREO

Se realizaron dos cruceros de investigación para evaluar la estructura espacial de *S. agassizi* y *F. brevis* durante el periodo enero-febrero (época reproductiva) y mayo-junio (principal época de pesca) de 2009. El diseño de muestreo fue sistemático adaptativo con transectos paralelos entre sí y perpendiculares a la costa y espaciados cada 10 mn, que cubrieron profundidades entre 50 y 450 m (Figura 1). En cada estación se colectaron muestras biológicas para determinar la captura por unidad de área (CPUA; kg/km^2) y la estructura de tallas (mm de

Longitud Total, definida como la longitud desde la parte anterior del rostrum hasta el telson). El método del área barrida fue utilizado para calcular el área efectiva arrastre en cada estación de muestreo:

$$A = V * t * Lrs * \lambda$$

donde A (km^2) representa el área barrida, V (km/h) es la velocidad de arrastre, t (h) es el tiempo efectivo de arrastre, Lrs (km) expresa la longitud de la relinga superior en la red, λ es el coeficiente de abertura de la red (0,5 para redes de arrastre de fondo; Sparre y Venema, 1997).

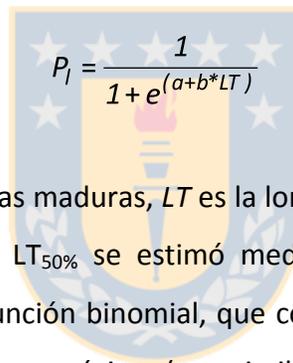
La condición reproductiva del camarón fue evaluada mediante observación macroscópica del grado de desarrollo ovárico (color y volumen ocupado por la gónada), mediante los estados: I) inmaduro, gónadas tubulares, delgadas y traslúcidas que están confinadas en la región abdominal y poco desarrolladas en la parte anterior; II) en desarrollo, gónadas más gruesas y de color amarillo pálido que alcanzan una parte del cefalotórax; III) en maduración, gónadas gruesas y granulosas que ocupan gran parte de la región dorsal. En *F. brevis* las gónadas son de color verde oscuro y en *S. agassizi* café oscuro; IV) maduro, gónadas gruesas y granulosas que ocupan toda la región dorsal, desde la parte anterior del cefalotórax hasta el telson; V) desove, las gónadas se pueden diferenciar en la región dorsal, son delgadas y flácidas por la expulsión de los huevos (Puentes *et al.*, 1994; López-Martínez, 1999; García, 2009). Para los análisis se consideró los estados I y II como inmaduros, y estados III, IV y V como maduros.

Las variables temperatura de fondo y profundidad fueron medidas mediante una sonda CTDO Ocean Seven 316Plus, mientras que muestras del sustrato se colectaron con una draga Van Veen para determinar el tipo de sedimento y el contenido de materia orgánica. El análisis granulométrico del sedimento correspondió a pasar cada muestra por una serie de tamices con diferente tamaño de malla (2 mm; 1 mm; 0,5 mm; 250 μm ; 125 μm ; 63 μm ; <63 μm), con el fin de determinar el porcentaje de sedimento retenido en cada tamiz. Debido que el sedimento es una variable categórica su cuantificación se realizó mediante la escala propuesta por Udden-Wentworth (1922). Esta escala utiliza como referencia el tamaño medio del grano o valores PHI (ϕ): -2 a -1: gránulos; -1 a 0: arenas muy gruesas; 0 a 1: arenas gruesas; 1 a 2: arenas medianas;

2 a 3: arenas finas; 3 a 4: arenas muy finas; >4: lodos; Buchanan, 1984). El contenido de materia orgánica en sedimentos se determinó por el método de calcinación, el cual consistió en secar la muestra de sedimento y luego incinerarlo a 500 °C hasta reducir la materia orgánica a cenizas. La cantidad de materia orgánica (mg/g) para cada estación se estimó por la diferencia entre el peso del sedimento seco y el sedimento calcinado. Se utilizó información de fitoplancton superficial (células/L) recolectado en marzo de 2009 (periodo de alta productividad) por la Dirección General Marítima (DIMAR) – Centro Control Contaminación del Pacífico (CCCP).

3. MADUREZ SEXUAL

La talla media de madurez ($LT_{50\%}$) de las hembras se determinó utilizando un modelo logístico (King, 2007):



$$P_l = \frac{1}{1 + e^{(a+b*LT)}}$$

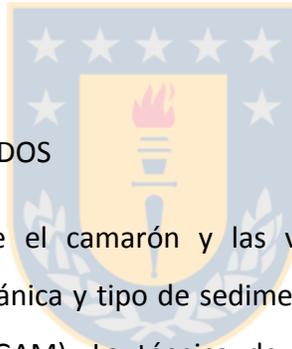
donde P_l es la proporción de hembras maduras, LT es la longitud total (mm), mientras que a y b son los parámetros estimados. La $LT_{50\%}$ se estimó mediante la relación $-a/b$. La curva de madurez se ajustó aplicando una función binomial, que considera el punto donde el producto de las funciones de masa binomiales es máximo (verosimilitud de los datos dentro del modelo). Los parámetros e intervalos de confianza (IC 95%) de $LT_{50\%}$ se estimaron mediante simulación MonteCarlo (Roa *et al.*, 1999).

4. ANÁLISIS GEOESTADÍSTICO

Técnicas geoestadísticas (Conan, 1985; Petitgas, 1996, Rivoirard *et al.*, 2000) fueron usadas para analizar la estructura espacial de la CPUA, las tallas y madurez del camarón. El variograma experimental se definió como la diferencia cuadrática media de dos puntos separados por una distancia h :

$$y(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2$$

donde γ es el variograma en función de la distancia (h , medida en km); N es el número de pares de datos separados por h ; $Z(x_i)$ es el valor de la variable en la muestra (x_i); $Z(x_i + h)$, es el valor de la variable separada por x_i y h . Se ajustaron modelos gaussiano, esférico y exponencial al variograma experimental y se escogió el mejor modelo mediante la validación cruzada que produjo el menor valor del cuadrado medio del error (Cressie, 1993; Bez, 2002). El modelo produjo los siguientes parámetros estimados: el efecto nugget (**Co**), que indica las variaciones que ocurren a una escala espacial no explicada por el modelo; sill parcial (**C**), que representa la varianza explicada por el modelo; sill (**Co+C**), que define el valor máximo de semivarianza de la variable dependiente; y el rango (**Ao**), es la distancia (en km) hasta la cual existe autocorrelación espacial. Además, se determinó el componente estructurado espacialmente (**C/Co+C**), el cual expresa la proporción de la varianza explicada por el espacio, es decir, un porcentaje alto indica una variable espacialmente muy predecible.



5. MODELOS ADITIVOS GENERALIZADOS

Para determinar la relación entre el camarón y las variables ambientales (profundidad, temperatura de fondo, materia orgánica y tipo de sedimento) y espacial (latitud), se utilizaron Modelos Aditivos Generalizados (GAM). La técnica de modelación GAM se deriva de los Modelos Lineales Generalizados (GLM), y permite estimar la relación entre una variable respuesta y predictores aditivos, mediante el uso de funciones suavizadoras no-paramétricas (Hastie y Tibshirani, 1990; Fox *et al.*, 2000; Crawley, 2007):

$$y_i \sim \alpha + \sum_{j=1}^n f_j(X_j) + \varepsilon_i$$

donde y_i es la función que define la variable respuesta con el predictor aditivo, α es el intercepto, X_j son los predictores aditivos, f_j son las funciones suavizadoras y ε_i es el error con $\sim N(0, \sigma^2)$. Se usó la librería 'mgcv' de Wood (2006) para el programa y lenguaje R versión 2.9.2 (R Development Core Team, 2010), y los modelos fueron seleccionados sobre la base

del nivel de significancia (valor-p), la devianza explicada, y el grado de validación de las predicciones hechas por el modelo usando el Generalized Cross Validation Criterion (GCV):

$$GCV = \frac{nD}{(n - m)^2}$$

donde n el número de datos, D es la devianza y m son los grados de libertad efectivos del modelo.



CAPÍTULO I

Agregación reproductiva del camarón de aguas profundas *Solenocera agassizi* (Crustacea: Decapoda) en el Pacífico colombiano

Alfredo Rodríguez^{1,2}, Mario Rueda², Luis A. Cubillos¹

¹ Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Departamento de Oceanografía, Programa Magíster en Ciencias con Mención Pesquerías. Casilla 160–C, Cabina 10. Concepción, Chile, ² Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR. Cerro Punta Betín, A.A 1016, Santa Marta, Colombia.

Artículo enviado a: Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras

El manuscrito corresponde al No. 607 y su estado actual es de revisión

RESUMEN

En Colombia, *Solenocera agassizi* es una de las especies que sustenta la pesquería del Camarón de Aguas Profundas (CAP) que opera en el Pacífico, constituyéndose en una de las más relevantes para la economía nacional. El conocimiento de los aspectos reproductivos es fundamental para la conservación del recurso y en particular la distribución de las agregaciones reproductivas es desconocida. Con el objeto de determinar la estructura espacial de *S. agassizi* y su relación con las condiciones ambientales durante la época de desove, se realizó un crucero de prospección entre enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano (6°59' N – 1°33' S). La estructura espacial fue analizada usando técnicas geoestadísticas y la relación con el ambiente a través de Modelos Aditivos Generalizados. *S. agassizi* presentó una agregación reproductiva localizada cerca de Bahía Solano y Juradó en el norte del área de estudio. Este patrón espacial se asoció principalmente con aguas frías (<13 °C) y con una alta productividad fitoplanctónica derivada de la surgencia que ocurre en el Golfo de Panamá al inicio del año. Las condiciones oceanográficas presentes en la zona norte del Pacífico colombiano modulan la estrategia reproductiva de *S. agassizi*, principalmente por la disponibilidad de alimento para larvas y postlarvas y porque el borde costero tiene áreas de manglar que ofrecen refugio y alimento para los estadios juveniles, lo cual es clave para la sobrevivencia y el éxito del reclutamiento. Se sugieren medidas de manejo para este recurso, basadas en vedas espacio-temporales para la protección del stock desovante.

PALABRAS CLAVE: Agregación reproductiva, Camarón de aguas profundas, Ambiente, Pacífico colombiano.

1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los aspectos reproductivos de una especie sometida a explotación pesquera es fundamental, particularmente la estación, área y cantidad del stock desovante, ya que permite diseñar e implementar estrategias de extracción, monitoreo y conservación de los recursos (Crococ y van der Velde, 1995; Ramírez-Llodra, 2002; Aragón-Noriega y García-Juárez, 2007). En la actualidad, el camarón de aguas profundas se valora como un recurso con alto potencial pesquero, y por lo tanto, son consideradas como especies objetivo en la pesquería de arrastre (Figueiredo *et al.*, 2001; Pezzuto *et al.*, 2006; Gracia *et al.*, 2010; Briones-Fourzán *et al.*, 2010; Paramo *et al.*, 2010). Aunque los camarones de la familia Solenoceridae se distribuyen a profundidades que alcanzan 384 m, se les considera como crustáceos de aguas profundas. Estos camarones son reconocidos por su gran abundancia en la Costa Pacífica de América Central y del Sur, y por la selección de hábitats con características específicas y determinantes para su ciclo de vida tales como fondos blandos y zonas de manglares (Hendrickx, 1995; Wehrtmann y Nielsen-Muñoz, 2009).

En el Pacífico colombiano, la pesquería del Camarón de Aguas Profundas (CAP) es una de las más importantes a nivel social y económico, destacándose el camarón *Solenocera agassizi* como una de las especies objetivo más representativas en las capturas de la flota industrial de arrastre destinadas a cubrir mercados internacionales (Rueda *et al.*, 2010; Rueda *et al.*, 2011). *S. agassizi* es una especie que tiene una actividad reproductiva que se expresa a lo largo del año, con un periodo reproductivo principal centrado al final e inicios del año y con la incorporación de reclutas a la pesquería entre los meses de abril y junio (Puentes *et al.*, 1994; García, 2009). Una de las regulaciones establecidas para la pesquería consiste en un periodo de veda fijado al inicio del año (enero-marzo) para todo el Pacífico colombiano. No obstante, a la fecha, no se conoce el componente espacial que permita identificar las zonas donde ocurre el desove del camarón y su asociación con las condiciones ambientales. En la administración de los recursos marinos el conocimiento de las agregaciones reproductivas y el grado en que las variables ambientales las afectan, es fundamental para ordenar y mejorar el funcionamiento de las pesquerías (Caddy y Seijo, 1998; Rivoirard *et al.*, 2000).

En este sentido, el objetivo de este estudio fue determinar el patrón de distribución espacial de la fracción reproductiva del camarón *S. agassizi* durante el periodo reproductivo y su relación con las condiciones ambientales en el Pacífico colombiano. Lo anterior, aportará un conocimiento clave para mejorar el diseño de medidas de manejo y ordenamiento, especialmente aquellas relacionadas con la protección del stock desovante (p. ej., vedas espacio-temporales, áreas protegidas). Tales medidas pueden contribuir a minimizar el riesgo de sobreexplotación y mantener la sustentabilidad de la pesquería del CAP en el Pacífico de Colombia.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

Este estudio comprendió la costa del Pacífico de Colombia desde Bahía Ancón de Sardinas ($1^{\circ} 33' N - 79^{\circ} 20' W$) en el sur, hasta cercanías de Juradó ($6^{\circ} 58,8' N - 77^{\circ} 40,7' W$) en el norte (Figura 1). El Pacífico colombiano abarca tres importantes zonas, la norte, que se extiende desde los límites con Panamá hasta Cabo Corrientes en Chocó y se caracteriza por la presencia de acantilados y el dominio de las estribaciones de la serranía del Baudó. Posee una plataforma estrecha de aproximadamente 1 ó 2 millas náuticas con sustrato predominantemente rocoso, aunque también se identifican arenas carbonatadas biogénicas y arenas lodosas (Cantera y Contreras, 1993; Díaz *et al.*, 1998). La zona centro y sur, que comprende desde Cabo Corrientes hasta Pasacaballos en Nariño, presenta una plataforma más extensa rellena de sedimentos marinos en su mayoría de origen fluvial provenientes de numerosos ríos que desembocan en la costa, lo cual determina que la costa sea baja, con playa arenosa y extensas formaciones de manglares con diversas áreas estuarinas (Díaz *et al.*, 1998).

El clima está influenciado por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), que favorece el desarrollo de nubosidad alta y lluvias ocasionadas por la inestabilidad de las masas de aire húmedo y caliente (Tchantsev y Cabrera, 1998; Poveda *et al.*, 2001). Además, los patrones de

circulación atmosférica en el área oceánica favorecen la divergencia del agua costa afuera al inicio del año, con incrementos de la productividad debido a la surgencia en el Golfo de Panamá (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003).

2.2. Diseño de muestreo

Se realizó una prospección directa sobre el recurso durante el periodo enero-febrero de 2009, para determinar la distribución espacial de *S. agassizi* durante la época de desove en el Pacífico colombiano. Se empleó un diseño de muestreo sistemático adaptativo con transectos paralelos entre sí y perpendiculares a la costa y espaciados cada 10 millas náuticas, a bordo de un barco característico de la flota industrial camaronera (Figura 1). Se muestrearon 83 estaciones que cubrieron profundidades entre 50 y 450 m. La condición reproductiva de camarón fue evaluada mediante observación macroscópica del grado de desarrollo ovárico (color y volumen ocupado por la gónada), mediante los estados: I) inmaduro, gónadas tubulares, delgadas y traslúcidas, confinadas en la región abdominal y poco desarrolladas en la parte anterior; II) en desarrollo, gónadas más gruesas y de color amarillo pálido que alcanzan una parte del cefalotórax; III) en maduración, gónadas gruesas, granulosas y de color café oscuro que ocupan gran parte de la región dorsal; IV) maduro, gónadas gruesas, granulosas y de color café oscuro que ocupan toda la región dorsal, desde la parte anterior del cefalotórax hasta el telson y V) desove, las gónadas se pueden diferenciar en la región dorsal, son delgadas y flácidas por la expulsión de los huevos (López-Martínez, 1999; García, 2009). Para los análisis se consideró los estados I y II como inmaduros, y estados III, IV y V como maduros.

Para caracterizar las condiciones oceanográficas se tomó *in situ* la temperatura de fondo y profundidad mediante una sonda CTDO Ocean Seven Plus316. Además, se utilizó información de fitoplancton superficial (células/L) colectado en marzo de 2009 (periodo de alta productividad) por la Dirección General Marítima (DIMAR) – Centro Control Contaminación del Pacífico (CCCP). Mediante una draga Van Venn se recolectaron muestras del sustrato para determinar el tipo de sedimento (análisis granulométrico) y su contenido de materia orgánica (método de calcinación; Buchanan, 1984).

2.3. Madurez sexual

La talla media de madurez ($LT_{50\%}$) de las hembras se determinó utilizando un modelo logístico (King, 2007):

$$P_l = \frac{1}{1 + e^{(a+b*LT)}}$$

donde P_l es la proporción de hembras maduras, LT es la longitud total (mm), mientras a y b son los parámetros estimados. La talla media de madurez ($LT_{50\%}$), se estimó mediante la relación a/b . La curva de madurez se ajustó aplicando una función binomial, que considera el punto donde el producto de las funciones de masa binomiales es máximo (verosimilitud de los datos dentro del modelo). Los parámetros e intervalos de confianza (IC 95%) de $LT_{50\%}$ se estimaron mediante simulación MonteCarlo (Roa *et al.*, 1999).

2.4. Distribución espacial

Con el objeto de identificar el patrón de distribución espacial de la fracción reproductiva de *S. agassizi* se realizó un análisis geoestadístico. En primer lugar, se caracterizó la estructura espacial de la madurez (número de hembras maduras), a través de la construcción de un variograma experimental. El variograma experimental mide la diferencia cuadrática media de dos puntos separados por una distancia h (Rivoirard *et al.*, 2000):

$$y(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2$$

donde y es el variograma en función de la distancia h medida en km; N es el número de pares de datos separados por h ; $Z(x_i)$ es el valor de la variable en la muestra (x_i); $Z(x_i + h)$, es el valor de la variable separada por x_i y h . En segundo lugar, se ajustó un modelo de variograma (p. ej., esférico, gaussiano y exponencial) al variograma experimental con el objeto de estimar los parámetros que definen la estructura espacial (nugget, sill y rango). El modelo que mejor se ajustó al variograma experimental fue seleccionado mediante la validación cruzada que produjo el menor valor del cuadrado medio del error (Bez, 2002). Finalmente, se usó el algoritmo de

interpolación kriging para predecir el área reproductiva del camarón en sitios no muestreados y realizar el mapa del área evaluada. Las condiciones oceanográficas (temperatura del fondo y fitoplancton) fueron descritas mediante cartografía. Los análisis espaciales se realizaron en la plataforma computacional R-Project 2.9.2 (<http://www.r-project.org/>).

2.5. Relación madurez-hábitat

Para determinar la relación entre la madurez sexual (número de hembras maduras) y las variables ambientales (profundidad, temperatura de fondo, materia orgánica en sedimentos) y espaciales (latitud), se utilizaron Modelos Aditivos Generalizados (GAM, por sus siglas en inglés). La técnica de modelación GAM se deriva de los Modelos Lineales Generalizados (GLM, por sus siglas en inglés), y permite estimar la relación entre una variable respuesta (p. ej., madurez) y predictores aditivos (p. ej., profundidad, temperatura), mediante el uso de funciones suavizadoras (Hastie y Tibshirani, 1990; Crawley, 2007):

$$y_i \sim s(w_i) + s(x_i) + s(z_i) + \varepsilon_i$$

donde y_i es la función que define la variable respuesta con el predictor aditivo; w_i , x_i , z_i , son los predictores aditivos; s (spline) son las funciones suavizadoras no-paramétricas y ε_i , es el error con $\sim N(0, \sigma^2)$. Se usó la librería 'mgcv' para el lenguaje de programación R (Wood, 2006), que permite determinar el nivel de significancia (valor-p) y el grado de validación de las predicciones hechas por el modelo usando el Generalized Cross Validation Criterion (GCV):

$$GCV = \frac{nD}{(n-m)^2}$$

donde n el número de datos, D es la devianza y m son los grados de libertad efectivos del modelo. Por último, se consideró la devianza explicada como análogo de la varianza explicada por el modelo (Stoner *et al.*, 2001):

$$\text{Devianza explicada (\%)} = \frac{\text{Devianza nula} - \text{Devianza residual}}{\text{Devianza nula}}$$

3. RESULTADOS

3.1. Madurez sexual

Se registraron un total de 1767 camarones, con rangos de tallas entre 28,0 y 153,0 mm de LT para hembras inmaduras y las maduras entre 72,0 y 155,0 mm de LT (Figura 2). La talla media de madurez se estimó en 116,0 mm (IC inferior: 109,0 mm, IC superior: 123,0 mm), con valores de intercepto y pendiente de $10,4 \pm 0,33$ y $-0,1 \pm 0,003$, respectivamente (Figura 3). Esta talla fue similar a la reportada en estudios anteriores (111,0 mm; Madrid y Angulo, 2002), sin embargo, se mostró por encima a la Talla Media de Captura (TMC) reportada recientemente en 108,0 mm LT $\pm 1,2$ mm (Figura 2; INVEMAR, 2010), lo que representa un impacto sobre la especie al considerarse la $LT_{50\%}$ un punto de referencia límite para el manejo de la pesquería.

3.2. Distribución espacial

El análisis de la estructura espacial de *S. agassizi* fue explicado por un variograma omnidireccional isotrópico, ajustado mediante un modelo esférico con rango de autocorrelación de 176,3 km y cuadrado medio del error de 0,09 (Figura 4). El variograma presentó una estructura espacial no resuelta por el modelo de 31% de la varianza total. El valor del efecto nugget medido puede estar asociado a la escala espacial de muestreo usada para el estudio de la distribución de la madurez de hembras de *S. agassizi*, lo que indica que la separación entre estaciones no fue la óptima, pero fue suficiente para determinar el patrón de distribución espacial exhibido.

La distancia de autocorrelación fue mayor que la distancia entre estaciones y sigue un gradiente que aumenta con la latitud (hacia el norte). Así, se muestra a individuos maduros de *S. agassizi* con una agregación localizada principalmente cerca al sector de Bahía Solano y Juradó en el norte del área de estudio (Figura 5a). La distribución espacial de la temperatura de fondo y el fitoplancton mostraron un patrón similar al camarón, localizando aguas frías (<13 °C) y con alta densidad fitoplanctónica (>160 células/L $\times 10^4$) hacia la zona norte del Pacífico colombiano (Figura 5b).

3.3. Relación madurez-hábitat

Los resultados de la modelación GAM mostraron que la fracción reproductiva de *S. agassizi* está asociada significativamente con las condiciones del hábitat que caracterizan la zona norte del Pacífico colombiano: Alta latitud con una plataforma considerablemente estrecha y profunda (>200 m) y presencia de aguas frías derivada de la surgencia costera que ocurre en la zona al inicio del año. Valores altos de individuos maduros se asociaron particularmente con un rango de profundidad entre 200 y 300 m, y con temperaturas entre 10,5 y 13,0 °C (Figura 6; Tabla 1). El análisis consideró dos modelos aditivos para evitar la autocorrelación de los predictores ambientales profundidad y temperatura de fondo (Tabla 1).

4. DISCUSIÓN

La talla media de captura se encontró por debajo de la talla media de madurez estimada (108,0 mm < 116,0 mm), lo que indica un riesgo para la fracción reproductiva de la población de *S. agassizi*. Lo anterior ocurre como consecuencia de la baja selectividad y la escasa innovación tecnológica de las redes de arrastre que operan en la pesquería (Rueda *et al.*, 2006; Rico-Mejía y Rueda, 2007), las cuales tienden a maximizar la captura de individuos que no han alcanzado a reproducirse por primera vez. Esta condición está generando una sobrepesca por crecimiento, reduciendo la posibilidad que nuevos reclutamientos se integren al stock parental (King, 2007), aumentando así el riesgo a la sobreexplotación del CAP (Rico-Mejía y Rueda, 2010).

La fracción reproductiva de *S. agassizi* se encontró concentrada principalmente en el norte del área de estudio, entre la localidad de Bahía Solano y Juradó, cerca donde ocurre el afloramiento fitoplanctónico y enfriamiento de las masas de agua como producto de la surgencia que se presenta al inicio del año en el Golfo de Panamá (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Devis-Morales *et al.*, 2008). En esta zona la mezcla del agua y los procesos de advección vertical también llevan aguas ricas en nutrientes desde la nutriclina hasta la capa superficial resultando

en altos niveles relativos de producción nueva que son favorables para la disponibilidad de recursos pesqueros (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002).

Aunque existe una diferencia espacial longitudinal en la ocurrencia del enriquecimiento de las masas de agua (más oceánico) y el desove (cerca a la costa), se puede interpretar como un escenario que representa una “ventana ambiental óptima” en el camarón, donde las larvas tienen disponibilidad de alimento y poca turbulencia que favorece las tasas de encuentro con el alimento y el transporte larval hacia la costa (Rothschild y Osborn, 1988; Cury y Roy, 1989). Además, esta condición ambiental brinda la oportunidad para que ocurra la retención y concentración larval cerca de la costa, evitando la advección hacia el área oceánica (Bakun, 1996). Los resultados sugieren que el patrón de distribución espacial de la fracción reproductiva de *S. agassizi* está asociado con aguas frías y de alta productividad de la zona norte del Pacífico colombiano, lo cual modula su estrategia reproductiva al garantizar la disponibilidad de alimento y refugio para larvas y postlarvas en virtud de la presencia de extensas áreas de manglar en el borde costero, claves para la sobrevivencia y el éxito en el reclutamiento (Cury *et al.*, 1998; Castilho *et al.*, 2007).

El patrón espacial de *S. agassizi* en este estudio coincide con lo reportado por Gómez y Gracia (2003, 2007) para camarones del género *Solenocera*, donde el pico reproductivo y alta abundancia de estadios larvales se encontraron asociados al periodo de alta productividad primaria y disponibilidad de alimento en la capa superior de la columna del agua con giros ciclónicos de meso-escala determinantes para la retención larval en el Golfo de México. Lo anterior indica que en organismos con ciclo de vida corto y sometidos a presión pesquera, los procesos biológicos como cambios ambientales y factores limitantes como el alimento pueden afectar fuertemente la dinámica reproductiva y la abundancia anual del stock (Leal-Gaxiola *et al.*, 2001; Castilho *et al.*, 2007). Finalmente, el patrón de agregación reproductiva de *S. agassizi* y la relación con las condiciones ambientales encontrada en este estudio, puede ayudar a fortalecer las decisiones de manejo sobre el recurso en el Pacífico colombiano, mediante el diseño de una veda espacio-temporal y/o el establecimiento de un área protegida para la protección del stock desovante hacia el norte del departamento del Chocó.

5. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo hace parte de los estudios de Magíster en Ciencias Mención Pesquerías de AR y contó con el apoyo de la Escuela de Graduados de la Universidad de Concepción de Chile y el Fondo de Becas Henry von Prahl del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” (INVEMAR). El trabajo fue patrocinado por los proyectos códigos 031 2007T6650-909-07 y 2105-327-18502 financiado por el Ministerio de Agricultura y COLCIENCIAS, respectivamente. Se agradece el apoyo logístico de la Asociación Colombiana de Armadores Pesqueros (ACODIARPE) y la Sociedad Comercializadora Internacional Pez a Mar Ltda. Así mismo se agradece el apoyo del ICA e INCODER en lo que respecta al encargo de la administración pesquera del país en sus momentos. Finalmente nuestros agradecimientos especiales a la DIMAR–CCCP quien suministró los datos de fitoplancton superficial y al Grupo de Investigación Pesquera del INVEMAR (Farit Rico, Wilberto Angulo, Alexander Girón, Edgar Arteaga, Luisa García, Laura Arenas y Germán Angulo).



6. BIBLIOGRAFÍA

- Aragón-Noriega, E. A. y A. R. García-Juárez. 2007. Comparison of two methods to determine the maturity period in penaeid shrimps (Decapoda, Penaeidae). *Crustaceana.*, 80 (5): 513-521.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, UCSD, San Diego, CA/ Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California. 323 p.
- Bez, N. 2002. Global fish abundance estimation from regular sampling: the geostatistical transitive method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 1921-1931.
- Briones-Fourzán, P., C. Barradas-Ortíz, F. Negrete-Soto y E. Lozano-Álvarez. 2010. Reproductive traits of tropical deep-water pandalid shrimps (*Heterocarpus ensifer*) from the SW Gulf of Mexico. *Deep Sea Res. I.*, 57: 978-987.

- Buchanan, J. B. 1984. Sediment analysis. 41-45. In: Holme, N. A. y A. D. McIntyre (Eds.). Methods for the study of marine benthos. Blackwell, Oxford, London. 387 p.
- Caddy, J. F. y J. C. Seijo. 1998. Application of a spatial model to explore rotating harvest strategies for sedentary species. Spec. Publ. Fish.Aquat. Sei., 125: 359-365.
- Cantera, J. y R. Contreras. 1993. Ecosistemas costeros. 65-79. En: Leyva, P. (Eds.). Colombia Pacífico. Fondo FEN Colombia, Bogotá. 396 p.
- Castilho, A. L., R. C. Costa, A. Fransozo y E. Boschi. 2007. Reproductive pattern of the South American endemic shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea), off São Paulo State, Brazil. Rev. Biol. Trop., 55 (1): 39-48.
- Crawley, M. 2007. The R Book. John Wiley and Sons, New York. 942 p.
- Crococ, P. J. y T. D. van der Velde. 1995. Seasonal, spatial and interannual variability in the reproductive dynamics of the grooved tiger prawn, *Penaeus semisulcatus* de Haan, in Albatross Bay, Gulf of Carpentaria, Australia: the concept of effective spawning. Mar. Biol., 122: 557-570.
- Cury, P. y C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46: 670-680.
- Cury, P., C. Roy y V. Faure. 1998. Environmental constraints and pelagic fisheries in upwelling areas: The Peruvian Puzzle. S. Afr. J. Mar. Sci., 19: 159-167.
- Devis-Morales, A., W. Schneider, R. A. Montoya-Sánchez y E. Rodríguez-Rubio. 2008. Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. Geophys. Res. Lett., (35): L20607, doi:10.1029/2008GL035172.
- Díaz, J., C. Velasco y A. Ramírez. 1998. Monitoreo de la pesquería del camarón de aguas someras del Pacífico Colombiano en 1997. Informe Técnico. INPA. Buenaventura. 32 p.

- Figueiredo, M. J., I. Figueiredo y P. B. Machado. 2001. Deep-water penaeid shrimps (Crustacea: Decapoda) from off the Portuguese continental slope: an alternative future resource? *Fish. Res.*, 51 (2-3): 321-326.
- García, L. 2009. Biología reproductiva de dos de las principales especies de camarón de aguas profundas (*Farfantepenaeus brevisrostris* y *Solenocera agassizi*) del Pacífico colombiano. Tesis Biol., Univ. Valle, Cali. 88 p.
- Gómez, M. A. y A. Gracia. 2003. Distribution and abundance of larvae and adults of *Solenocera* (Decapoda, Solenoceridae) in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana.*, 76 (6): 681-698.
- Gómez, M. A. y A. Gracia. 2007. Dispersal patterns of shrimp larvae and postlarvae of the genus *Solenocera*. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42 (2): 157-165.
- Gracia, A., A. Vázquez-Bader, E. Lozano-Alvarez y P. Briones-Fourzán. 2010. Deep-water shrimp (Crustacea: Penaeoidea) off the Yucatan Peninsula (Southern Gulf of Mexico): A potential fishing resource? *J. Shellfish. Res.*, 29 (1): 37-43.
- Hastie, T. J. y R. J. Tibshirani. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London. 344 p.
- Hendrickx, M. 1995. Camarones. 417-537. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter y V.H. Niem (Eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-oriental. Vol. I. Plantas e invertebrados*. FAO, Roma. 646 p.
- INVEMAR. 2010. Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: Año 2009. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8, Santa Marta. 319 p.
- King, M. 2007. *Fisheries biology, assessment and management*. Wiley-Blackwell, London. 400 p.

- Leal-Gaxiola, A., J. López-Martínez, E. A. Chávez, S. Hernández-Vázquez y F. Méndez-Tenorio. 2001. Interannual variability of reproductive period of the brown shrimp, *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) (Decapoda, Natantia). *Crustaceana.*, 74: 839-851.
- López-Martínez, J. 1999. Periodo reproductivo y talla de madurez masiva del camarón de roca *Sicyonia penicillata* (Decápoda: Sicyoniidae) en Bahía Kino, Sonora, México. *Rev. Biol. Trop.*, 47(1-2): 109-117.
- Madrid, N. y W. Angulo. 2002. Evaluación biológico-pesquera del recurso camarón de aguas profundas en el Pacífico colombiano. Marzo 2001-Febrero 2002. Informe técnico, Agropesquera Bahía Cupica Ltda., Buenaventura, Colombia. 70 p.
- Paramo, J., U. Saint-Paul, F. Moreno, M. Pacheco, M. Almanza, E. Rodríguez, G. Ardila y B. Effer. 2010. Crustáceos de profundidad en el Caribe colombiano como un nuevo recurso pesquero. Informe técnico final Colciencias-INCODER-Universidad del Magdalena-ZMT-CITEPT, Santa Marta. 22 p.
- Pezzuto, P., J. Pérez y R. Wahrlich. 2006. Deep-Sea shrimps (Decapoda: Aristeidae): New targets of the deep-water trawling fishery in Brazil. *Braz. J. Oceanogr.*, 54 (2-3): 123-134.
- Poveda, G., A. Jaramillo, M. Gil, N. Quinceno y R. Mantilla. 2001. Seasonality in ENSO-related precipitation, river discharges, soil moisture, and vegetation index in Colombia. *Water Resour. Res.*, 37: 2169-2178.
- Puentes, V., N. Madrid, L. Zapata y W. Niño. 1994. Estudio sobre la biología, dinámica poblacional y pesquería del camarón de aguas profundas *Solenocera agassizi* (Faxon, 1893) en el Pacífico colombiano. *Bol. Cient. INPA.*, 2: 124-133.
- Ramírez-Llodra, E. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Adv. Mar. Biol.*, 43: 87-170.

- Rico-Mejía, F. y M. Rueda. 2007. Evaluación experimental bioeconómica de cambios en la tecnología de captura de camarón con redes de arrastre en aguas someras del Pacífico colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 36: 79-109.
- Rico-Mejía, F. y M. Rueda. 2010. Evaluación del impacto de la pesca industrial de arrastre de camarón en el Pacífico colombiano. 345-350. En: INVEMAR-ACIMAR (Eds.). Libro de resúmenes extendidos XIV Seminario Nacional de Ciencias y Tecnologías del Mar (SENALMAR). Serie de Publicaciones Especiales No. 21, Santa Marta. 578 p.
- Rivoirard, J., J. Simmonds, K. G. Foote, P. Fernandes y N. Bez. 2000. Geostatistic for estimating fish abundance. Blackwell Science Ltd., Londres. 205 p.
- Roa, R., B. Ernst y F. Tapias. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fish. Bull.*, 97: 570-580.
- Rodríguez-Rubio, E. y J. Stuardo. 2002. Variability of photosynthetic pigments in the Colombian Pacific Ocean and its relationship with the wind field using ADEOS-I data, *Proc. Indian. Acad. Sci. Earth Planet. Sci.*, 111 (3): 227-236.
- Rodríguez-Rubio, E., W. Schneider y R. Abarca del Rio. 2003. On the seasonal circulation within Panama Bight derived from satellite observations of winds, altimetry and sea surface temperature. *Geophys. Res. Lett.*, 30: 1410-1413.
- Rothschild, B. J. y T. R. Osborn. 1988. Small scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton. Res.*, 10: 465-474.
- Rueda, M., J. Angulo, N. Madrid, F. Rico y A. Girón. 2006. La pesca industrial de arrastre de camarón en aguas someras del Pacífico colombiano: su evolución, problemática y perspectivas hacia una pesca responsable. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives De Andrés"-INVEMAR. Santa Marta. 60p.

- Rueda, M., F. Rico-Mejía, W. Angulo, A. Girón, A. Rodríguez, L. García y L. Arenas. 2010. Evaluación biológico-pesquera del estado de las poblaciones de camarón de aguas profundas, mediante la aplicación de métodos directos (prospección pesquera) e indirectos (estadísticas de captura y esfuerzo) en el Pacífico colombiano. Informe final, INVEMAR-Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Santa Marta. 130 p.
- Rueda, M., F. Rico-Mejía, A. Rodríguez, C. García, J. Viaña y R. Riascos. 2011. Programa de investigación para el desarrollo de nuevas pesquerías de aguas profundas en el Pacífico colombiano con énfasis en el recurso camarón. Segundo informe de avance, INVEMAR-Colciencias-INCODER-ACODIARPE, Santa Marta. 10 p.
- Stoner, A. W., J. P. Manderson y J. P. Pessutti. 2001. Spatially explicit analysis of estuarine habitat for juvenile winter flounder: combining generalized additive models and geographic information systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 213: 253-271.
- Tchantsev, V. y E. Cabrera. 1998. Algunos aspectos de investigación de la formación del régimen oceanográfico en el Pacífico colombiano. *Bol. Cient. CCCP.*, 7: 7-19.
- Wehrtmann, I. y V. Nielsen-Muñoz. 2009. The deepwater fishery along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 37 (3): 543-554.
- Wood, S. 2006. *Generalized Additive Models: An introduction with R*. Chapman and Hall/CRC. New York. 385 p.

Tabla 1. Resultados de la modelación GAM (familia Gaussiana) usada para determinar la relación entre la distribución espacial de la madurez (número de hembras maduras) de *Solenocera agassizi* y las variables predictoras (profundidad, temperatura de fondo, materia orgánica y latitud) durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. GCV es el criterio de validación cruzada generalizado del modelo. EE es el error estándar.

	Modelo 1	Modelo 2
Intercepto (EE)	4,43 (0,58)	4,43 (0,58)
s(Profundidad)	3,71*	-
s(Temperatura de fondo)	-	3,26*
s(Materia orgánica)	1,0	1,0
s(Latitud)	2,01*	1,89*
Devianza explicada (%)	38,0	36,0
GCV score	28,44	28,92
N	77	77

*significativo ($p < 0.05$)



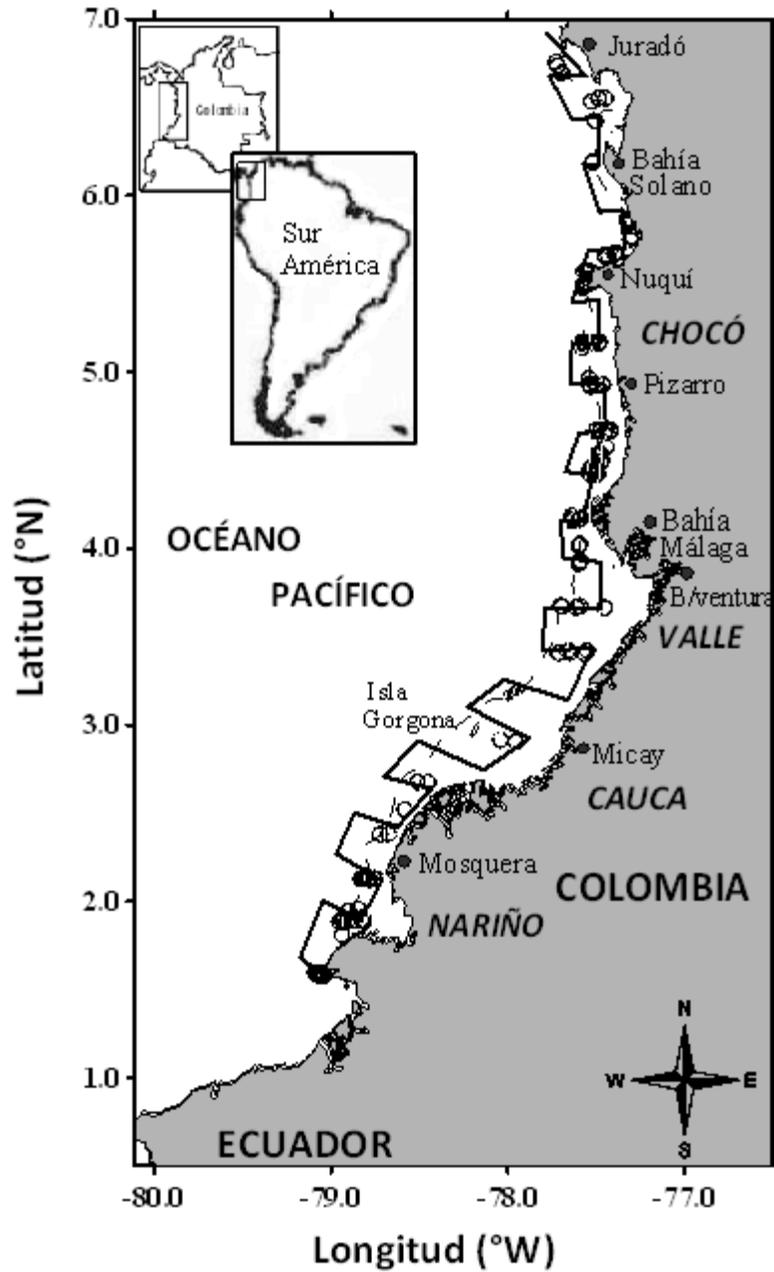


Figura 1. Área de estudio presentando las estaciones (círculos vacíos) y el diseño de muestreo (líneas negras) durante los cruceros de investigación en el Pacífico colombiano en 2009. La isóbata de 200 m (línea punteada).

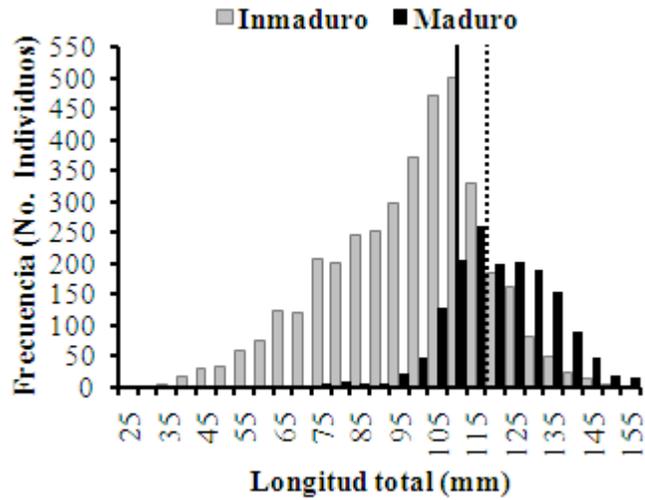


Figura 2. Histograma de tallas (mm de LT) de hembras inmaduras (barras grises) y maduras (barras negras) de *Solenocera agassizi* durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. Se detallan la talla media de captura (TMC; línea vertical continua) y la talla media de madurez sexual (LT_{50%}; línea vertical punteada).



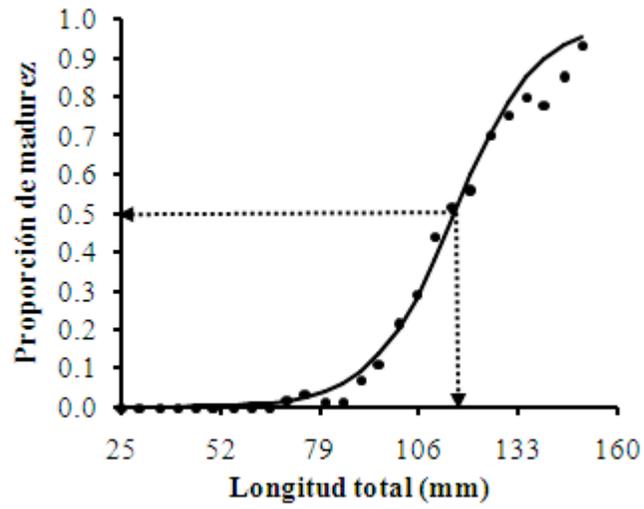


Figura 3. Curva de madurez sexual para hembras de *Solenocera agassizi* ajustada con una función binomial basada en máxima verosimilitud. Proporción de madurez (círculos) y modelo ajustado (línea continua).



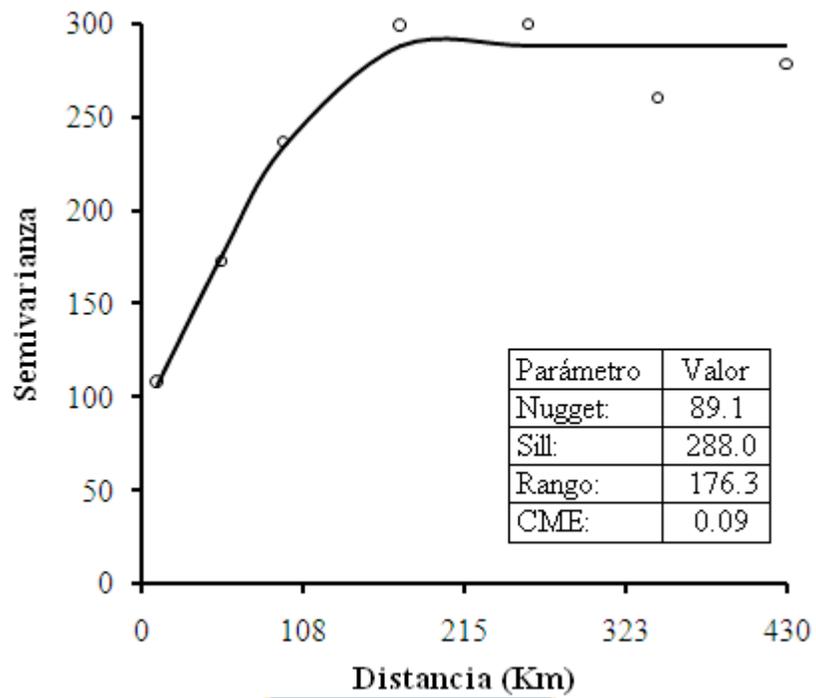
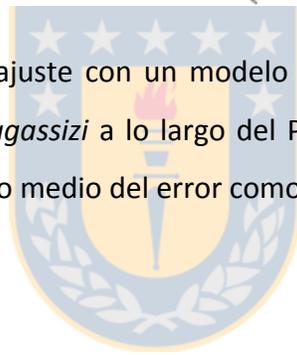


Figura 4. Variograma isotrópico y ajuste con un modelo esférico de la madurez (número de hembras maduras) de *Solenocera agassizi* a lo largo del Pacífico colombiano durante enero y febrero de 2009. CME es el cuadrado medio del error como resultado de la validación cruzada.



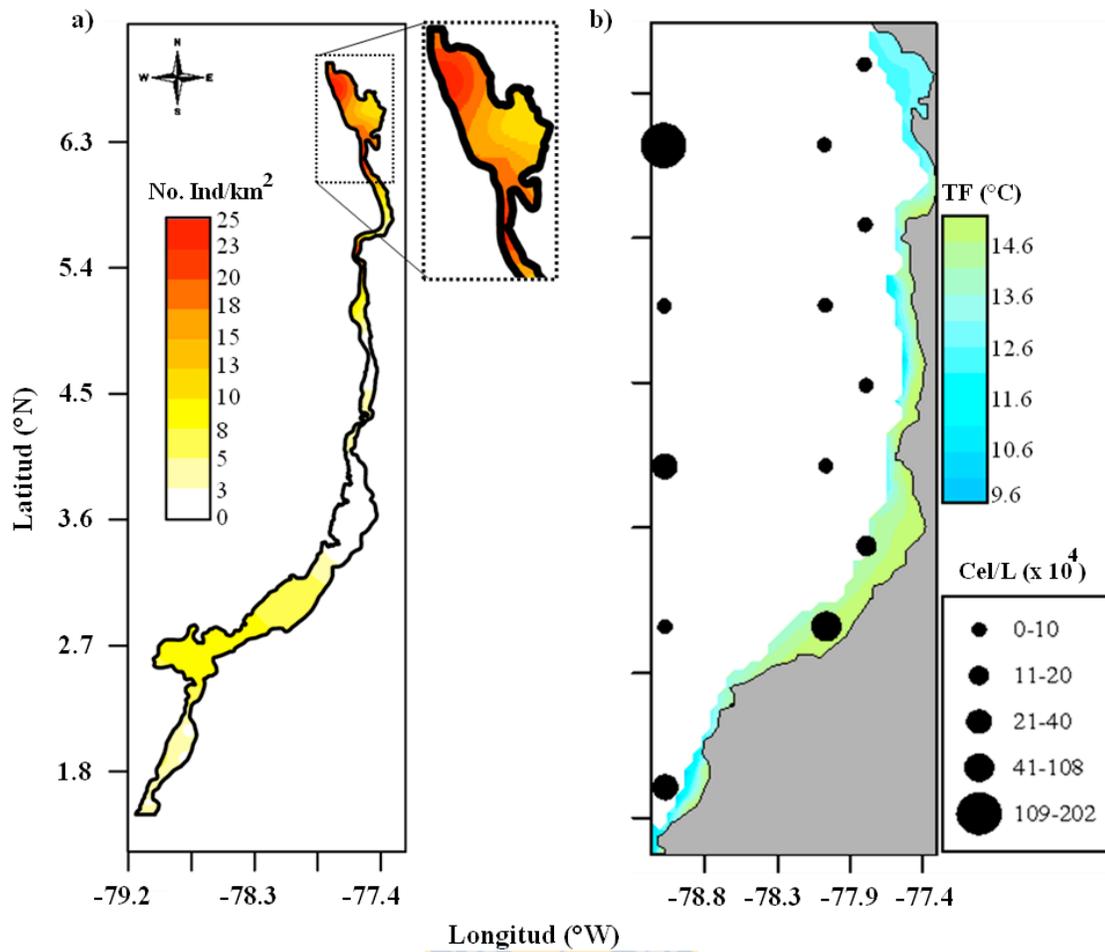


Figura 5. Distribución espacial de: **a)** madurez (número de hembras maduras) de *Solenocera agassizi* durante enero-febrero de 2009 (periodo reproductivo); **b)** Temperatura de fondo (TF; °C) durante enero-febrero de 2009, y fitoplancton superficial (células/Lx10⁴) durante marzo de 2009 (periodo de alta productividad) en el Pacífico colombiano.

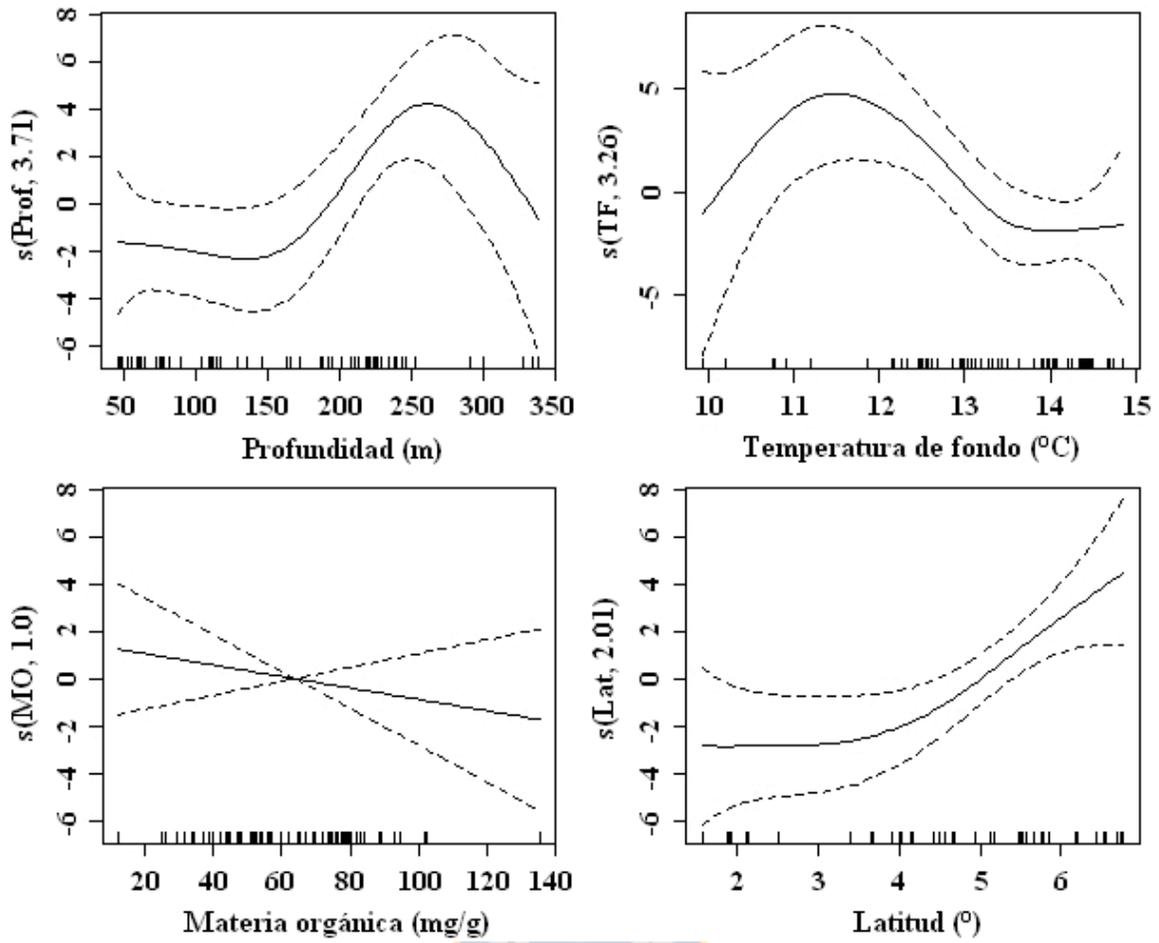


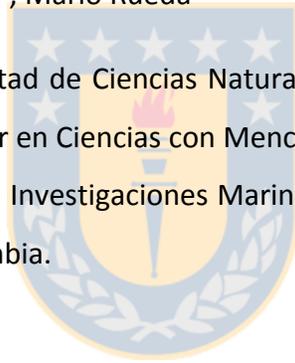
Figura 6. Modelación GAM (familia Gaussiana) de la relación entre la madurez (número de hembras maduras) de *Solenocera agassizi* y las variables predictoras (profundidad, temperatura de fondo, materia orgánica y latitud) durante enero-febrero de 2009 en el Pacífico colombiano.

CAPÍTULO II

Estructura espacial de camarones penaeidos y su relación con las condiciones ambientales en el Pacífico colombiano

Alfredo Rodríguez^{1,2}, Luis A. Cubillos¹, Mario Rueda²

¹ Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Departamento de Oceanografía, Programa Magíster en Ciencias con Mención Pesquerías. Casilla 160–C, Cabina 10. Concepción, Chile; ² Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR. Cerro Punta Betín, A.A 1016, Santa Marta, Colombia.



Artículo enviado a: Ciencias Marinas

RESUMEN

Los camarones penaeidos son crustáceos de alto valor comercial que habitan en regiones tropicales y subtropicales, y el estudio de la relación entre la abundancia y variables ambientales es un aspecto importante para el manejo pesquero. En este estudio, se evaluó la estructura espacial del camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris*, y su relación con las condiciones ambientales en el Pacífico colombiano. La estructura espacial fue analizada usando técnicas geoestadísticas y la relación con el ambiente a través de Modelos Aditivos Generalizados. Durante el periodo de enero-febrero el camarón se encontró hacia el norte del Pacífico colombiano, donde los patrones de circulación atmosférica en el área oceánica favorecen la surgencia costera con incrementos de la productividad fitoplanctónica al inicio del año en el Golfo de Panamá. A mediados del año el camarón se localizó generalmente hacia latitudes medias (4°N-5°30'N), lo cual sugiere un patrón migratorio reproductivo de camarones adultos en sentido sur-norte cuando ocurre el enfriamiento del agua (<13 °C) y aumento de la productividad. Probablemente, estos factores favorecen la estrategia reproductiva por la disponibilidad de alimento para los estados larvales. Los camarones de tallas menores se localizaron principalmente en la zona centro-sur, donde el borde costero está cubierto por extensas formaciones de manglar y áreas estuarinas. Se concluye que las variables ambientales modulan la estructura espacial del camarón, y además, que la zona norte reúne condiciones favorables para una potencial área de desove en el Pacífico colombiano. Esta información es fundamental para apoyar las decisiones de manejo de la pesquería, considerando un aprovechamiento sostenible del recurso y la protección de los hábitats esenciales.

PALABRAS CLAVE: Camarón, Espacial, Geoestadística, Modelación GAM, Ambiente, Pacífico Colombiano.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la estructura espacial de los recursos marinos y los mecanismos biológicos y ambientales responsables de cambios en la distribución de las especies, es un aspecto fundamental para el manejo pesquero (Orenzas y Jameison, 1998; Cury *et al.*, 2003; Hedger *et al.*, 2004). Los camarones penaeidos son crustáceos de alto valor comercial que habitan en regiones tropicales y subtropicales (Gillett, 2008), y son reconocidos por su complejo ciclo de vida que incluye periodos en ambientes estuarinos y oceánicos, y además por la preferencia de condiciones particulares del hábitat importantes para la sobrevivencia (García y Le Reste, 1981; Hendrickx, 1995; Gribble *et al.*, 2007).

En el Pacífico de Colombia la pesquería de camarón industrial constituye una fuente importante de empleo, ingresos y divisas, por lo tanto es un recurso clave para la economía nacional. La pesca de camarón está dividida operacionalmente en dos grupos de recursos: el Camarón de Aguas Someras (CAS) y el Camarón de Aguas Profundas (CAP). Del primero hacen parte principalmente las especies *Litopenaeus occidentalis* y *Xiphopenaeus riveti*, que conforman un recurso actualmente sobrexplotado como resultado del exceso en el esfuerzo de la flota artesanal, pescando juveniles y subadultos cerca a la costa, e industrial, usando redes de arrastre dirigidas a la población adulta mar afuera (Mora, 1988; Rueda *et al.*, 2006). El segundo grupo, es una pesquería actualmente en plena explotación que opera por encima de los 70 m de profundidad y está dirigida al camarón rojo *Solenocera agassizi* y el pink *Farfantepenaeus brevirostris* (INVEMAR, 2009, 2010). Los registros históricos de captura y esfuerzo del CAP, describen la dinámica en la pesquería, la cual alcanzó la máxima abundancia relativa (61 t/barco) a mediados de los años 90's durante su fase de desarrollo. Sin embargo, producto del incremento del esfuerzo de pesca (más de 40 barcos/año), la abundancia relativa tiende a decrecer (Figura 1). Este escenario alerta la necesidad de regular esta pesquería mediante cambios en el esfuerzo de pesca. Si bien en los últimos años esta pesquería es regulada con medidas operacionales (cuotas de pesca), las mismas son poco controladas y carecen de información científica para sustentar estrategias de manejo basadas en el ecosistema. En efecto la administración pesquera, desconoce el componente espacio-temporal y ambiental del CAP

para el diseño de estrategias de conservación que incorporen los hábitats críticos para este recurso.

Las estrategias de manejo en peces e invertebrados deben considerar un contexto espacial y ambiental como uno de los criterios principales para alcanzar la sustentabilidad (FAO, 2009). La alta variabilidad espacial de las especies en gran parte se debe a procesos biológicos (e.g. migración reproductiva, reclutamiento) y/o la influencia de factores ambientales que modulan los patrones espacio-temporales de los recursos (Perry y Smith, 1994; Perry *et al.*, 1999; Cartes *et al.*, 2008). La identificación de la estructura espacial en poblaciones marinas y su asociación con el ambiente, es una herramienta muy útil para apoyar el diseño de medidas de regulación, tales como, cuotas de captura, tallas límites y/o áreas cerradas a la pesca (Castrejón *et al.*, 2005; Carlucci *et al.*, 2009). El objetivo de este estudio fue evaluar la estructura espacial del camarón *S. agassizi* y *F. brevis*, y determinar su relación con las variables ambientales en el Pacífico colombiano.



2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El área de estudio fue la costa del Pacífico colombiano desde Bahía Ancón de Sardinas ($01^{\circ} 33'N-79^{\circ} 20'W$) en el sur, hasta cercanías de Juradó ($06^{\circ} 58,8'N-77^{\circ} 40,7'W$) en el norte (Figura 2). La zona norte se extiende desde los límites con Panamá hasta Cabo Corrientes en Chocó y se caracteriza por la presencia de acantilados, una plataforma profunda y estrecha de aproximadamente 1 ó 2 millas náuticas (mn) con sustrato predominantemente rocoso. También se identifican arenas carbonatadas biogénicas y arenas lodosas (Cantera y Contreras, 1993; Quintero, 1993; Díaz *et al.*, 1998). La zona centro y sur, entre Cabo Corrientes y Pasacaballos en Nariño, presenta una plataforma más extensa y rellena de sedimentos marinos en su mayoría de origen fluvial provenientes de numerosos ríos que desembocan en la costa, lo cual

determina que la costa sea baja con playas arenosas y extensas formaciones de manglares en áreas estuarinas (Díaz *et al.*, 1998).

El clima del Pacífico está influenciado por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) que promueve la nubosidad alta y lluvias ocasionada por la inestabilidad de las masas de aire húmedo y caliente (Tchantsev y Cabrera, 1998; Poveda *et al.*, 2001). Los patrones de circulación atmosférica en el área oceánica favorecen la divergencia del agua costa afuera al inicio del año, con incrementos de la productividad debido a la surgencia en el Golfo de Panamá (Forsbergh, 1969; Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003).

2.2. Diseño de muestreo

Se realizaron dos cruceros de investigación para evaluar la estructura espacial de *S. agassizi* y *F. brevis* durante el periodo enero-febrero (época reproductiva) y mayo-junio (principal época de pesca) de 2009. El diseño de muestreo fue sistemático adaptativo con transectos paralelos entre sí y perpendiculares a la costa y espaciados cada 10 mn, que cubrieron profundidades entre 50 y 450 m (Figura 2). En cada estación se recolectaron muestras biológicas para determinar la captura por unidad de área (CPUA; kg/km²) y la estructura de tallas (mm de Longitud Total, definida como la longitud desde la parte anterior del rostrum hasta el telson). La condición reproductiva del camarón fue evaluada mediante observación macroscópica del grado de desarrollo ovárico (color y volumen ocupado por la gónada), mediante los estados: I) inmaduro, gónadas tubulares, delgadas y traslúcidas que están confinadas en la región abdominal y poco desarrolladas en la parte anterior; II) en desarrollo, gónadas más gruesas y de color amarillo pálido que alcanzan una parte del cefalotórax; III) en maduración, gónadas gruesas y granulosas que ocupan gran parte de la región dorsal. En *F. brevis* las gónadas son de color verde oscuro y en *S. agassizi* café oscuro; IV) maduro, gónadas gruesas y granulosas que ocupan toda la región dorsal, desde la parte anterior del cefalotórax hasta el telson; V) desove, las gónadas se pueden diferenciar en la región dorsal, son delgadas y flácidas por la expulsión de los huevos (Puentes *et al.*, 1994; López-Martínez, 1999; García, 2009). Para los análisis se consideró los estados I y II como inmaduros, y estados

III, IV y V como maduros. Las variables temperatura de fondo y profundidad fueron medidas mediante una sonda CTDO Ocean Seven 316Plus, mientras que muestras del sustrato se colectaron con una draga Van Veen para determinar el tipo de sedimento y el contenido de materia orgánica. El tipo de sedimento se determinó mediante un análisis granulométrico (tamizaje) con el fin de estimar el porcentaje de sedimento retenido en cada tamiz y cuantificarlo en términos del tamaño medio del grano (valores PHI) siguiendo la escala de clasificación de Udden-Wentworth (Buchanan, 1984). El contenido de materia orgánica (MO) en sedimentos se analizó por el método de calcinación, el cual considera la diferencia entre el peso del sedimento seco y calcinado.

2.3. Análisis espacial

Técnicas geoestadísticas (Conan, 1985; Petitgas, 1996; Rivoirard *et al.*, 2000) fueron usadas para analizar la estructura espacial de la CPUA, las tallas y madurez del camarón. El variograma experimental se definió como la diferencia cuadrática media de dos puntos separados por una distancia h :

$$y(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2$$

donde y es el variograma en función de la distancia (h , medida en km); N es el número de pares de datos separados por h ; $Z(x_i)$ es el valor de la variable en la muestra (x_i); $Z(x_i + h)$, es el valor de la variable separada por x_i y h . Se ajustaron modelos gaussiano, esférico y exponencial al variograma experimental y se escogió el mejor modelo mediante la validación cruzada que produjo el menor valor del cuadrado medio del error (Cressie, 1993; Bez, 2002). La distribución espacial y estacional del contenido de materia orgánica en sedimentos fue descrito mediante un análisis cartográfico.

2.4. Modelos Aditivos Generalizados

Para determinar la relación entre el camarón y las variables ambientales (profundidad, temperatura de fondo, materia orgánica y tipo de sedimento) y espacial (latitud), se utilizaron

Modelos Aditivos Generalizados (GAM). La técnica de modelación GAM se deriva de los Modelos Lineales Generalizados (GLM), y permite estimar la relación entre una variable respuesta y predictores aditivos, mediante el uso de funciones suavizadoras no-paramétricas (Hastie y Tibshirani, 1990; Fox *et al.*, 2000; Crawley, 2007):

$$y_i \sim \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(X_i) + \varepsilon_i$$

donde y_i es la función que define la variable respuesta con el predictor aditivo, α es el intercepto, X_i son los predictores aditivos, f_i son las funciones suavizadoras y ε_i es el error con $\sim N(0, \sigma^2)$. Se usó la librería 'mgcv' de Wood (2006) para el programa y lenguaje R versión 2.9.2 (R Development Core Team, 2010), y los modelos fueron seleccionados sobre la base del nivel de significancia (valor-p), la devianza explicada, y el grado de validación de las predicciones hechas por el modelo usando el Generalized Cross Validation Criterion (GCV):

$$GCV = \frac{nD}{(n-m)^2}$$

donde n el número de datos, D es la devianza y m son los grados de libertad efectivos del modelo.

3. RESULTADOS

3.1. Estructura espacial

La estructura espacial del camarón fue explicada por variogramas omnidireccionales isotrópicos (Figura 3 y 4), una vez se determinó similar autocorrelación espacial en variogramas direccionales (resultados no presentados). Los modelos de variograma ajustados presentaron una estructura no resuelta por el diseño de muestreo, que consideró entre el 23,7 y 41,1% de la varianza total (Tabla 1). Este efecto nugget fue asociado a pequeñas variaciones que ocurren a una escala espacial que no es explicada por el modelo. El rango de autocorrelación para la

CPUA de *S. agassizi* entre enero-febrero fue más alto (327,8 km) que en el periodo de mayo-junio con 126,2 km (Tabla 1). Esto está relacionado a la agregación reproductiva con alta densidad de camarón al inicio del año. En la zona norte, *S. agassizi* mostró CPUA alta en el periodo de enero y febrero, caracterizada por camarones de tallas mayores y con avanzado estado de madurez entre el sector de Bahía Solano y Juradó; mientras que las tallas menores se ubicaron al sur del área de estudio (Figura 5a-c). Durante el periodo de mayo y junio CPUA alta fue detectada principalmente hacia la zona centro (4°N-5,5°N) del Pacífico colombiano (Figura 6a-c). Aunque también se registraron camarones de tallas mayores en la zona sur (Figura 6b).

Por otro lado, la especie *F. brevis* entre enero y febrero aunque fue menos abundante en la zona norte, se detectaron camarones de tallas mayores y maduros en ~5,7°N de latitud (Figura 5d-f, respectivamente). Valores altos de CPUA se localizaron principalmente en la zona centro-sur entre 2,5°N y 4,7°N, en la que destaca hacia ~3°N una agregación particularmente de tallas menores muy cerca de la costa (Figura 5e). Esto indica el comportamiento más costero de *F. brevis* respecto a *S. agassizi* (especie reconocida por su presencia a mayor profundidad). Durante el periodo mayo-junio *F. brevis* presentó CPUA alta hacia la zona centro-norte entre 4,4°N-6,3°N (Figura 6d), aunque las tallas mayores se ubicaron principalmente en ~4°N y en el sur las tallas menores (Figura 6e).

El contenido de materia orgánica presentó cambios a nivel espacio-temporal durante los periodos evaluados. Entre enero y febrero esta variable mostró el mayor contenido de MO (>80 mg/g) principalmente hacia la zona norte y con un gradiente positivo desde la costa (Figura 7a). Por el contrario, durante el periodo de mayo-junio presentó un leve aumento (hasta 180 mg/g), localizando valores altos hacia la zona centro-sur (>130 mg/g; Figura 7b). En ambos periodos, esta variable mostró un gradiente que incrementa hacia la costa.

3.2. Relaciones entre abundancia y condiciones ambientales

Los resultados de la modelación GAM mostraron que el camarón está asociado significativamente con las variables ambientales en el Pacífico colombiano. La temperatura de fondo, la profundidad, la materia orgánica y latitud, fueron los predictores que mejor

explicaron la relación no-lineal de camarón en los dos periodos evaluados (Tabla 2 y 3). Durante el periodo de enero y febrero *S. agassizi* se asoció con las condiciones ambientales características de latitud alta en el Pacífico colombiano. Valores altos de CPUA se relacionaron principalmente con mayor contenido de materia orgánica (>100 mg/g), las tallas mayores con profundidades superiores a los 200 m y temperaturas frías (<13°C), mientras que camarones maduros se asociaron con profundidades entre 180-300 m y temperaturas <13 °C (Figura 8a-h). CPUA alta de *F. brevis* se relacionó con profundidades <100 m, temperaturas entre 13-15 °C y materia orgánica <40 mg/g, mientras que tallas mayores con profundidades entre 100-160 m y temperaturas entre 13-14 °C. Los camarones maduros se asociaron con profundidades <100 m, temperaturas entre 13-15 °C y latitud media (Figura 9a-h).

En el periodo de mayo y junio CPUA alta de *S. agassizi* se asoció con profundidades entre 200-300 m, temperaturas <15 °C y materia orgánica <80 mg/g, y tallas mayores con alta latitud. Los camarones maduros se relacionaron con temperaturas <15 °C y latitud alta (Figura 10a-g). Valores altos de CPUA en *F. brevis* se asociaron con profundidades <150 m, temperaturas entre 15-20 °C y latitud alta. Las tallas mayores se asociaron con profundidades entre 100-200 m y temperaturas <18 °C, y la madurez con profundidades entre 50-200 m y temperaturas entre 15-20 °C (Figura 11a-g).

4. DISCUSIÓN

Las variables ambientales tienen influencia significativa en la distribución espacial y modulan la preferencia de hábitats en organismos invertebrados (Somers, 1994; Clark *et al.*, 2004). En efecto, la temperatura, la profundidad y materia orgánica fueron los predictores ambientales que mejor explicaron la dependencia espacial del camarón.

Los patrones de distribución espacial identificados mostraron que *S. agassizi* y *F. brevis* se localizaron entre enero y febrero hacia el norte del Pacífico colombiano, donde los patrones de circulación atmosférica en el área oceánica favorecen la surgencia costera con incrementos de

la productividad fitoplanctónica al inicio del año en el Golfo de Panamá (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Devis-Morales *et al.*, 2008). En contraste, a mediados del año estas especies se encontraron generalmente hacia latitudes medias (4°N-5°30'N), lo cual puede describir un patrón migratorio reproductivo de camarones adultos en sentido sur-norte al inicio del año cuando ocurre el enfriamiento del agua (<13 °C) y un aumento de la productividad, factores que favorecen la estrategia reproductiva por la disponibilidad de alimento para los estados larvales (Pitts, 1999; Castilho *et al.*, 2007). Debido a que los camarones penaeidos tienen varias fases de desarrollo y frecuentemente ocupan diferentes hábitats, la migración reproductiva es un aspecto muy importante para su ciclo de vida (Riera *et al.*, 2000; Macia, 2004). Se conoce que en camarones penaeidos la actividad reproductiva está asociada a los periodos de alta productividad donde se maximiza la disponibilidad de alimento (Gómez y Gracia, 2003, 2007).

La presencia de camarones de tallas mayores hacia la zona norte y tallas menores en la zona centro-sur, muestra la segregación espacial de acuerdo a la selección del hábitat entre adultos y juveniles (Dall *et al.*, 1990). De hecho, los camarones penaeidos presentan patrones batimétricos en la estructura de tallas, lo cual explica la diferencia en la distribución en función de condiciones particulares del hábitat (Castrejón *et al.*, 2005). En este sentido, se conoce que la zona centro-sur del Pacífico colombiano, tiene una plataforma más extensa con áreas estuarinas y manglar a lo largo del borde costero (Díaz *et al.*, 1998). Estas características son importantes para el asentamiento de estados juveniles, debido a que esta zona ofrece condiciones para la disponibilidad de alimento y refugio de los depredadores, aspectos que son fundamentales para la sobrevivencia, el crecimiento y el éxito del reclutamiento (Dawe *et al.*, 2000; Macia, 2004).

Considerando la estructura espacial del camarón identificada en este estudio, fue lógica su relación con las variables ambientales descriptoras de hábitats en el Pacífico colombiano. En este caso, la profundidad y el tipo de sustrato son fundamentales para la protección y refugio de los camarones, mientras que el contenido de materia orgánica y la temperatura fueron indicadores en la disponibilidad de alimento. En efecto, la variación espacio-temporal de la materia orgánica mostró valores altos hacia la centro-sur a mediados del año, lo cual fue

consistente con el patrón espacial exhibido en el camarón. Durante esta época se generan precipitaciones altas (Poveda *et al.*, 2001), condición que induce un aporte significativo de los ríos hacia la costa y por lo tanto, un aumento en el contenido de materia orgánica en la zona. El tipo de sustrato se identifica como uno de los factores de mayor importancia en los patrones de distribución y abundancia de crustáceos marinos (Baltz y Jones, 2003; Castilho *et al.*, 2008).

Los resultados sugieren que las variables ambientales modulan la estructura espacial del camarón, determinando que la zona norte del Pacífico colombiano es un área de desove para el camarón y además, que la zona centro-sur tiene condiciones favorables para el asentamiento de juveniles. Esta información es fundamental para apoyar las decisiones de manejo de la pesquería, considerando un aprovechamiento sostenible del recurso, y la protección de hábitats esenciales.

5. REFERENCIAS

- Baltz, D.M. y R.F. Jones. 2003. Temporal and spatial patterns of microhabitat use by fishes and decapod crustaceans in a Louisiana estuary. *Trans. American Fish. Soc.*, 132: 662-678.
- Bez, N. 2002. Global fish abundance estimation from regular sampling: the geostatistical transitive method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 1921-1931.
- Buchanan, J. B. 1984. Sediment analysis. 41-45. In: Holme, N. A. y A. D. McIntyre (Eds.). *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell, Oxford, London. 387p.
- Cantera, J. y R. Contreras. 1993. Ecosistemas costeros. 65-79. En: Leyva, P. (Eds.). *Colombia Pacífico*. Fondo FEN Colombia, Bogotá. 396p.
- Carlucci, R., G. Lembo, P. Maiorano, F. Capezzuto, C. Marano, L. Sion, M. Spedicato, N. Ungaro, A. Tursi y G. D'Onghia. 2009. Nursery areas of red mullet (*Mullus barbatus*), hake (*Merluccius merluccius*) and deep-water rose shrimp (*Parapenaeus longirostris*) in the Eastern-Central Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.*, 83: 529-538.

- Cartes, J. E., V. Papiol y B. Guijarro. 2008. The feeding and diet of the deep-sea shrimp *Aristeus antennatus* off the Balearic Islands (Western Mediterranean): Influence of environmental factors and relationship with the biological cycle. *Progress in Oceanography.*, 79: 37-54.
- Castilho, A.L., R.C. Costa, A. Fransozo y E. Boschi. 2007. Reproductive pattern of the South American endemic shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea), off São Paulo State, Brazil. *Rev. Biol. Trop.*, 55(1): 39-48.
- Castilho, A.L., M. Furlan, R. Costa y V. Fransozo. 2008. Abundance and temporal-spatial distribution of the rock shrimp *Sicyonia dorsalis* KINGSLEY, 1878 (Decapoda, Penaeoidea) from the northern coast of Sao Paulo state, Brazil. *Mar. Biodiv.*, 38(1): 75-83.
- Castrejón, H., R. Pérez y O. Defeo. 2005. Spatial structure and bathymetric patterns of penaeoid shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Fish. Res.*, 72: 291-300.
- Clark, R., J. Christensen, M. Monaco, P. Caldwell, G. Matthews y T. Minello. 2004. A habitat-use model to determine essential fish habitat for juvenile brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) in Galveston Bay, Texas. *Fish. Bull.*, 102: 264-277.
- Conan, G.Y. 1985. Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques. ICES CM/K:30.
- Crawley, M. 2007. *The R Book*. John Wiley and Sons, New York. 942p.
- Cressie, N.A.C. 1993. *Statistics for spatial data*. John. Wiley and Sons, New York. 900p.
- Cury, P., L. Shannon y Y. Jai-Shin. 2003. The Functioning of Marine Ecosystems: a Fisheries Perspective. FAO. *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. 103-123.
- Dall W., B. J. Hill, P. C. Rothlisberg y D. J. Staples. 1990. The biology of the Penaeidae. *Adv. Mar. Biol.*, 27: 1-489.

- Dawe, E. G., E. Colbourne y K. F. Drinkwater. 2000. Environmental effects on recruitment of short-finned squid (*Illex illecebrosus*). ICES. J. Mar. Sci., 57: 1002-1013.
- Devis-Morales, A., W. Schneider, R. A. Montoya-Sánchez y E. Rodríguez-Rubio. 2008. Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. Geophys. Res. Lett., 35: L20607, doi:10.1029/2008GL035172.
- Díaz, J., C. Velasco y A. Ramírez. 1998. Monitoreo de la pesquería del camarón de aguas someras del Pacífico Colombiano en 1997. Informe Técnico. INPA. Buenaventura. 32p.
- FAO. 2009. The state of the world fisheries and aquaculture 2008. FAO. Rome. 218p.
- Forsbergh, E.D. 1969. On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama bight. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull., 14: 49-259. In: Díaz-Ochoa, J. y R. Quiñones. 2008. Relationship of precipitation, freshwater input, and sea level height with the abundance of the white shrimp (*Litopenaeus occidentalis*; Street, 1871) off Buenaventura, eastern tropical Pacific. Fish. Res., 92: 148-161.
- Fox, C.J., C.M. O'Brien, M. Dickey-Collas y R.D. Nash. 2000. Patterns in the spawning of cod (*Gadus morhua* L.), sole (*Solea solea* L.) and plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the Irish Sea as determined by generalized additive modeling. Fish. Ocean., 9: 33-49.
- García, L. 2009. Biología reproductiva de dos de las principales especies de camarón de aguas profundas (*Farfantepenaeus brevisrostris* y *Solenocera agassizi*) del Pacífico colombiano. Tesis Biol., Univ. Valle, Cali. 88p.
- García, S. y L. Le Reste. 1981. Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. FAO Fish. Tech. Pap. No. 203. Rome. 210p.
- Gillett, R. 2008. Global study of shrimp fisheries. FAO Fish. Tech. Paper. No. 475. Rome. 331p.
- Gómez, M. A. y A. Gracia. 2003. Distribution and abundance of larvae and adults of *Solenocera* (Decapoda, Solenoceridae) in the southwestern Gulf of Mexico. Crustaceana., 76(6): 681-698.

- Gómez, M. A. y A. Gracia. 2007. Dispersal patterns of shrimp larvae and postlarvae of the genus *Solenocera*. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(2): 157-165.
- Gribble, N. A., T. J. Wassenberg y C. Burrige. 2007. Factors affecting the distribution of commercially exploited penaeid prawns (shrimp) (Decapod:Penaeidae) across the northern Great Barrier Reef, Australia. *Fish. Res.*, 85: 174-185.
- Hastie, T.J. y R.J. Tibshirani. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London. 344p.
- Hedger, R., E. McKenzie, M. Heath, P. Wright, B. Scott, A. Gallego y J. Andrews. 2004. Analysis of the spatial distributions of mature cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) abundance in the North Sea (1980-1999) using generalised additive models. *Fish. Res.*, 70: 17-25.
- Hendrickx, M. 1995. Camarones. 417-537. In: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter y V.H. Niem (Eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-oriental. Vol. I. Plantas e invertebrados*. FAO, Roma. 646p.
- INVEMAR. 2009. Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: Año 2008. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8. Santa Marta. 244p.
- INVEMAR. 2010. Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: Año 2009. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8. Santa Marta. 319p.
- López-Martínez, J. 1999. Periodo reproductivo y talla de madurez masiva del camarón de roca *Sicyonia penicillata* (Decápoda: Sicyoniidae) en Bahía Kino, Sonora, México. *Rev. Biol. Trop.*, 47(1-2): 109-117.
- Macia, A. 2004. Juvenile Penaeid shrimp density, spatial distribution and size composition in four adjacent habitats within a Mangrove-Fringed Bay on Inhaca Island, Mozambique. *Western Indian Ocean J. Mar. Sci.*, 3(2): 163-178.

- Mora, O. 1988. Análisis de la pesca de langostino (*Penaeus [Litopenaeus] occidentalis* Street) efectuada por la flota camaronera de Buenaventura y el trasmallo “electrónico”. Trianea. Act. Cient. Tecn. INDERENA. 1: 193-207.
- Orenzans, J. M. y G. S. Jamieson. 1998. The assessment and management of spatially structured stocks: an overview of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. In: Jamieson, G.S., Campbell, A. (Eds.), Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. Canadian Special Publications on Fisheries and Aquatic Science 125, pp. 441-460.
- Perry R. I. y S. J. Smith. 1994. Identifying habitat associations of marine fishes using survey data: An application to the NW Atlantic. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 51: 589-602.
- Perry, R. I., C. J. Walters y J. A. Boutillier. 1999. A framework for scientific advice for the management of new and developing invertebrate fisheries. Rev. Fish Biol. Fisheries., 9: 125-150.
- Petitgas, P. 1996. Geostatistics and their applications to fisheries survey data. In: Megrey, A. y E. Moskness (Eds.). Computers in Fisheries Research. Chapman and Hall, London. 113-142p.
- Pitts, P. 1999. Effects of summer upwelling on the abundance and vertical distribution of fish and crustacean larvae off central Florida’s Atlantic coast. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology., 235: 135-146.
- Poveda, G., A. Jaramillo, M. Gil, N. Quinceno y R. Mantilla. 2001. Seasonality in ENSO-related precipitation, river discharges, soil moisture, and vegetation index in Colombia. Water Resour. Res., 37: 2169-2178.
- Puentes, V., N. Madrid, L. Zapata y W. Niño. 1994. Estudio sobre la biología, dinámica poblacional y pesquería del camarón de aguas profundas *Solenocera agassizi* (Faxon, 1893) en el Pacífico colombiano. Bol. Cient. INPA., 2: 124-133.

- Quintero, R. 1993. Manual de pesca por el método de área barrida. Bol. Cient. CIOH., 14: 145-155.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Riera P., P. A. Montagna, R. D. Kalke y P. Richard. 2000. Utilization of estuarine organic matter during growth and migration by juvenile brown shrimp *Penaeus aztecus* in a South Texas estuary. Mar. Ecol. Progr. Ser., 199: 205-216.
- Rivoirard, J., J. Simmonds, K.G. Foote, P. Fernandes y N. Bez. 2000. Geostatistic for estimating fish abundance. Blackwell Science Ltd. London. 205p.
- Rodríguez-Rubio, E. y J. Stuardo. 2002. Variability of photosynthetic pigments in the Colombian Pacific Ocean and its relationship with the wind field using ADEOS-I data, Proc. Indian. Acad. Sci. Earth Planet. Sci., 111(3): 227-236.
- Rodríguez-Rubio, E., W. Schneider y R. Abarca del Rio. 2003. On the seasonal circulation within Panama Bight derived from satellite observations of winds, altimetry and sea surface temperature. Geophys. Res. Lett., 30: 1410-1413.
- Rueda, M., J. Angulo, N. Madrid, F. Rico y A. Girón. 2006. La pesca industrial de arrastre de camarón en aguas someras del Pacífico colombiano: su evolución, problemática y perspectivas hacia una pesca responsable. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives De Andrés" - INVEMAR. Santa Marta. 60p.
- Somers, I. F. 1994. Species composition and distribution of commercial penaeid prawn catches in the Gulf of Carpentaria, Australia, in relation to depth and sediment type. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 45: 317-335.
- Tchantsev, V. y E. Cabrera. 1998. Algunos aspectos de investigación de la formación del régimen oceanográfico en el Pacífico colombiano. Bol. Cient. CCCP., 7: 7-19.

Wood, S. 2006. Generalized Additive Models: An introduction with R. Chapman and Hall/CRC.
New York. 385p.



Tabla 1. Resumen del análisis geoestadístico usado para determinar la distribución espacial del camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevisrostris* durante el periodo enero-febrero y mayo-junio de 2009 en el Pacífico colombiano. **Co:** efecto nugget; **C:** sill parcial; **Co+C:** sill; **Ao:** rango (km); **%:** componente estructurado espacialmente (C/Co+C). **CME:** cuadrado medio del error como resultado de la validación cruzada; **EE:** error estándar.

Crucero	Modelo ajustado	Parámetros				Validación cruzada	
		Co	Co+C	Ao	%	CME	EE
Enero-Febrero							
<i>S. agassizi</i>							
CPUA	Esférico	18088,4	44001,5	327,8	58,9	0,192	6,7E-04
Madurez	Esférico	89,1	288,0	176,3	69,1	0,088	2,9E-03
Talla media	Gaussiano	74,0	223,6	125,6	66,9	0,007	3,7E-04
<i>F. brevisrostris</i>							
CPUA	Gaussiano	65,6	199,3	173,0	67,1	0,040	2,5E-03
Madurez	Esférico	2,1	8,7	73,1	75,5	0,013	2,3E-03
Talla media	Esférico	185,5	596,4	59,7	68,9	0,110	2,4E-03
Mayo-Junio							
<i>S. agassizi</i>							
CPUA	Esférico	2722,2	9720,3	126,2	72,0	1,892	3,1E-03
Madurez	Esférico	16,1	54,3	102,7	70,4	0,030	2,1E-03
Talla media	Gaussiano	56,6	224,8	138,1	74,8	0,076	4,7E-03
<i>F. brevisrostris</i>							
CPUA	Esférico	2108,4	8898,7	80,6	76,3	0,068	3,6E-04
Madurez	Esférico	0,9	3,7	67,3	75,9	0,059	5,6E-04
Talla media	Esférico	182,2	520,2	62,5	65,0	0,137	3,5E-03

Tabla 2. Resultados de modelos aditivos generalizados (GAM) aplicados para la relación entre las variables respuesta, CPUA (kg/km^2), talla media (mm), madurez (número de hembras maduras) del camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris*, y los predictores, profundidad (m), temperatura de fondo ($^{\circ}\text{C}$), materia orgánica (mg/g), tipo de sedimento (ϕ) y latitud, durante el periodo enero-febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. GCV score es el criterio de validación cruzada generalizado del modelo. Se presentan los valores de significancia.

Predictores	Variable respuesta					
	CPUA		Talla media		Madurez	
	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 1	Modelo 2
<i>S. agassizi</i>						
s(Profundidad)	0,41		0,00*		0,01*	
s(Temperatura de fondo)		0,47		0,00*		0,02*
s(Materia orgánica)	0,00*	0,00*	0,76	0,37	0,46	0,43
s(Tipo de sedimento)	0,79	0,75	0,11	0,11	0,87	0,88
s(Latitud)	0,00*	0,00*	0,00*	0,00*	0,01*	0,01*
Devianza explicada (%)	65,0	65,0	51,6	52,3	38,0	37,0
GCV score	20460	20506	104,71	108,32	29,26	29,71
Intercepto	77,86	77,86	99,18	99,18	4,43	4,43
N	77	77	63	63	77	77
<i>F. brevirostris</i>						
s(Profundidad)	0,00*		0,00*		0,00*	
s(Temperatura de fondo)		0,00*		0,00*		0,00*
s(Materia orgánica)	0,00*	0,00*	0,32	0,29	0,27	0,51
s(Tipo de sedimento)	0,07	0,08	0,14	0,21	0,76	0,56
s(Latitud)	0,16	0,34	0,56	0,11	0,03*	0,04*
Devianza explicada (%)	70,0	68,0	69,0	79,0	47,0	38,0
GCV score	56,96	61,58	260,81	267,56	4,69	5,38
Intercepto	3,94	3,94	124,63	124,63	1,19	1,19
N	77	77	28	28	77	77
*predictores significativos ($p < 0,05$)						

Tabla 3. Resultados de modelos aditivos generalizados (GAM) aplicados para la relación entre las variables respuesta, CPUA (kg/km^2), talla media (mm), madurez (número de hembras maduras) del camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris*, y los predictores, profundidad (m), temperatura de fondo ($^{\circ}\text{C}$), materia orgánica (mg/g), tipo de sedimento (ϕ) y latitud, durante el periodo mayo-junio de 2009 en el Pacífico colombiano. GCV score es el criterio de validación cruzada generalizado del modelo. Se presentan los valores de significancia.

Predictores	Variable respuesta					
	CPUA		Talla media		Madurez	
	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 1	Modelo 2
<i>S. agassizi</i>						
s(Profundidad)	0,00*		0,05		0,01*	
s(Temperatura de fondo)		0,00*		0,06		0,00*
s(Materia orgánica)	0,19	0,03*	0,09	0,07	0,08	0,08
s(Tipo de sedimento)	0,17	0,16	0,74	0,67	0,58	0,73
s(Latitud)	0,08	0,15	0,04*	0,05	0,31	0,35
Devianza explicada (%)	50,3	51,6	47,6	50,0	31,9	33,5
GCV score	68157	71520	67,4	68,5	46,3	45,6
Intercepto	208,5	208,5	102,7	102,7	6,38	6,38
N	74	74	54	54	74	74
<i>F. brevirostris</i>						
s(Profundidad)	0,00*		0,00*		0,03*	
s(Temperatura de fondo)		0,00*		0,00*		0,03*
s(Materia orgánica)	0,23	0,10	0,62	0,46	0,29	0,24
s(Tipo de sedimento)	0,53	0,60	0,68	0,89	0,05	0,10
s(Latitud)	0,00*	0,00*	0,09	0,08	0,22	0,46
Devianza explicada (%)	39,1	38,2	75,8	68,5	21,9	20,5
GCV score	6406	6432	167,5	185,8	4,35	4,37
Intercepto	43,4	43,4	125,1	125,1	1,05	1,05
N	74	74	37	37	74	74
*predictores significativos ($p < 0,05$)						

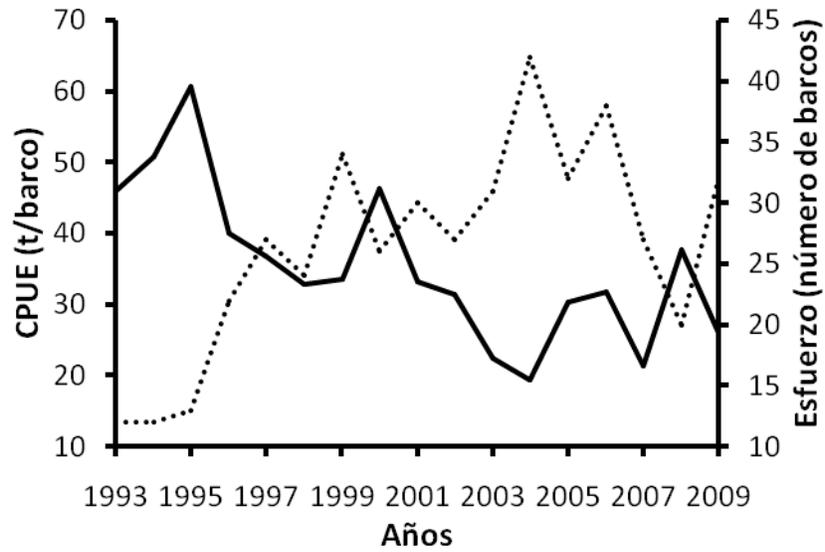


Figura 1. Serie de tiempo de captura por unidad de esfuerzo (CPUE; línea sólida) y esfuerzo de pesca (línea punteada) de la pesquería de camarón (especies de aguas profundas) en el Pacífico colombiano entre 1993 y 2009. Fuente: INVEMAR.



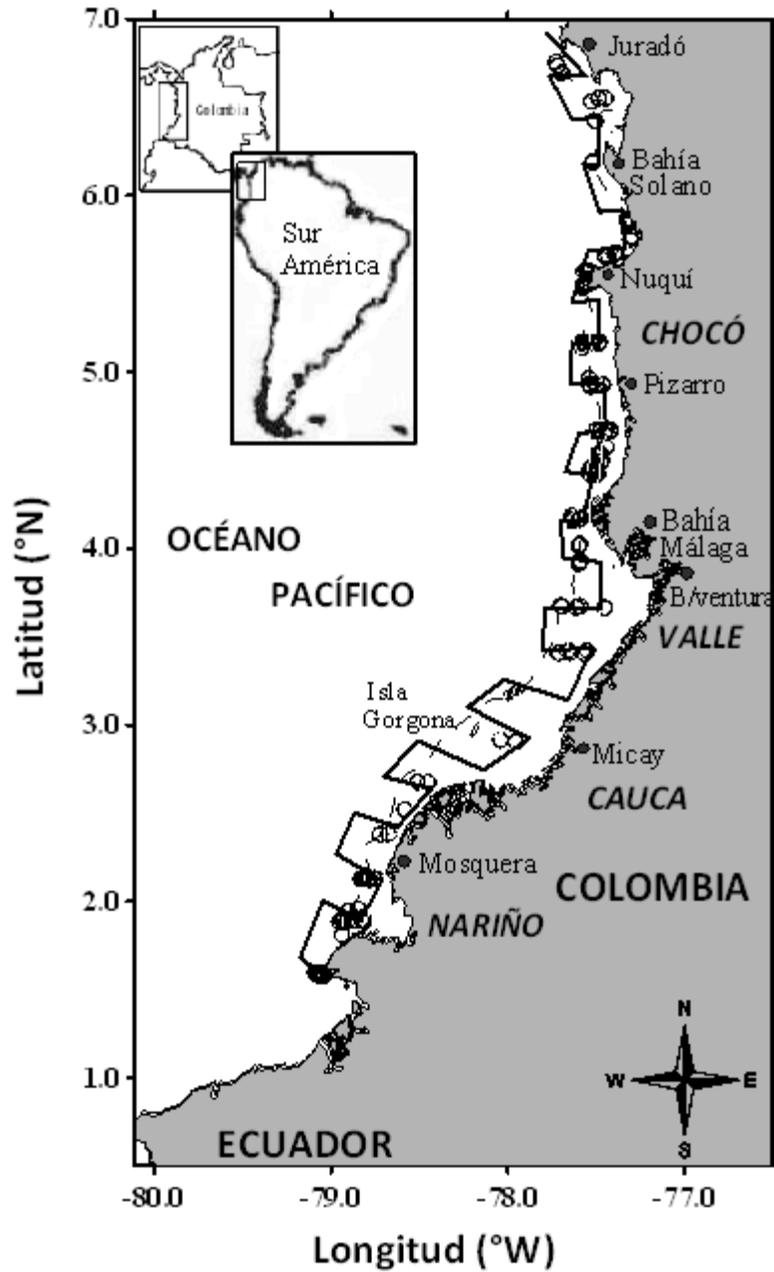


Figura 2. Área de estudio presentando las estaciones (círculos vacíos) y el diseño de muestreo (líneas negras) durante los cruceros de investigación en el Pacífico colombiano en 2009. La isóbata de 200 m (línea punteada).

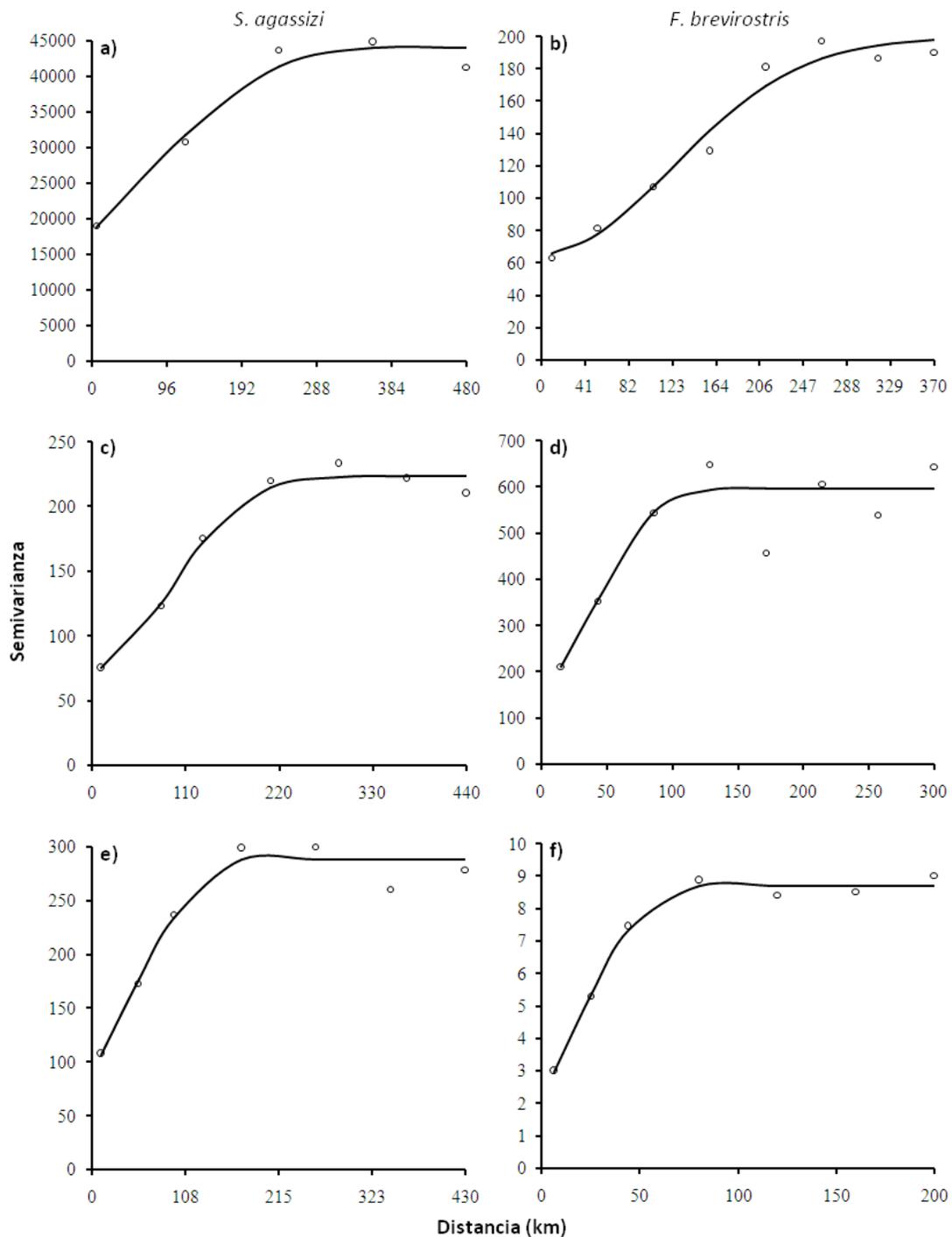


Figura 3. Variogramas experimentales omnidireccionales de CPUA (a, b); talla media (c, d); madurez (e, f) para el camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevirostris* entre enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. Detalles de los modelos ajustados se presentan en la tabla 1.

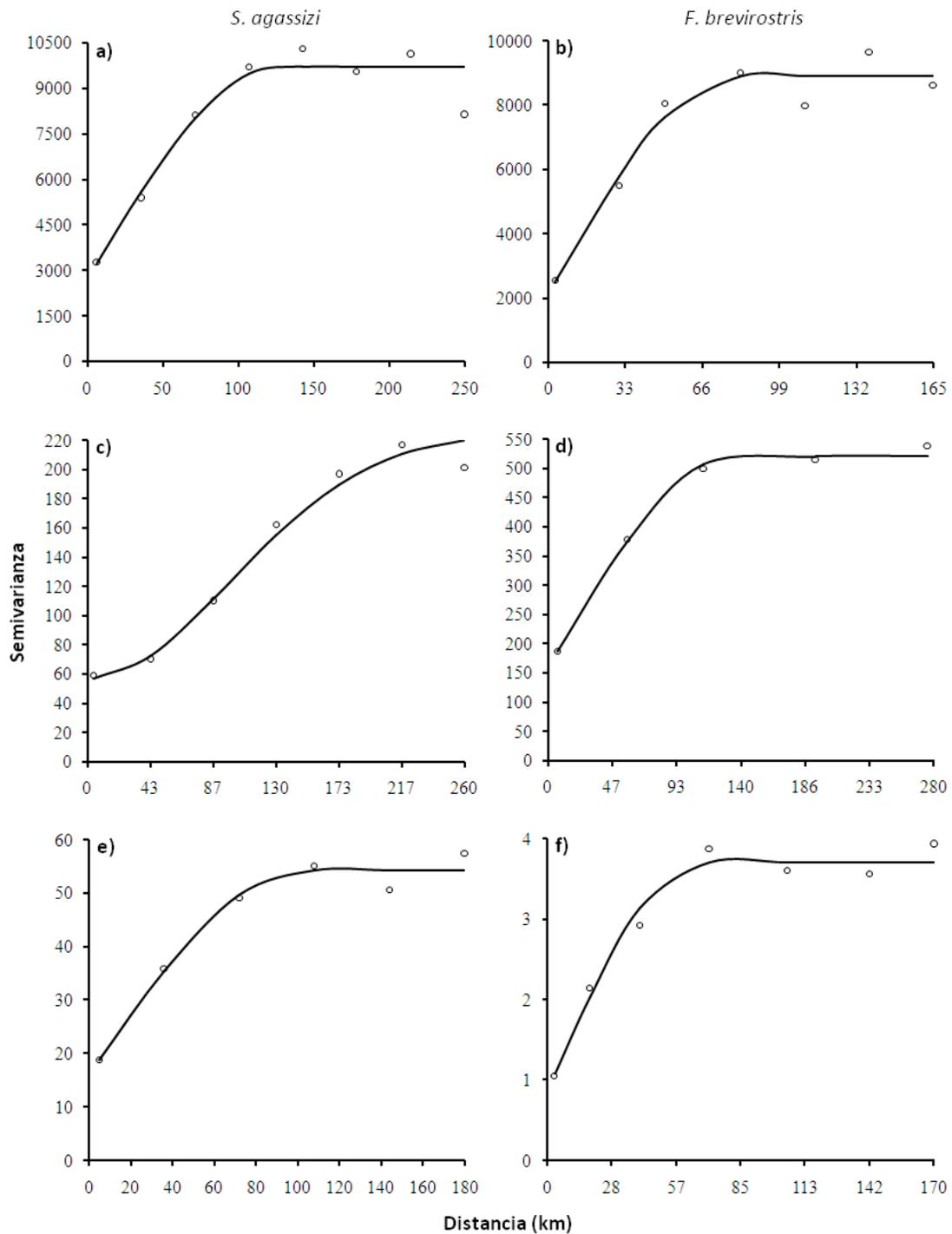


Figura 4. Variogramas experimentales omnidireccionales de CPUA (a, b); talla media (c, d); madurez (e, f) para el camarón *Solenocera agassizi* y *Farfantepenaeus brevisrostris* entre mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano. Detalles de los modelos ajustados se presentan en la tabla 1.

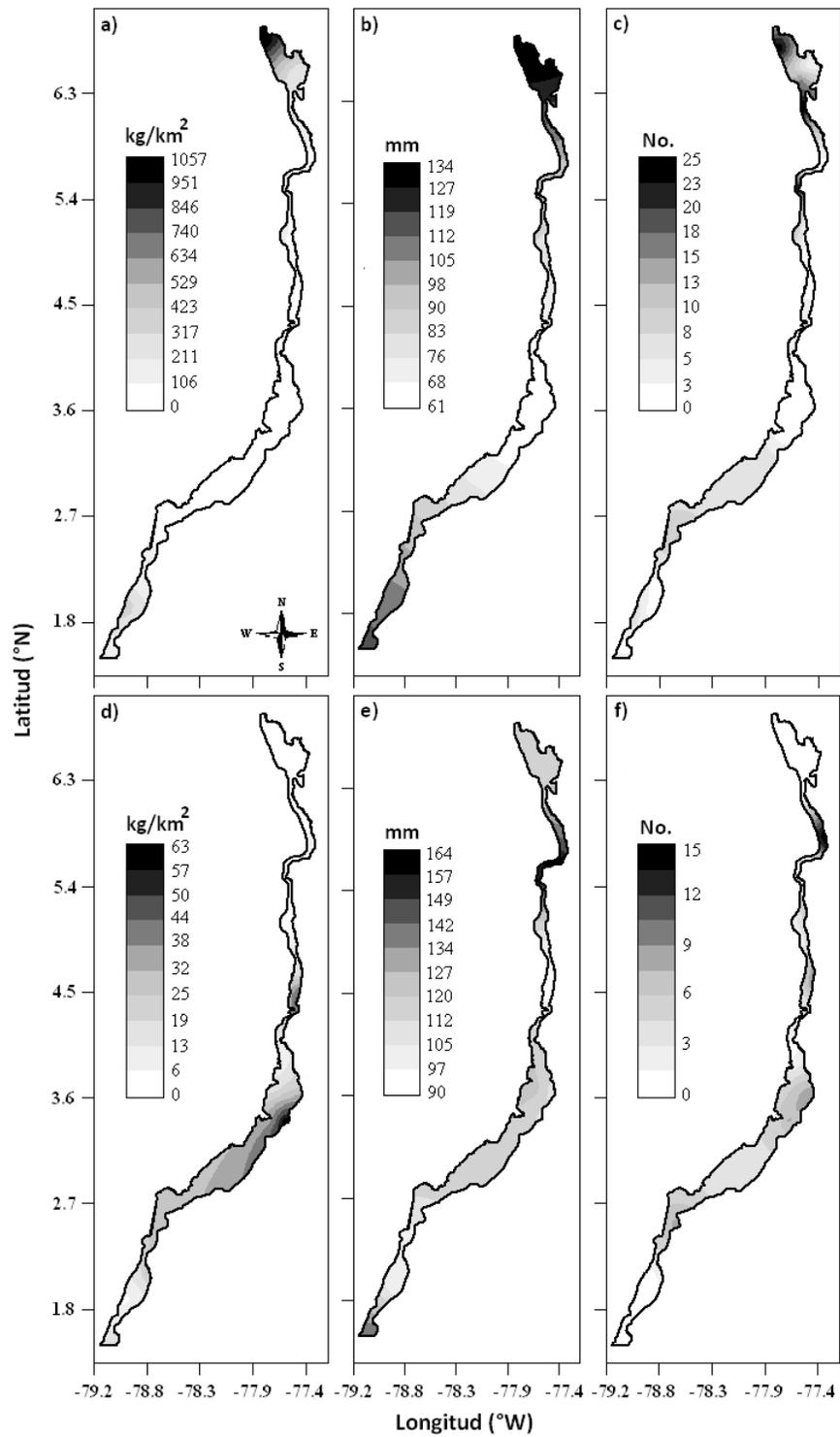


Figura 5. Mapas de distribución espacial de camarón entre enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano. *Solenocera agassizi*: CPUA (a); talla media (b); madurez (c). *Farfantepenaeus brevisrostris*: CPUA (d); talla media (e); madurez (f).

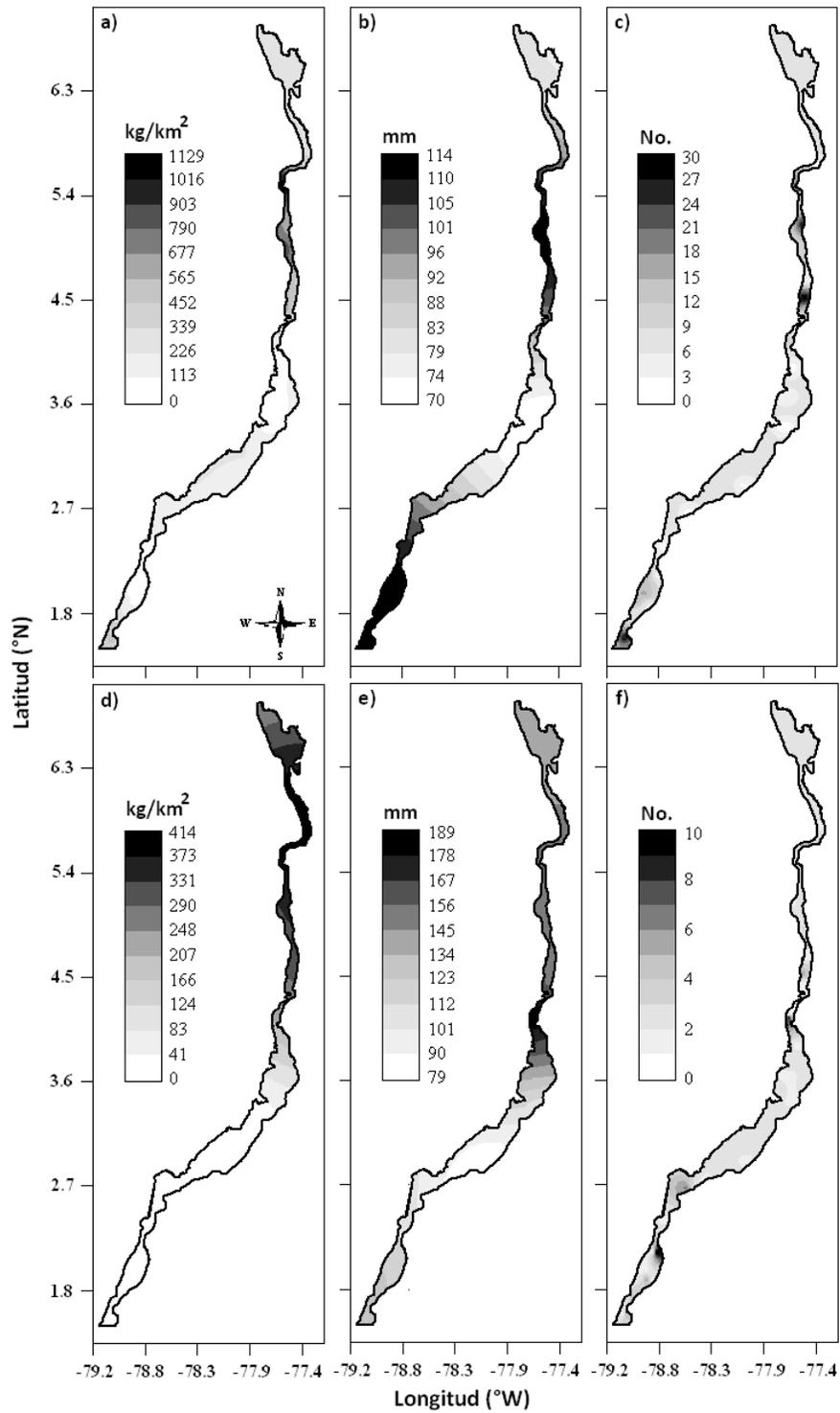


Figura 6. Mapas de distribución espacial de camarón entre mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano. *Solenocera agassizi*: CUA (a); talla media (b); madurez (c). *Farfantepenaeus brevisrostris*: CUA (d); talla media (e); madurez (f).

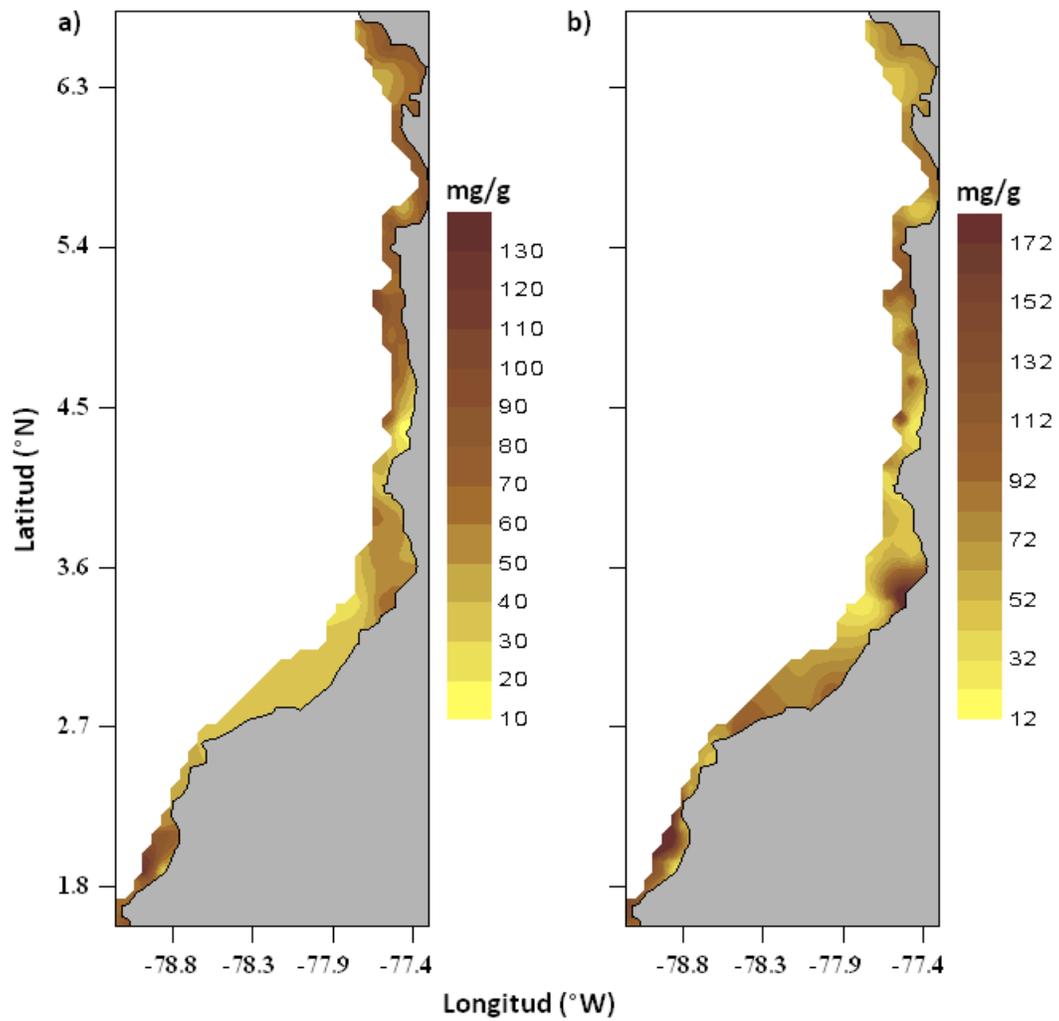


Figura 7. Distribución espacial del contenido de materia orgánica en sedimentos (mg/g) durante el periodo enero-febrero (a) y mayo-junio (b) de 2009 en el Pacífico colombiano.

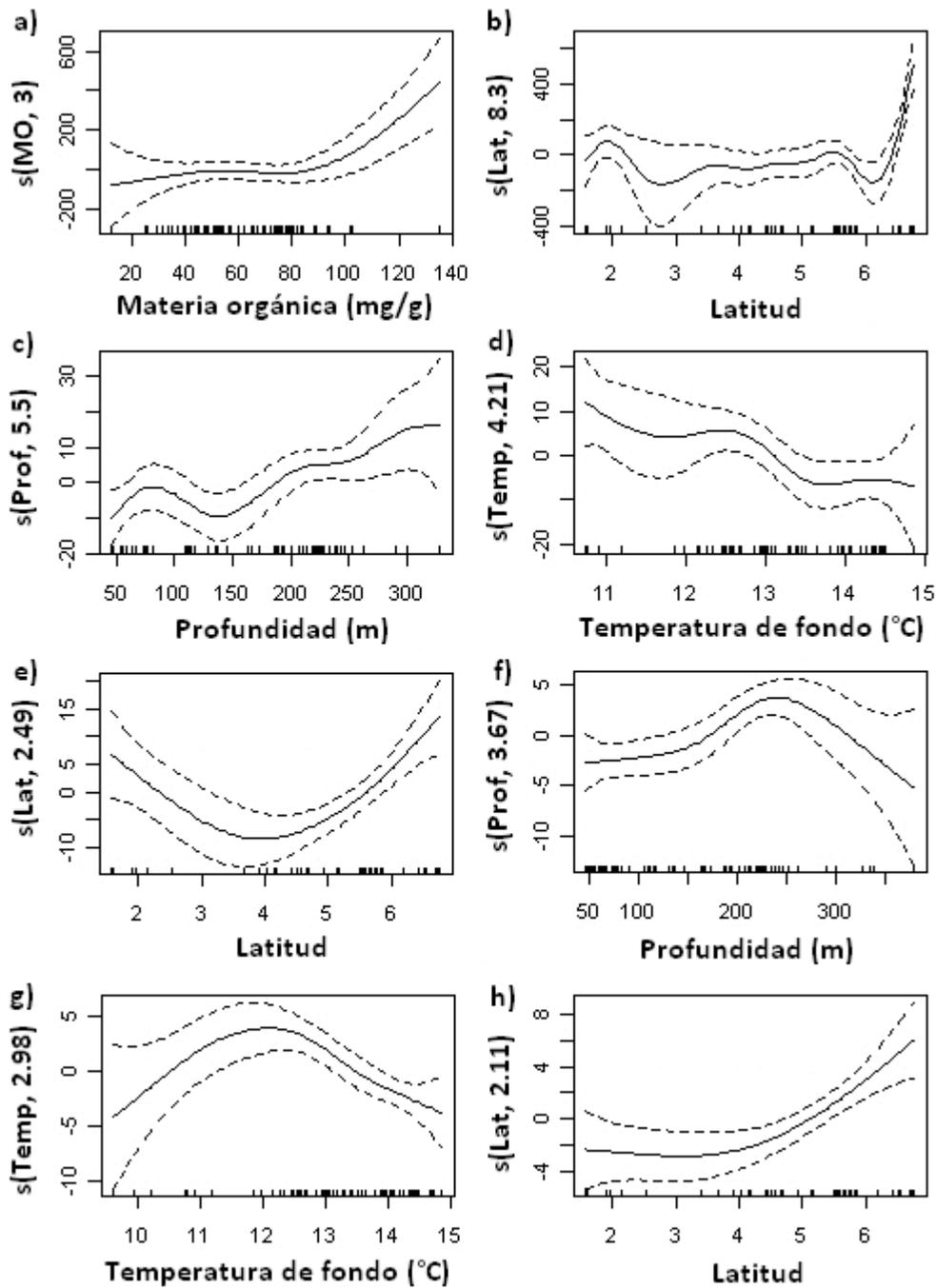


Figura 8. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUA (a, b), talla media (c, d, e) y madurez (f, g, h) del camarón *Solenocera agassizi* y las variables predictoras durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano.

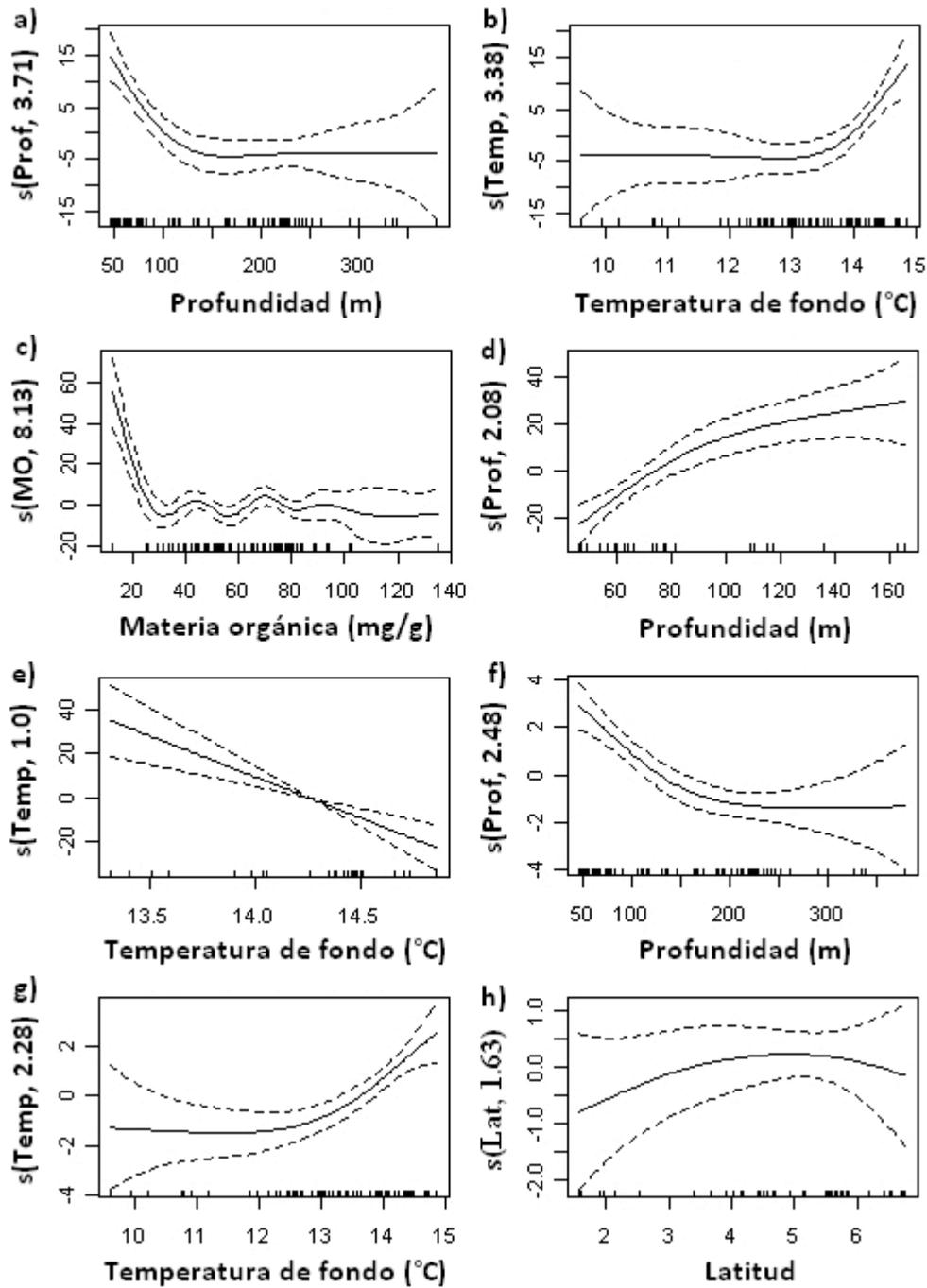


Figura 9. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUA (a, b, c), talla media (d, e) y madurez (f, g, h) del camarón *Farfantepenaeus brevisrostris* y las variables predictoras durante enero y febrero de 2009 en el Pacífico colombiano.

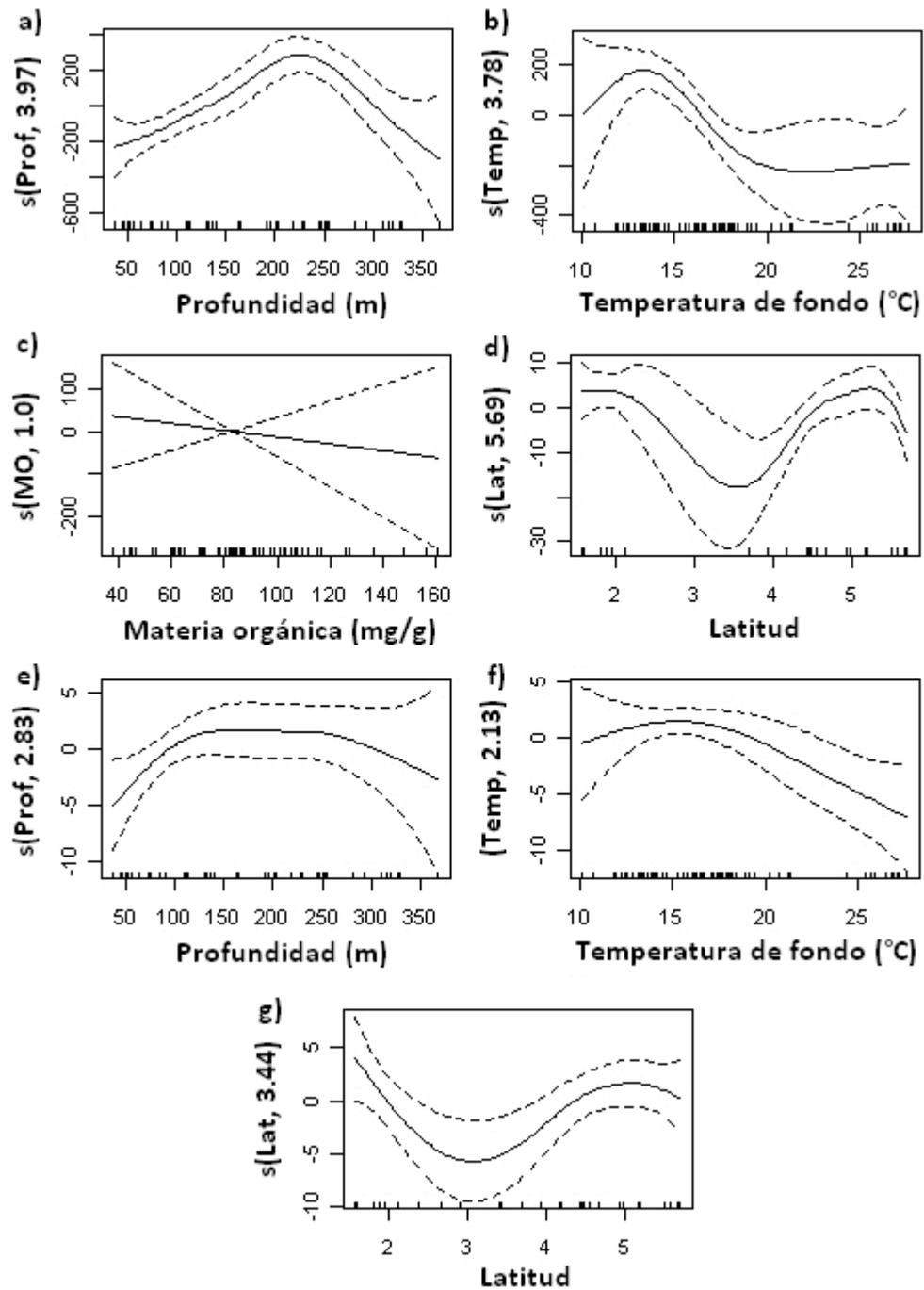


Figura 10. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUA (**a**, **b**, **c**); talla media (**d**); madurez (**e**, **f**, **g**) del camarón *Solenocera agassizi* y las variables predictoras durante mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano.

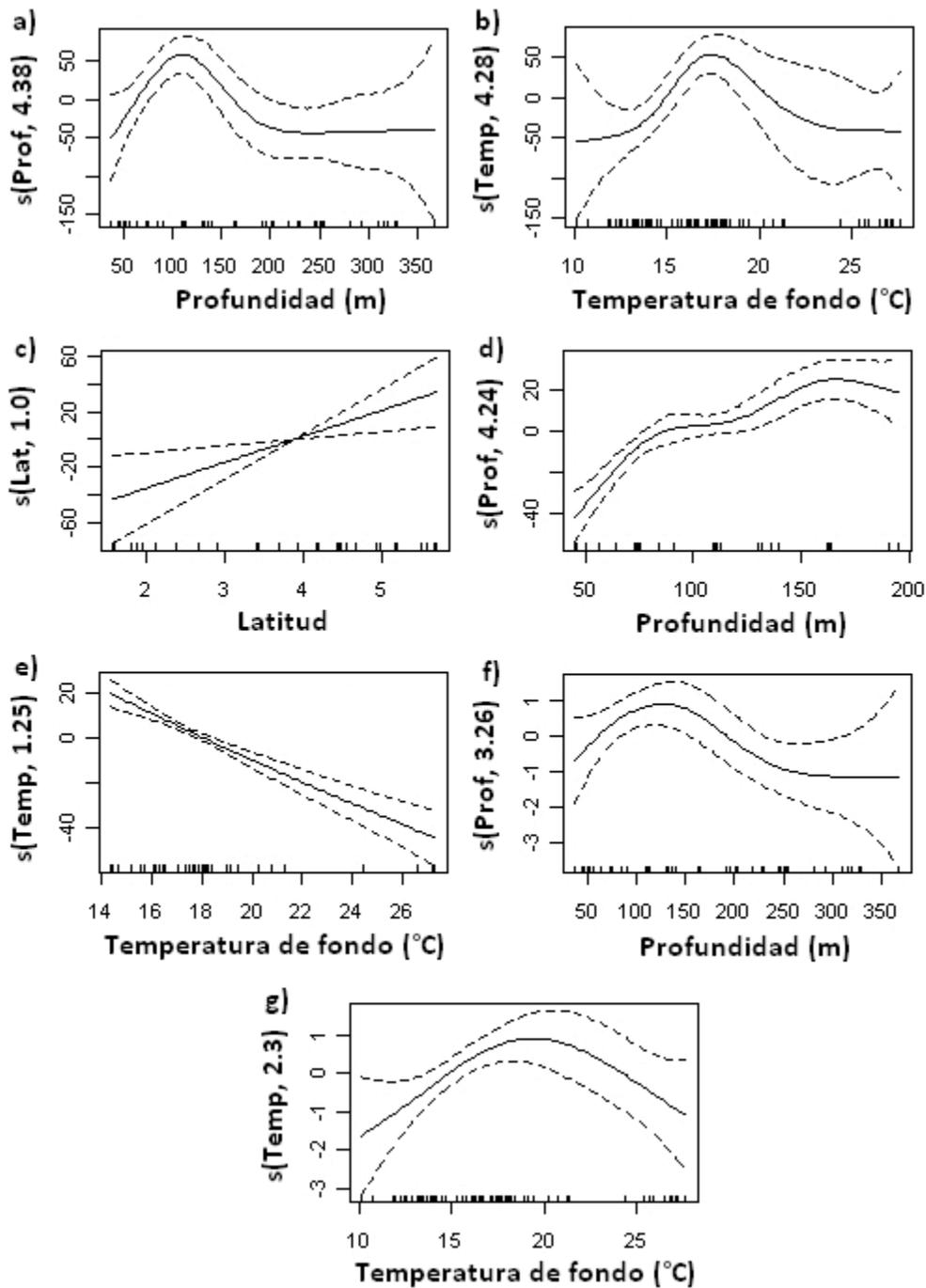


Figura 11. Modelos aditivos generalizados (GAM) significativos de la relación entre la CPUE (a, b, c), talla media (d, e) y madurez (f, g) del camarón *Farfantepenaeus brevisrostris* y las variables predictoras durante mayo y junio de 2009 en el Pacífico colombiano.

DISCUSIÓN GENERAL

En diversas pesquerías es evidente el estado de sobreexplotación en poblaciones de peces e invertebrados (Pauly *et al.*, 2003; Zeller y Pauly, 2005). Este panorama generalmente es generado por un manejo pesquero inadecuado del recurso, debido principalmente a un exceso en el esfuerzo de pesca y la escasa evaluación científica para apoyar las estrategias de manejo (Roberts, 1997; Steele y Hoagland, 2003). Una parte de este conocimiento se enfoca en los patrones espaciales y a la influencia del ambiente en la distribución y preferencia de hábitats en organismos vertebrados e invertebrados (Clark *et al.*, 2004), que en la actualidad han recibido gran atención en el manejo de las pesquerías (Hernández y Seijo, 2003).

En este estudio, la TMC en *S. agassizi* se encontró por debajo a la $LT_{50\%}$ estimada, lo cual indica un riesgo para la fracción reproductiva de camarón. Lo anterior ocurre como consecuencia de la baja selectividad y la escasa innovación tecnológica de las redes de arrastre que operan en la pesquería (Rico-Mejía y Rueda, 2007), las cuales tienden a maximizar la captura de individuos que no han alcanzado a reproducirse por primera vez. Esta condición está generando una sobrepesca por crecimiento, reduciendo la posibilidad que nuevos reclutamientos se integren al stock parental (King, 2007), aumentando así el riesgo de sobreexplotación en el CAP (Rico-Mejía y Rueda, 2010).

Los patrones de distribución espacial identificados mostraron que *S. agassizi* y *F. brevirostris* se localizaron entre enero y febrero hacia el norte del Pacífico colombiano, donde los patrones de circulación atmosférica en el área oceánica favorecen la surgencia costera con incrementos de la productividad fitoplanctónica al inicio del año en el Golfo de Panamá (Rodríguez-Rubio y Stuardo, 2002; Devis-Morales *et al.*, 2008). Aunque existe una diferencia espacial longitudinal en la ocurrencia del enriquecimiento de las masas de agua (más oceánico) y el desove particularmente en la especie *S. agassizi* (cerca de la costa), se puede interpretar como un escenario que representa una “ventana ambiental óptima” en el camarón, donde las larvas tienen disponibilidad de alimento y poca turbulencia que favorece las tasas de encuentro con el alimento y el transporte larval hacia la costa (Rothschild y Osborn, 1988; Cury y Roy, 1989).

Además, esta condición ambiental brinda la oportunidad para que ocurra la retención y concentración larval cerca de la costa, evitando la advección hacia el área oceánica (Bakun, 1996).

En contraste, a mediados del año estas especies se encontraron generalmente hacia latitudes medias (4°N-5°30'N), lo cual puede describir un patrón migratorio reproductivo de camarones adultos en sentido sur-norte al inicio del año cuando ocurre el enfriamiento del agua (<13 °C) y aumento de la productividad, factores que favorecen la estrategia reproductiva por la disponibilidad de alimento para los estados larvales (Pitts, 1999; Castilho *et al.*, 2007). Debido que los camarones penaeidos tienen varias fases de desarrollo y frecuentemente ocupan diferentes hábitats, la migración reproductiva es un aspecto muy importante para su ciclo de vida (Riera *et al.*, 2000; Macia, 2004). Se conoce que en camarones penaeidos la actividad reproductiva está asociada a los periodos de alta productividad donde se maximiza la disponibilidad de alimento (Gómez y Gracia, 2003, 2007).

La presencia de camarones de tallas mayores hacia la zona norte y tallas menores en la zona centro-sur, muestra la segregación espacial de acuerdo a la selección del hábitat entre adultos y juveniles (Dall *et al.*, 1990). De hecho, los camarones penaeidos presentan patrones batimétricos en la estructura de tallas, lo cual explica la diferencia en la distribución en función de condiciones particulares del hábitat (Castrejón *et al.*, 2005). En este sentido, se conoce que la zona centro-sur del Pacífico colombiano, tiene una plataforma más extensa y con grandes formaciones de manglar y áreas estuarinas en a lo largo del borde costero (Díaz *et al.*, 1998). Estas características son importantes para el asentamiento de estados juveniles, debido que esta zona ofrece condiciones para la disponibilidad de alimento y refugio de los depredadores, aspectos que son fundamentales para la sobrevivencia, el crecimiento y el éxito del reclutamiento (Dawe *et al.*, 2000; Macia, 2004).

Considerando la estructura espacial del camarón identificada en este estudio, fue lógica su relación con las variables ambientales descriptoras de hábitats en el Pacífico colombiano. En este caso, la profundidad y el tipo de sustrato son fundamentales para la protección y refugio

de los camarones, mientras que el contenido de materia orgánica y la temperatura fueron indicadores de la disponibilidad de alimento. Lo anterior indica que en organismos con ciclo de vida corto y sometidos a presión pesquera, los procesos biológicos como cambios ambientales y factores limitantes como el alimento pueden afectar fuertemente la dinámica reproductiva y la abundancia anual del stock (Leal-Gaxiola *et al.*, 2001; Castilho *et al.*, 2007).

Los resultados sugieren que las variables ambientales modulan la estructura espacial del camarón, determinando que la zona norte del Pacífico colombiano es una importante área de desove. Esta información es fundamental para apoyar las decisiones de manejo de la pesquería, considerando un aprovechamiento sostenible del recurso, y la protección de hábitats esenciales.

BIBLIOGRAFÍA

- Aragón-Noriega, E. 2007. Coupling the reproductive period of blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* Stimpson, 1874 (Decapoda: Penaeidae) and sea surface temperature in the Gulf of California. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(2): 167-175.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, UCSD, San Diego, CA and Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California. 323p.
- Bez, N. 2002. Global fish abundance estimation from regular sampling: the geostatistical transitive method. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 1921-1931.
- Browder, J., V. Restrepo, J. Rice, M. Robblee y Z. Zein-Eldin. 1999. Environmental Influences on Potential Recruitment of Pink Shrimp, *Farfantepenaeus duorarum*, from Florida Bay Nursery Grounds. *Estuaries.*, 22(28): 484-499.
- Buchanan, J. B. 1984. Sediment analysis. 41-45. In: Holme, N. A. y A. D. McIntyre (Eds.). *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell, Oxford, London. 387p.

- Caddy, J.F. y J.C. Seijo. 1998. Application of a spatial model to explore rotating harvest strategies for sedentary species. In: Jamieson, G.S., Campbell, A. (Eds.). Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 125: 359-365.
- Cantera, J. y R. Contreras. 1993. Ecosistemas costeros. 65-79. En: Leyva, P. (Eds.). Colombia Pacífico. Fondo FEN Colombia, Bogotá. 396p.
- Castilho, A.L., R.C. Costa, A. Fransozo y E. Boschi. 2007. Reproductive pattern of the South American endemic shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea), off São Paulo State, Brazil. Rev. Biol. Trop., 55(1): 39-48.
- Castrejón, H., R. Pérez y O. Defeo. 2005. Spatial structure and bathymetric patterns of penaeoid shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. Fish. Res., 72: 291-300.
- Clark, R., J. Christensen, M. Monaco, P. Caldwell, G. Matthews y T. Minello. 2004. A habitat-use model to determine essential fish habitat for juvenile brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) in Galveston Bay, Texas. Fish. Bull., 102: 264-277.
- Conan, G.Y. 1985. Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques. ICES CM/K:30.
- Crawley, M. 2007. The R Book. John Wiley and Sons, New York. 942p.
- Cressie, N.A.C. 1993. Statistics for spatial data. John. Wiley and Sons, New York. 900p.
- Cury, P y C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46: 670-680.
- Cury, P., C. Roy y V. Faure. 1998. Environmental constraints and pelagic fisheries in upwelling areas: The Peruvian Puzzle. S. Afr. J. Mar. Sci., 19: 159-167.
- Cury, P., L. Shannon y Y. Jai-Shin. 2003. The Functioning of Marine Ecosystems: a Fisheries Perspective. FAO. Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem. 103-123.

- Dall W., B.J. Hill, P.C. Rothlisberg y D.J. Staples. 1990. The biology of the Penaeidae. *Adv. Mar. Biol.*, 27: 1-489.
- Dawe, E.G., E. Colbourne y K.F. Drinkwater. 2000. Environmental effects on recruitment of short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 1002-1013.
- De La Pava, M. y C. Mosquera. 2001. Diagnóstico regional de la cadena camarón de pesca en el Pacífico colombiano. Documento Técnico presentado al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Buenaventura. 41p.
- Devis-Morales, A., W. Schneider, R.A. Montoya-Sánchez y E. Rodríguez-Rubio. 2008. Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. *Geophys. Res. Lett.*, 35: L20607, doi:10.1029/2008GL035172.
- Díaz, J., C. Velasco y A. Ramírez. 1998. Monitoreo de la pesquería del camarón de aguas someras del Pacífico Colombiano en 1997. Informe Técnico. INPA. Buenaventura. 32p.
- Eayrs, S.A. 2005. Guide to bycatch reduction in tropical shrimp-trawl fisheries. FAO-UNEP, Rome. 110p.
- EJF. 2003. Squandering the seas: How shrimp is threatening ecological integrity and food security around the world. Environmental Justice Foundation, London. 45p.
- Etter, R. y J. Grassle. 1992. Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature.*, 360: 576-578.
- FAO. 2007. The state of the world fisheries and aquaculture 2006. FAO. Rome. 180p.
- FAO. 2009. The state of the world fisheries and aquaculture 2008. FAO. Rome. 218p.
- Fernández, M., D. Hernández y A. Roux. 2007. Spatial distribution of the red shrimp (*Pleoticus muelleri*, (Bate, 1888)) and its relationship with the environmental variables, San Jorge Gulf, Argentina. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 42(3): 335-344.

- Forsbergh, E.D. 1969. On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama bight. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull., 14: 49-259. In: Díaz-Ochoa, J. y R. Quiñones. 2008. Relationship of precipitation, freshwater input, and sea level height with the abundance of the white shrimp (*Litopenaeus occidentalis*; Street, 1871) off Buenaventura, eastern tropical Pacific. Fish. Res., 92: 148-161.
- Fox, C.J., C.M. O'Brien, M. Dickey-Collas y R.D. Nash. 2000. Patterns in the spawning of cod (*Gadus morhua* L.), sole (*Solea solea* L.) and plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the Irish Sea as determined by generalized additive modeling. Fish. Ocean., 9: 33-49.
- García, L. 2009. Biología reproductiva de dos de las principales especies de camarón de aguas profundas (*Farfantepenaeus brevisrostris* y *Solenocera agassizi*) del Pacífico colombiano. Tesis Biol., Univ. Valle, Cali. 88p.
- García, S. y L. Le Reste. 1981. Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. FAO Fish. Tech. Pap. No. 203. Rome. 210p.
- Gómez, M.A. y A. Gracia. 2003. Distribution and abundance of larvae and adults of *Solenocera* (Decapoda, Solenoceridae) in the southwestern Gulf of Mexico. Crustaceana., 76(6): 681-698.
- Gómez, M.A. y A. Gracia. 2007. Dispersal patterns of shrimp larvae and postlarvae of the genus *Solenocera*. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 42(2): 157-165.
- Gribble, N.A., T.J. Wassenberg y C. Burrige. 2007. Factors affecting the distribution of commercially exploited penaeid prawns (shrimp) (Decapod:Penaeidae) across the northern Great Barrier Reef, Australia. Fish. Res., 85: 174-185.
- Gunderson, D.R. 1993. Surveys of fisheries resources. John Wiley and Sons, Inc. New York. 248p.
- Hastie, T.J. y R.J. Tibshirani. 1990. Generalized Additive Models. Chapman and Hall, London. 344p.

- Hedger, R., E. McKenzie, M. Heath, P. Wright, B. Scott, A. Gallego y J. Andrews. 2004. Analysis of the spatial distributions of mature cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) abundance in the North Sea (1980–1999) using generalised additive models. *Fish. Res.*, 70: 17-25.
- Hernández, A. y J. Seijo. 2003. Spatial distribution analysis of red grouper (*Epinephelus morio*) fishery in Yucatan, Mexico. *Fish. Res.*, 63: 135-141.
- JICA. 1981. Informe de la investigación sobre recursos pesqueros marítimos en la República de Colombia. JICA-INDERENA. Bogotá. 536p.
- King, M. 2007. Fisheries biology, assessment and management. Wiley-Blackwell, London. 400p.
- Leal-Gaxiola, A., J. López-Martínez, E.A. Chávez, S. Hernández-Vázquez y F. Méndez-Tenorio. 2001. Interannual variability of reproductive period of the brown shrimp, *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) (Decapoda, Natantia). *Crustaceana.*, 74: 839-851.
- Lewison, R.L., L.B. Crowder, A.J. Read y S.A. Freeman. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends Ecol. Evol.*, 19: 598-604.
- Link, J.S. 2002. Ecological considerations in fisheries management: When does it matter? *Fisheries.*, 27(4): 10-17.
- López-Martínez, J. 1999. Periodo reproductivo y talla de madurez masiva del camarón de roca *Sicyonia penicillata* (Decápoda: Sicyoniidae) en Bahía Kino, Sonora, México. *Rev. Biol. Trop.*, 47(1-2): 109-117.
- Macia, A. 2004. Juvenile Penaeid shrimp density, spatial distribution and size composition in four adjacent habitats within a Mangrove-Fringed Bay on Inhaca Island, Mozambique. *Western Indian Ocean J. Mar. Sci.*, 3(2): 163-178.

- Martos, P., A. Baldoni y G. Molinari. 2005. Oceanografía física en el ámbito de las pesquerías. Seminario Internacional Sobre Métodos de Evaluación y Monitoreo de los Recursos Pesqueros. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)-JICA.
- Mora, O. 1988. Análisis de la pesca de langostino (*Penaeus [Litopenaeus] occidentalis* Street) efectuada por la flota camaronera de Buenaventura y el trasmallo "electrónico". Trianea. Act. Cient. Tecn. INDERENA., 1: 193-207.
- Orenzans, J.M. y G.S. Jamieson. 1998. The assessment and management of spatially structured stocks: an overview of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. In: Jamieson, G.S., Campbell, A. (Eds.). Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 125: 441-460.
- Pauly, D., V. Christensen, S. Guenette, T.J. Pitcher, U.R. Sumaila, C.J. Walters, R. Watson y D. Zeller. 2002. Towards sustainability in world fisheries. Nature., 418: 689-695.
- Pauly, D., J. Alder, E. Bennett, V. Christensen, P. Tyedmers y R. Watson. 2003. The future for fisheries. Science., 21: 1359-1361.
- Pérez-Castañeda, R. y O. Defeo. 2005. Growth and mortality of transient shrimp populations (*Farfantepenaeus spp.*) in a coastal lagoon of Mexico: role of the environment and density-dependence. ICES J. Mar. Sci., 62: 14-24.
- Petitgas, P. 1996. Geostatistics and their applications to fisheries survey data. In: Megrey, A. y E. Moskness (Eds.). Computers in Fisheries Research. Chapman and Hall, London. 113-142p.
- Pitts, P. 1999. Effects of summer upwelling on the abundance and vertical distribution of fish and crustacean larvae off central Florida's Atlantic coast. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 235: 135-146.

- Poveda, G., A. Jaramillo, M. Gil, N. Quinceno y R. Mantilla. 2001. Seasonality in ENSO-related precipitation, river discharges, soil moisture, and vegetation index in Colombia. *Water Resour. Res.*, 37: 2169-2178.
- Puentes, V. y N. Madrid. 1995. Evaluación del Camarón de Aguas Profundas en el Pacífico Colombiano. Doc. Tec. INPA. Informe Final abril-marzo. 74p.
- Puentes, V., N. Madrid, L. Zapata y W. Niño. 1994. Estudio sobre la biología, dinámica poblacional y pesquería del camarón de aguas profundas *Solenocera agassizi* (Faxon, 1893) en el Pacífico colombiano. *Bol. Cient. INPA.*, 2: 124-133.
- Puentes, V., N. Madrid y L. Zapata. 2007. Catch composition of the deep sea shrimp fishery (*Solenocera agassizi* Faxon, 1893; *Farfantepenaeus californiensis* Holmes, 1900 and *Farfantepenaeus brevisrostris* Kingsley, 1878) in the Colombian Pacific Ocean. *Gayana.*, 71(1): 84-95.
- Quintero, R. 1993. Manual de pesca por el método de área barrida. *Bol. Cient. CIOH.*, 14: 145-155.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rico-Mejía, F. y M. Rueda. 2007. Evaluación experimental bioeconómica de cambios en la tecnología de captura de camarón con redes de arrastre en aguas someras del Pacífico colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 36: 79-109.
- Rico-Mejía, F. y M. Rueda. 2010. Evaluación del impacto de la pesca industrial de arrastre de camarón en el Pacífico colombiano. 345-350. En: INVEMAR-ACIMAR (Eds.). Libro de resúmenes extendidos XIV Seminario Nacional de Ciencias y Tecnologías del Mar (SENALMAR). Serie de Publicaciones Especiales No. 21, Santa Marta. 578p.

- Riera P., P.A. Montagna, R.D. Kalke y P. Richard. 2000. Utilization of estuarine organic matter during growth and migration by juvenile brown shrimp *Penaeus aztecus* in a South Texas estuary. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 199: 205-216.
- Rivoirard, J., J. Simmonds, K.G. Foote, P. Fernandes y N. Bez. 2000. Geostatistic for estimating fish abundance. Blackwell Science Ltd. London. 205p.
- Roa, R., B. Ernst y F. Tapias. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fish. Bull.*, 97: 570-580.
- Roberts, C. 1997. Ecological advice for the global fisheries crisis. *Trends Ecol. Evol.*, 12: 35-38.
- Rodríguez-Rubio, E. y J. Stuardo. 2002. Variability of photosynthetic pigments in the Colombian Pacific Ocean and its relationship with the wind field using ADEOS-I data, *Proc. Indian. Acad. Sci. Earth Planet. Sci.*, 111(3): 227-236.
- Rodríguez-Rubio, E., W. Schneider y R. Abarca del Rio. 2003. On the seasonal circulation within Panama Bight derived from satellite observations of winds, altimetry and sea surface temperature. *Geophys. Res. Lett.*, 30: 1410-1413.
- Rothschild, B.J. y T.R. Osborn. 1988. Small scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton. Res.*, 10: 465-474.
- Roux, A., M. Fernández y C. Bremec. 1995. Preliminary survey of the benthic communities of patagonian shrimp fishing grounds in San Jorge Gulf (Argentina). *Ciencias Marinas.*, 21(3): 295-310.
- Rueda, M., J. Angulo, N. Madrid, F. Rico y A. Girón. 2006. La pesca industrial de arrastre de camarón en aguas someras del Pacífico colombiano: su evolución, problemática y perspectivas hacia una pesca responsable. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives De Andrés"-INVEMAR. Santa Marta. 60p.

- Samper, J. 2006. Los camarones superan al café en exportaciones del país a España. El Tiempo, disponible desde, <http://www.proexport.com.co/VBeContent/library/documents/20/05/2009>.
- Seiderer, I. y A. Newell. 1999. Analysis of the relationship between sediment composition and benthic community structure in coastal deposits. ICES J. Mar. Sci., 56: 757-765.
- Somers, I.F. 1994. Species composition and distribution of commercial penaeid prawn catches in the Gulf of Carpentaria, Australia, in relation to depth and sediment type. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 45: 317-335.
- Sparre, P. y S. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO Doc. Téc. Pesca. No. 306(1), Rev. 2. Roma. 420p.
- Squires, H.J. 1971. Resultados de los cruceros 6907–6911 y 7001 con el buque camarero comercial fletado “Cacique”. Proyecto para el desarrollo de la pesca Marítima en Colombia. Bogotá: PNUD-FAO-INDERENA. 42p.
- Steele, J. y P. Hoagland. 2003. Are fisheries “sustainable”? Fish. Res. 64: 1-3.
- Tchantsev, V. y E. Cabrera. 1998. Algunos aspectos de investigación de la formación del régimen oceanográfico en el Pacífico colombiano. Bol. Cient. CCCP., 7: 7-19.
- Trujillo, A.L. 1979. De la biología y pesquería del camarón coliflor *Solenocera agassizi* Faxon 1893 del Pacífico colombiano. Tesis de grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- Vannuccini, S. 2004. Overview of fish production, utilization consumption and trade. Fishery information data and statistics. FAO Fish. Tech. Pap, Rome. 19p.
- Velasco, C.M. 1994. Contribución al conocimiento de la biología de la reproducción del camarón de aguas someras *Penaeus occidentalis*, *P. vannamei*, *P. stylirostris* y *P. californiensis* de la costa Pacífica colombiana. Tesis de grado. Universidad del Valle. Cali, Colombia. 88p.

Wood, S. 2006. Generalized Additive Models: An introduction with R. Chapman and Hall/CRC. New York. 385p.

Ye, Y., H. Mohammed y J. Bishop. 1999. Depth, temperature and salinity references of newly recruit penaeid shrimps in Kuwait waters. Fish. Oceanogr., 8(2): 128-138.

Zeller, D. y D. Pauly. 2005. Good news, bad news: global fisheries discards are declining, but so are total catches. Fish and Fisheries., 6: 156-159.

