

<https://doi.org/10.15517/z7cvwe07>

## Evaluación de la pesquería de calva (*Centropomus parallelus*) en Barra del Colorado: señales de sobrepesca desde un enfoque basado en tallas

Andrés Beita-Jiménez<sup>1</sup>;  <https://orcid.org/0000-0002-0104-8183>  
Esmeralda A. Chaves-Briones<sup>2</sup>;  <https://orcid.org/0009-0000-7781-4203>  
Andrea Cruz-Siles<sup>3</sup>;  <https://orcid.org/0009-0009-6948-5986>  
Sebastián Bonilla-Sánchez<sup>3</sup>;  <https://orcid.org/0009-0007-4703-1225>  
Erick Herrera-Quesada<sup>3</sup>;  <https://orcid.org/0009-0004-4735-3636>  
Fernando Mejía-Arana<sup>4</sup>;  <https://orcid.org/0009-0008-9663-525X>  
Greymer Ramos-Loría<sup>4</sup>;  <https://orcid.org/0009-0008-9288-1824>  
Oscar Isaac Cruz-Mena<sup>4</sup>;  <https://orcid.org/0009-0007-1019-053X>  
Damián Martínez-Fernández<sup>5</sup>;  <https://orcid.org/0000-0002-8498-7919>  
Johel Chaves-Campos<sup>5\*</sup>;  <https://orcid.org/0000-0001-8026-7626>

1. Centre for Fisheries Ecosystems Research, Fisheries and Marine Institute, Memorial University of Newfoundland, St. John's, Canada; [abeitaj@gmail.com](mailto:abeitaj@gmail.com)
2. Asociación Costa Rica por Siempre, Montes de Oca, Costa Rica; [echaves2897@gmail.com](mailto:echaves2897@gmail.com)
3. Área de Conservación Tortuguero, Ministerio de Ambiente y Energía, Limón, Costa Rica; [andrea.cruz@sinac.go.cr](mailto:andrea.cruz@sinac.go.cr), [erick.herrera@sinac.go.cr](mailto:erick.herrera@sinac.go.cr), [sebastian.bonilla@sinac.go.cr](mailto:sebastian.bonilla@sinac.go.cr)
4. Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura, Ministerio de Agricultura y Ganadería, San José, Costa Rica; [fmejia@incopesca.go.cr](mailto:fmejia@incopesca.go.cr), [gramos@incopesca.go.cr](mailto:gramos@incopesca.go.cr), [ocruz@incopesca.go.cr](mailto:ocruz@incopesca.go.cr)
5. Federación Costarricense de Pesca Turística, Oficentro Ejecutivo, La Sabana, San José, Costa Rica; [jchaves@fecop.org](mailto:jchaves@fecop.org), [dmartinez@fecop.org](mailto:dmartinez@fecop.org)

Recibido 07-X-2025. Corregido 22-I-2026. Aceptado 10-VII-2026.

### ABSTRACT

#### Stock status of the calva (*Centropomus parallelus*) fishery in Barra del Colorado: Evidence of overfishing from a length-based assessment

**Introduction:** Most small-scale tropical fisheries remain unassessed because they lack the data required by conventional stock-assessment models. In response, a range of methods tailored to data-limited fisheries have been developed, including the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) model. **Methods:** We applied the LBPA to evaluate, for the first time, the stock status of the artisanal fishery for “calva” (*Centropomus parallelus*) in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica. Between 2019 and 2024, over 2 200 individuals were measured, weighed, sexed, and examined for gonadal maturity as part of a fisheries monitoring program in the Barra del Colorado National Wildlife Refuge. We conducted the analysis across a range of natural mortality-to-growth rate ratios ( $M/k$ ) from 1.5 to 2.5, while holding the growth coefficient constant at  $k = 0.34$ .

**Results:** The analysis revealed high fishing mortality ( $F = 2.7 - 2.9$ ), exceeding target reference values (0.56 - 1.91), and primarily affecting individuals larger than 45 cm, which are mostly females. The spawning potential ratio (SPR) ranged between 0.15 and 0.36, remaining below the target threshold for a sustainable fishery (SPR = 0.40).



**Discussion:** These findings indicate that the population is both overfished and undergoing overfishing, likely driven by the disproportionate removal of large females.

**Key words:** data-limited, fisheries, length-based, protandry, snook, stock assessment.

## RESUMEN

**Introducción:** La mayoría de las pesquerías tropicales de pequeña escala permanecen sin evaluar debido a la falta de datos requeridos por los modelos convencionales de evaluación de stocks. En respuesta, se han desarrollado diversos métodos adaptados a pesquerías con datos limitados, entre ellos el modelo de Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés).

**Métodos:** Aplicamos el modelo LBPA para evaluar, por primera vez, el estado del stock de la pesquería artesanal de calva (*Centropomus parallelus*) en Barra del Colorado, en la costa Caribe de Costa Rica. Entre 2019 y 2024, se midieron, pesaron, sexaron y examinaron la madurez gonadal de más de 2 200 individuos como parte de un proyecto de monitoreo de pesquerías en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Barra del Colorado. El análisis lo hicimos considerando un rango de valores de mortalidad natural a tasa de crecimiento ( $M/k$ ) entre 1.5 y 2.5, manteniendo constante el coeficiente de crecimiento en  $k = 0.34$ .

**Resultados:** El análisis reveló una alta mortalidad por pesca ( $F = 2.7 - 2.9$ ), que supera los valores de referencia objetivo (0.56 - 1.91), y afecta principalmente individuos mayores a 45 cm, los cuales son en su mayoría hembras. La proporción potencial de desove, (SPR, por sus siglas en inglés) varió entre 0.15 y 0.36, manteniéndose por debajo del valor meta para una pesquería sostenible (SPR = 0.4).

**Conclusiones:** Estos resultados indican que la población se encuentra tanto sobreexplotada como sujeta a sobre-pesca, probablemente debido a la extracción desproporcionada de hembras de gran tamaño.

**Palabras clave:** basado en tallas, datos limitados, evaluación de stock, pesquerías, protandria, robalo.

## INTRODUCCIÓN

Conocer el estado de las poblaciones de peces explotadas por las pesquerías (denominadas “stock” o “existencias”) es esencial para su manejo apropiado y para garantizar la sostenibilidad de dichas pesquerías (Canales et al., 2021). Evitar la sobrepesca, mantener la salud de las poblaciones explotadas y promover la recuperación de stocks sobrepescados son metas principales del manejo pesquero (Cope & Punt, 2009). El objetivo general de una evaluación de stock es utilizar modelos matemáticos y estadísticos para hacer predicciones cuantitativas sobre la respuesta de las poblaciones de peces a la explotación y a distintas estrategias alternativas de manejo. Estos modelos buscan optimizar las capturas y simultáneamente mantener la capacidad reproductiva del stock a niveles biológicamente seguros (Nadon et al., 2015). Sin embargo, la mayoría de los stocks pesqueros a nivel mundial, particularmente en regiones tropicales, permanecen sin

evaluar debido a la escasez de la información biológica y pesquera requerida por los modelos clásicos de evaluación (Rudd & Thorson, 2017).

Esta limitación ha impulsado el desarrollo y la aplicación de métodos de evaluación para pesquerías con datos limitados (Canales et al., 2021; Dowling et al., 2019; Hordyk et al., 2015). Entre estos enfoques, los métodos basados en la estructura de tallas y en la distribución de frecuencia de longitudes capturadas han surgido como una alternativa robusta y operativamente factible, ya que la recolección de datos de longitud es relativamente sencilla y de bajo costo (Pilling et al., 2009; Quinn & Deriso, 1999). Además, cuando los parámetros de historia de vida se especifican adecuadamente, los enfoques basados en longitudes pueden proporcionar puntos de referencia útiles para la gestión pesquera (Cousido-Rocha et al., 2022).

Una de las pesquerías artesanales más importantes del Caribe de Costa Rica es la de la calva (*Centropomus parallelus*: Centropomidae) (Chacón Chaverri, 1996). La calva es una

especie migratoria protándrica que se congrega durante la época de desove (octubre-enero) en las desembocaduras de ríos y lagunas de la región, y es la principal especie comercial capturada en la zona (Castro Morales, 2000). La biología reproductiva de las especies en el género *Centropomus* se caracteriza por el hermafroditismo protándrico, con un cambio de sexo de macho a hembra a medida que aumenta el tamaño corporal (Taylor et al., 2000). Esto hace que la estructura de tallas de la captura sea particularmente informativa para la evaluación del stock, pero también altamente sensible a la sobreexplotación. Hasta la fecha en Costa Rica, el stock de esta especie nunca ha sido evaluado, lo cual ha impedido el diseño y la implementación de estrategias de manejo adecuadas de manejo para esta pesquería artesanal. Las capturas de calva han disminuido drásticamente con el tiempo, sin que se conozcan las causas (SINAC-INCOPESCA, 2020), lo cual sugiere la posible ocurrencia de sobrepesca y resalta la urgencia de generar información científica que sustente la adopción de medidas de manejo preventivas y correctivas para evitar el colapso de la pesquería.

En este estudio utilizamos datos de longitud para analizar, por primera vez, el estado del stock de la pesquería de calva. Nuestro objetivo principal fue proveer información biológica básica sobre el estado del stock que sirva de insumo para el desarrollo de estrategias de manejo sostenible. Para ello, estimamos métricas claves para el manejo pesquero, como la mortalidad por pesca y la proporción potencial de desove de la población actual (spawning potential ratio o *SPR* por sus siglas en inglés), así como los puntos de referencia teóricos asociados que permitirían llevar a la población hacia niveles de explotación sostenibles en el futuro cercano, mediante la implementación de medidas de manejo adecuadas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

En el año 2019 se estableció un protocolo de monitoreo pesquero en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Barra del Colorado, con el

objetivo de recolectar datos que permitan evaluar el estado de las poblaciones de peces dentro de esta área protegida (SINAC-INCOPESCA, 2020). Después de seis años de monitoreo, el conjunto de datos generado permite realizar, por primera vez en Costa Rica, una evaluación del estado poblacional de *C. parallelus* mediante el uso de métodos diseñados para pesquerías con datos limitados.

Los datos fueron recolectados entre diciembre de 2019 y octubre de 2024 durante la temporada de pesca de la calva (octubre-enero). Se visitaron los puestos comerciales de recibo de pescado varias veces al mes. Para cada individuo capturado se registraron, entre otros datos, la longitud total, longitud estándar, longitud a horquilla, peso (eviscerado o no, dependiendo de cómo lo trajeron los pescadores), presencia/ausencia de vísceras, sexo y estadio de desarrollo gonadal de I a V, siendo III maduro. Para una descripción detallada del protocolo de muestreo, véase Fonseca *et al.* (en este volumen). En el presente estudio utilizamos todos los datos disponibles de longitud total (2 299 individuos) y los datos disponibles de peso (2 207 individuos con vísceras).

Para evaluar el estado de la población utilizamos el modelo de Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) (Canales et al., 2021). Este modelo permite estimar indicadores clave para el manejo pesquero, como la proporción potencial de desove, la mortalidad por pesca ( $F$ ), la biomasa por recluta, el índice de sobrepesca y el rendimiento pesquero. En conjunto, estos indicadores permiten estimar si una población se encuentra sobreexplotada y sobrepescada (Canales et al., 2021, 2023). El modelo requiere la especificación de varios parámetros biológicos (Tabla 1), los cuales fueron estimados, cuando fue posible, utilizando los datos recolectados en el campo. La longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ), que corresponde a la longitud media de un pez infinitamente viejo, se estimó a partir de la longitud máxima en nuestro conjunto de datos, utilizando la relación empírica descrita por Froese & Binohlan (2000). Nuestro valor calculado (Tabla 1) es mayor al tamaño máximo



reportado en la literatura para esta especie a lo largo de toda su distribución geográfica (72 cm, FishBase, 2026). No obstante, hicimos un análisis de sensibilidad para este parámetro, considerando la posibilidad de que el tamaño máximo real sea mayor al estimado, debido a la ausencia de individuos grandes en la muestra. Los coeficientes de la relación longitud-peso se obtuvieron a partir de una regresión lineal entre ambas variables, previamente transformadas con logaritmo natural. Los parámetros de maduración sexual correspondientes a las longitudes en las que el 50% y 95% de la población alcanza la madurez se estimaron con nuestros datos, utilizando una regresión logística basada en el desarrollo gonadal (inmaduro o maduro), implementada en el paquete de R “sizeMat” (Torrejon-Magallanes, 2020). Finalmente, la fracción anual de desove se definió como el porcentaje de meses del año en los que se recolectaron individuos en estado reproductivo dentro de nuestra muestra.

Tabla 1

Parámetros biológicos utilizados en el Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) para la calva (*Centropomus parallelus*). Los datos utilizados fueron recolectados en Barra del Colorado, Costa Rica, entre 2019 y 2024.  $L_{\infty}$  = longitud asíntótica,  $k$  = tasa de crecimiento,  $M$  = tasa de mortalidad natural,  $\log a$  y  $b$ : coeficientes de la relación longitud-peso en logaritmo natural,  $L_{50}$  y  $L_{95}$ : parámetros de madurez (ojiva) según longitud, FAD: fracción anual de desove. / **Table 1.** Biological parameters used in the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) for fat snook (*Centropomus parallelus*). Data were collected in Barra del Colorado, Costa Rica, between 2019 and 2024.  $L_{\infty}$  = asymptotic length,  $k$  = growth rate,  $M$  = natural mortality rate,  $\log a$  and  $b$  = coefficients of the length-weight relationship in natural logarithm form,  $L_{50}$  and  $L_{95}$  = maturity ogive parameters by length, FAD = annual spawning fraction.

| $L_{\infty}$ | $k$  | $M$  | $\log a$ | $b$  | $L_{50}$ | $L_{95}$ | FAD |
|--------------|------|------|----------|------|----------|----------|-----|
| 78.51        | 0.34 | 0.51 | -11.99   | 3.12 | 21.37    | 40.92    | 0.7 |

Para el resto de los parámetros biológicos requeridos por el modelo no existen datos de *C. parallelus*; por lo tanto, utilizamos valores provenientes de la especie emparentada *C. undecimalis* como insumos. El parámetro de curvatura de la ecuación de crecimiento de Von

Bertalanffy, que por simplicidad llamaremos la tasa de crecimiento ( $k = 0.34$ ), corresponde a poblaciones colombianas de esta especie (Puentes et al., 2014). La tasa de mortalidad natural ( $M$ ) se fijó en 0.51 para mantener la relación  $M/k = 1.5$ . Este supuesto corresponde a una invariante de historia de vida (Jensen, 1996), ampliamente utilizada y discutida en revisiones recientes sobre estimación de  $M$  (Maunder et al., 2023). También exploramos valores alternativos de  $M$  de 0.68 y 0.85, correspondientes a  $M/k = 2.0$  y 2.5, respectivamente, para evaluar la sensibilidad del modelo a variaciones en  $M$ . Los otros dos parámetros requeridos por el modelo corresponden a la relación meta de la proporción potencial de desove ( $SPR_{meta}$ ) y a la pendiente (*steepness*,  $h$ ) de la relación entre la población desovante y el reclutamiento de acuerdo con la ecuación de Beverton y Holt. En la práctica del manejo pesquero, suelen utilizarse umbrales precautorios de  $SPR$  en torno  $\approx 0.20$  como límite biológico, y valores objetivo en el rango de  $\sim 0.35$ – $0.40$  o superiores, dependiendo de la especie o a los objetivos de manejo definidos (Mace & Sissenwine, 1993; Hordyk et al., 2015). En este estudio se fijó el  $SPR_{meta}$  en 0.40, dado que este valor ha sido utilizado para manejar exitosamente poblaciones de *C. undecimalis* en los Estados Unidos, particularmente en el Golfo de México (Munyangorero et al., 2020). Munyangorero et al. (2020) estimaron un valor de  $h = 0.82$  para esa población, el cual adoptamos en este estudio para la población de calva. Las poblaciones de *Centropomus* en Estados Unidos son evaluadas de manera continua y exitosa (Adams, 2017; Munyangorero et al., 2020). La utilización de estos mismos valores sirve como un punto de inicio idealizado para el manejo de la población de calva de Barra del Colorado.

Para el análisis, los datos de longitud se agruparon en 11 categorías de “edad” según tamaño, con rangos de 5 cm entre 25 y 75 cm, para los seis años de colecta (2019–2024). Todos los análisis se hicieron con ambos sexos combinados. Los valores iniciales de los parámetros se definieron siguiendo las recomendaciones de los autores del modelo (ver el enlace al código y

guías en Canales et al., 2021) y a cada año se le dio el mismo peso en el análisis.

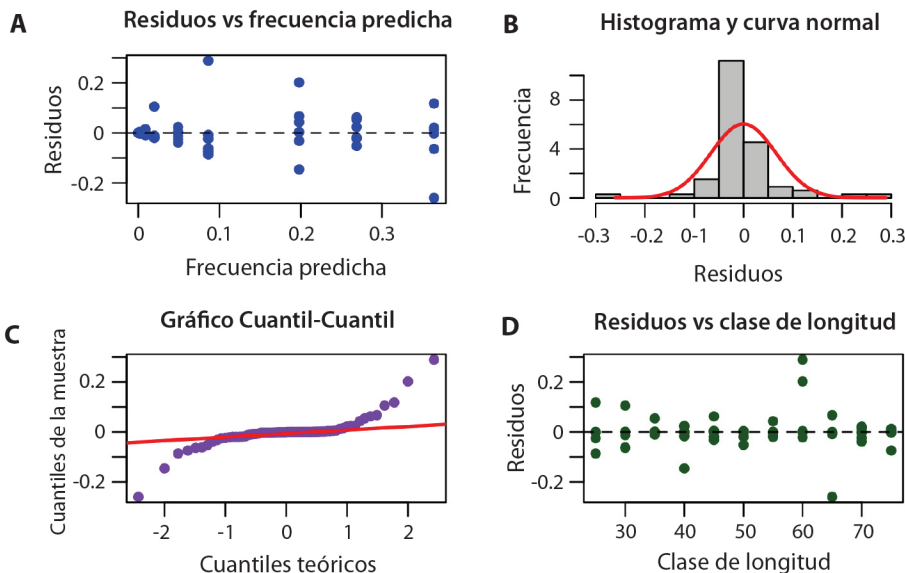
El modelo LBPA fue desarrollado en *Automatic Differentiation Model Builder* (ADMB) y corrido desde R, cuyo código base se encuentra disponible en Github (<https://github.com/cris-can/LBPA>, ver detalles en Canales et al., 2021). Los valores de  $F$  resultantes se transformaron a tasa de explotación ( $U$ ) por medio de la ecuación  $=1-e^{-F}$  para expresar de manera más intuitiva la fracción de la población que está siendo capturada (Pons et al., 2020).

## RESULTADOS

El análisis de los residuos (Fig. 1) muestra una distribución aproximadamente simétrica alrededor de cero a lo largo de los valores predichos (Fig. 1a) y de las categorías de tamaño (Fig. 1d), sin sesgos sistemáticos ni heterocedasticidad. El histograma de residuos (Fig. 1b) y el gráfico de cuantiles (Fig. 1c) indican una distribución simétrica centrada en cero y

cercana a la normal teórica, aunque con ligeras desviaciones en los extremos.

Los resultados mostraron sensibilidad a las variaciones en la mortalidad natural ( $M$ ) en la relación  $M/k$ , manteniendo  $k$  constante en 0.34 (Tablas 2 y 3). La biomasa virginal por recluta disminuyó conforme aumentó  $M$  (Tabla 3). Por el contrario, la biomasa actual por recluta fue baja para todos los valores de  $M$  y se ubicó por debajo tanto de la biomasa virginal como de la biomasa meta por recluta (Tabla 3). La proporción potencial de desove ( $SPR$ ) mostró un incremento progresivo con el aumento de  $M$ ; sin embargo, la  $SPR$  actual permaneció por debajo del valor objetivo de 0.4 en todos los escenarios evaluados (Tabla 3). La mortalidad por pesca ( $F$ ) aumentó al incrementarse  $M$  y superó  $F_{meta}$  en todos los casos (Tablas 2 y 3). El rango de valores de  $F$  presentados en el Tabla 2 muestra que entre 93 y 95% de los individuos son removidos por la pesca ( $U = 1 - e^{-F}$ ). El índice de sobrepesca ( $F/F_{meta}$ ) disminuyó con el aumento en  $M$ , pero estuvo por encima de 1 (el valor meta) en todos los escenarios



**Fig. 1.** Análisis de residuales del Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) para la población de *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica, con  $M/k = 1.5$ . Los residuos se presentan sin estandarización. / **Fig. 1.** Residual analysis from the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) for the *Centropomus parallelus* population in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica, with  $M/k = 1.5$ . Residuals are presented without standardization.



Tabla 2

Parámetros estimados utilizando el Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) para la población de *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica. Los valores estimados se presentan para un rango de mortalidad natural (*M*) entre 0.51 y 0.85, para un valor de tasa de crecimiento (*k*) de 0.34. / **Table 2.** Parameters estimated using the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) for the *Centropomus parallelus* population in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica. Estimated values are presented for a natural mortality (*M*) range between 0.51 and 0.85, using a growth rate (*k*) value of 0.34.

| Parámetro                                | <i>M/k</i> =1.5 | <i>M/k</i> =2.0 | <i>M/k</i> =2.5 |
|------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Mortalidad por pesca ( <i>F</i> )        | 2.94            | 2.82            | 2.69            |
| Selectividad <i>L</i> <sub>50</sub> (cm) | 45.03           | 45.26           | 45.50           |
| Pendiente Selectividad (cm)              | 4.53            | 4.57            | 4.60            |
| Tamaño de reclutas (cm)                  | 20.41           | 20.42           | 20.43           |

Tabla 3

Variables derivadas utilizando el Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) para la población de *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica. Los valores estimados se presentan para un rango de valores de mortalidad natural (*M*) entre 0.51 y 0.85, para un valor de tasa de crecimiento (*k*) de 0.34. / **Table 3.** Variables derived using the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) for the *Centropomus parallelus* population in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica. Estimated values are presented for a natural mortality (*M*) range between 0.51 and 0.85, using a growth rate (*k*) value of 0.34.

| Variable                                  | <i>M/k</i> =1.5 | <i>M/k</i> =2.0 | <i>M/k</i> =2.5 |
|-------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Biomasa virginal por recluta (kilogramos) | 1.58            | 0.81            | 0.47            |
| Biomasa actual por recluta (kilogramos)   | 0.23            | 0.20            | 0.17            |
| Biomasa meta por recluta (kilogramos)     | 0.63            | 0.32            | 0.19            |
| Proporción potencial de desove actual     | 0.15            | 0.25            | 0.36            |
| Proporción potencial de desove meta       | 0.4             | 0.4             | 0.4             |
| Mortalidad por pesca meta                 | 0.56            | 0.98            | 1.91            |
| Índice de sobrepesca                      | 5.25            | 2.89            | 1.41            |
| Rendimiento por recluta actual            | 0.29            | 0.22            | 0.16            |
| Rendimiento por recluta meta              | 0.28            | 0.19            | 0.15            |

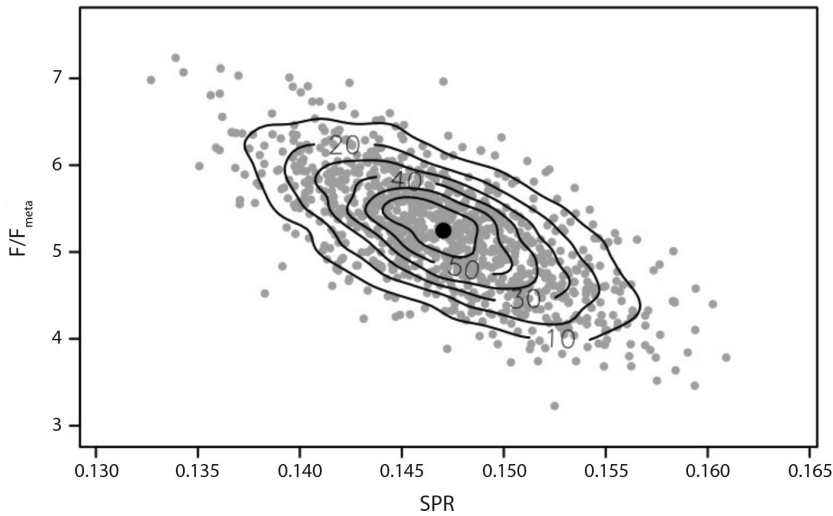
considerados (Tabla 3). La certidumbre sobre esta conclusión es alta, ya que el índice de sobrepesca supera el valor de 1 para cualquier valor dentro del rango posible del SPR según los datos disponibles (Fig. 2 para el caso de *M/k*=1.5).

El estado de la población se aprecia al graficar el rendimiento relativo por recluta (RPR) y la SPR en función de su valor máximo posible y de la mortalidad por pesca (Fig. 3).

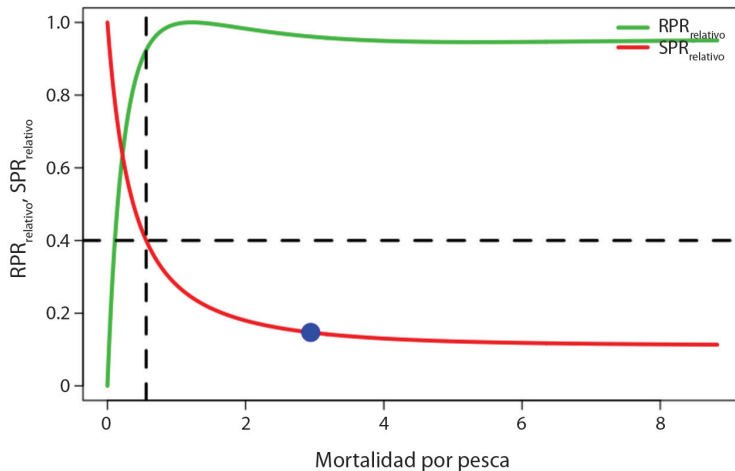
Para recuperar la población a valores sostenibles de *RPR* y *SPR*, es necesario reducir el esfuerzo de pesca para disminuir la mortalidad por pesca a valores cercanos al *F<sub>meta</sub>*. El rango de *F<sub>meta</sub>* (Tabla 2) muestra que el esfuerzo de pesca debería reducirse a valores

entre 43-85% ( $U = 1 - e^{-F}$ ) para llegar a *F<sub>meta</sub>*. Actualmente, el esfuerzo de pesca es al menos 93% como se mostró anteriormente. Al implementar esta reducción, se pronostica que la captura estimada estaría compuesta por una mayor proporción de individuos de mayor tamaño (población meta) en comparación con la estructura de tallas observadas en la pesca actual (Fig. 4).

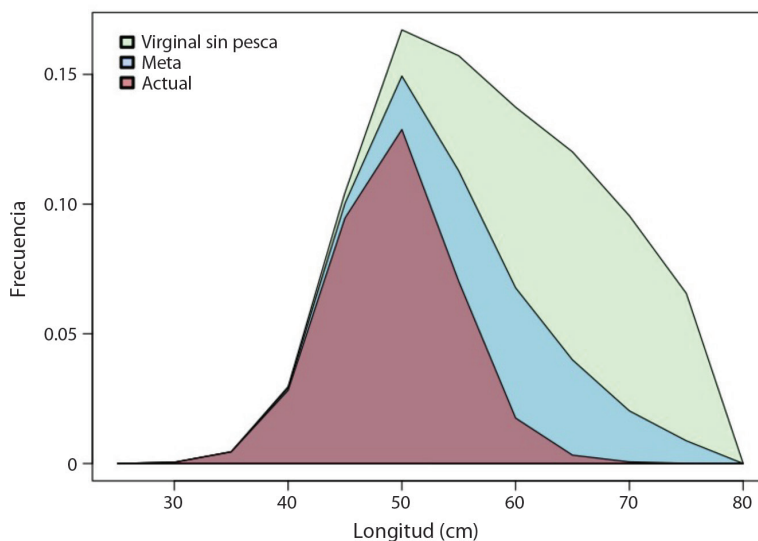
Los individuos reclutados a la pesquería presentan una longitud aproximada de 20 cm, mientras los individuos de alrededor de 45 cm son actualmente los más seleccionados y removidos por los artes de pesca (Tabla 1, Fig. 5). Por lo tanto, en una población recuperada se esperaría que continúe el ingreso de reclutas



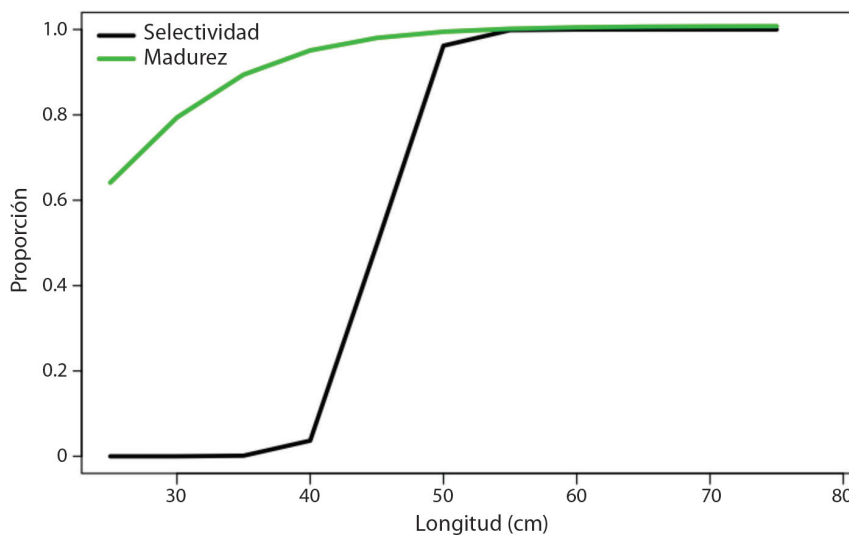
**Fig. 2.** Incertidumbre de la relación entre el índice de sobrepesca ( $F/F_{meta}$ ) y la proporción potencial de desove (SPR) estimados para *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica, con el Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) con  $M/k = 1.5$ . Los puntos grises representan valores simulados de la distribución conjunta entre  $F/F_{meta}$  y SPR. Los contornos representan porcentajes de densidad de superficie (kernel) que indican la probabilidad de que el valor real se encuentre en dicho contorno. El punto negro muestra el valor estimado para cada variable. / **Fig. 2.** Uncertainty in the relationship between the overfishing index ( $F/F_{meta}$ ) and spawning potential ratio (SPR) estimated for *Centropomus parallelus* in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica, using the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) with  $M/k = 1.5$ . Gray points represent simulated values from the joint distribution between  $F/F_{meta}$  and SPR. Contours represent kernel density surface percentages indicating the probability that the true value lies within each contour. The black point shows the estimated value for each variable.



**Fig. 3.** Posición de la población de *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica (punto azul) en relación a la proporción potencial de desove (SPR) relativa según mortalidad por pesca ( $F$ ) estimadas con el Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) con  $M/k = 1.5$ . El rendimiento relativo por recluta (RPR) se muestra para comparación. Los valores relativos fueron calculados en relación con el valor máximo en el juego de datos. Las líneas punteadas representan los valores meta de SPR y  $F$ . / **Fig. 3.** Position of the *Centropomus parallelus* population in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica (blue point) relative to the spawning potential ratio (SPR) according to fishing mortality ( $F$ ) estimated using the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) with  $M/k = 1.5$ . Relative yield per recruit (RPR) is shown for comparison. Relative values were calculated in relation to the maximum value in the dataset. Dashed lines represent the target values for SPR and  $F$ .



**Fig. 4.** Distribución de tamaños de los individuos de *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica, desembarcados en la actualidad según su frecuencia relativa (de 0 a 1), junto a la distribución de capturas en una población meta según las estimaciones del Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) con  $M/k = 1.5$ . La distribución hipotética modelada de una población virginal en que no hubiera pesca se muestra para comparación. / **Fig. 4.** Size distribution of *Centropomus parallelus* individuals currently landed in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica, according to their relative frequency (0 to 1), together with the modeled catch distribution of a target population based on estimates from the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) with  $M/k = 1.5$ . The modeled hypothetical distribution of an unfished virgin population is shown for comparison.



**Fig. 5.** Proporción de individuos de *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica, seleccionados por las artes de pesca según su longitud en relación con la proporción de individuos en la población que han alcanzado la madurez sexual según longitud. Valores estimados con el Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) con  $M/k = 1.5$ . / **Fig. 5.** Proportion of *Centropomus parallelus* individuals in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica, selected by fishing gear according to their length, relative to the proportion of individuals in the population that have reached sexual maturity at length. Values estimated using the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) with  $M/k = 1.5$ .

**Tabla 4**

Resultados de estimación de parámetros y variables estimados utilizando el Análisis de Seudo Cohortes Basado en Longitud (LBPA por sus siglas en inglés) para la población de *Centropomus parallelus* en Barra del Colorado, Caribe de Costa Rica. Los valores estimados se presentan para un rango de valores de longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ) entre 82 y 98 cm, manteniendo la mortalidad natural ( $M$ ) en 0.68 y la tasa de crecimiento ( $k$ ) en 0.34. / **Table 4.** Results of parameter and variable estimates obtained using the Length-Based Pseudo-Cohort Analysis (LBPA) for the *Centropomus parallelus* population in Barra del Colorado, Caribbean coast of Costa Rica. Estimated values are presented for an asymptotic length ( $L_{\infty}$ ) range between 82 and 98 cm, while maintaining natural mortality ( $M$ ) at 0.68 and growth rate ( $k$ ) at 0.34.

| Parámetro/Variable                                 | 82    | 86    | 90    | 94    | 98    |
|----------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Mortalidad por pesca ( $F$ )                       | 3.16  | 6.19  | 3.50  | 3.63  | 1.41  |
| Selectividad $L_{50}$ (cm)                         | 44.71 | 47.16 | 44.28 | 44.51 | 37.73 |
| Pendiente Selectividad (cm)                        | 4.78  | 5.54  | 4.99  | 4.50  | 3.50  |
| Tamaño de reclutas (cm)                            | 16.99 | 21.90 | 32.32 | 30.63 | 26.63 |
| Biomasa virginal por recluta (kilogramos)          | 1.61  | 1.95  | 2.68  | 2.71  | 2.62  |
| Biomasa actual por recluta (kilogramos)            | 0.20  | 0.21  | 0.11  | 0.06  | 0.20  |
| Biomasa meta por recluta (kilogramos)              | 0.65  | 0.78  | 1.07  | 1.09  | 1.05  |
| Proporción potencial de desove actual (kilogramos) | 0.12  | 0.11  | 0.04  | 0.02  | 0.08  |
| Mortalidad meta por pesca                          | 0.52  | 0.58  | 0.43  | 0.41  | 0.37  |
| Índice de sobrepesca                               | 6.05  | 10.71 | 8.23  | 8.88  | 3.83  |
| Rendimiento por recluta actual                     | 0.27  | 0.34  | 0.28  | 0.20  | 0.35  |
| Rendimiento por recluta meta                       | 0.28  | 0.36  | 0.46  | 0.47  | 0.44  |

de 20 cm a la pesquería, pero que exista una mayor disponibilidad de individuos de más de 60 cm (Fig. 4).

Finalmente, las conclusiones de este estudio se mantienen aún al utilizar valores de  $L_{\infty}$  mayores al estimado de 78 cm (Tabla 4). En todos los casos evaluados, el índice de sobrepesca se mantuvo por encima de 1, la mortalidad por pesca superó el valor meta, y la SPR permaneció por debajo del valor meta.

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio son consistentes independientemente de los valores asumidos para mortalidad natural ( $M$ ) en la relación mortalidad natural y tasa de crecimiento ( $M/k$ ) y para la longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ). La población de calva en Barra del Colorado presenta señales claras y persistentes de sobreexplotación, caracterizadas por una baja biomasa por recluta, un potencial reproductivo reducido y una mortalidad por pesca que supera las metas precautorias de manejo. La biomasa

virginal por recluta disminuye al aumentar  $M$ , lo cual es esperable, ya que mayores tasas de mortalidad relativas al crecimiento lógicamente resultan en una menor acumulación de biomasa. La baja biomasa actual por recluta indica un estado de depleción del stock, independientemente del valor de  $M$  considerado. De manera similar, la biomasa meta por recluta disminuye con  $M$ ; sin embargo, en ningún escenario la biomasa observada alcanza dicho valor. Asimismo, la proporción potencial de desove se mantiene por debajo del valor meta de 0.4 en todos los escenarios de mortalidad natural evaluados, lo que indica que el stock no alcanza el nivel reproductivo deseado bajo ninguno de estos escenarios.

La mortalidad por pesca meta aumenta sustancialmente con el incremento de  $M$ , lo que refleja una mayor tolerancia del stock a la pesca con mayor mortalidad natural. Sin embargo, el índice de sobrepesca evidencia que la mortalidad por pesca actual excede la mortalidad meta en todos los escenarios evaluados. Por su parte, el rendimiento por recluta actual es similar e



incluso ligeramente superior al rendimiento objetivo en todos los escenarios, lo que sugiere que la pesquería opera cerca del máximo rendimiento por recluta. Este nivel de explotación, sin embargo, se alcanza a expensas de una biomasa reducida y de un potencial reproductivo insuficiente. Los valores elevados de  $F$  y de  $SPR$  reducidos observados en este estudio indican que el recurso está siendo sobrepecado debido a una alta intensidad de extracción, lo que conlleva una pérdida en la capacidad de producción de reclutas, consistente con lo que se denomina sobrepesca por reclutamiento (Northeast Fisheries Science Center, 2015; Tascheri, 2017).

Todas las especies de *Centropomus* son protándricas; los individuos pequeños son machos y, al alcanzar cierto tamaño corporal, experimentan un cambio de sexo a hembras (Taylor et al., 2000). En *C. parallelus*, los individuos de 45 cm o más son generalmente hembras (ver Fonseca et al., en este volumen). Las hembras de esta especie de tallas grandes dominan las poblaciones en las desembocaduras de los ríos, hacia donde migran para reproducirse (Assis et al., 2019; Costa e Silva et al., 2021; Daros et al., 2016). En este tipo de especies con desove agregado y hermafroditismo secuencial, la remoción selectiva de individuos grandes ha mostrado tener efectos desproporcionadamente mayores en la dinámica poblacional que en especies gonocóricas (Heppell et al., 2006; Kindsvater et al., 2017; Sadovy de Mitcheson & Erisman, 2011). Nuestros resultados muestran que la población no explotada modelada tendría una mayor representación de clases de talla altas (Fig. 4), mientras que en la población actualmente explotada la frecuencia de los desembarques se concentra en pocas clases de talla, lo que probablemente contribuye al bajo potencial reproductivo observado. En este contexto, resultan particularmente pertinentes medidas de manejo que reduzcan la selectividad hacia hembras grandes y que permitan la ocurrencia del cambio sexual, con el fin de evitar el colapso funcional del stock (Ginter et al. 2015; Hixon et al., 2014).

Aunque una proporción de hembras menores de 45 cm pudiera reproducirse, la

pérdida de hembras grandes ( $> 45$  cm) y altamente fecundas (BOFFFFs por sus siglas en inglés, Big, Old, Fat, Fecund, Female Fish), magnifica la reducción del potencial de desove por dos mecanismos principales: (1) la producción de huevos y la inversión energética en la reproducción aumentan desproporcionadamente con el tamaño corporal, es decir, un incremento pequeño en talla se traduce en un aumento grande en el número de huevos, y (2) las hembras de mayor tamaño desovan durante más tiempo y con mayor frecuencia (Barneche et al., 2018; Hixon et al., 2014). En peces protándricos, la probabilidad de que un individuo llegue a convertirse en hembra depende de su supervivencia a la pesca en tallas medias-altas. Por lo tanto, valores elevados de  $F$  y una selectividad dirigida hacia individuos de mayor tamaño pueden reducir la fracción de la población que logra cambiar de sexo, así como el aporte desproporcionado de huevos producidos por las hembras de mayor tamaño (Alonzo & Mangel, 2005; Heppell et al., 2006). Si las estimaciones poblacionales tratan la fecundidad y la frecuencia o duración del desove como un promedio independiente del tamaño corporal, y no consideran adecuadamente la probabilidad de transición a hembra ni la probabilidad de madurez por talla, el  $SPR$  puede resultar sobreestimado. En ese caso, se subestima el aporte del estado virgen (rico en hembras grandes) y se sobreestima el del stock explotado, dominando por hembras pequeñas y machos (Barneche et al., 2018; Evans-Powell et al., 2024; Hixon et al., 2014). En nuestro caso, la combinación de una alta selectividad hacia tallas grandes y valores elevados de  $F$  sugiere que la remoción de BOFFFFs y la menor probabilidad de transición a hembra contribuyen al bajo  $SPR$  observado. Esto refuerza la necesidad de proteger explícitamente la fracción de hembras de gran talla, ya que su pérdida tiene efectos desproporcionados sobre la producción de reclutas y la resiliencia del stock (Barneche et al., 2018; Ginter et al. 2015). Dado que el modelo utilizado no incluye explícitamente la variación de la dinámica reproductiva en función de la talla, las estimaciones aquí reportadas

son probablemente conservadoras respecto al verdadero riesgo biológico del stock.

El modelo LBPA ha mostrado ser sensible a la selección de los parámetros de madurez (Canales et al., 2021). En este estudio usamos estimaciones basadas en información del estado gonadal por talla, con una disponibilidad limitada de organismos inmaduros, lo cual puede introducir incertidumbre a dichas estimaciones. No obstante, los valores obtenidos son similares a los reportados para poblaciones de *C. parallelus* en Brasil (Costa e Silva et al., 2021). En especies con cambio sexual, se ha documentado un sesgo asociado a la confusión entre la transición sexual y la primera madurez de las hembras, que suele conducir a una sobreestimación de la capacidad reproductiva (Young et al., 2020). Considerando la incertidumbre en los parámetros de madurez sexual utilizados, y dado que el *SPR* estimado en este estudio es bajo, cualquier sesgo residual de optimismo implicaría que el *SPR* real sea igual o incluso menor al estimado, reforzando la evidencia de que el recurso se encuentra sobreexplotado y sujeto a sobrepesca (Alonzo & Mangel, 2005; Young et al., 2020).

Otro aspecto para considerar es que los datos utilizados en este estudio provienen únicamente de desembarques registrados en centros de acopio locales. Si bien consideramos que estos son representativos de las tendencias generales de las capturas, existen reportes de que una fracción de la pesca no llega a dichos centros. Esto ocurre, por ejemplo, cuando la producción es alta y algunos pescadores comercializan directamente con intermediarios o restaurantes locales. Asimismo, una proporción importante de pescadores provenientes de otras áreas transporta sus capturas en sus propias embarcaciones y las vende o entrega en puestos de recibo fuera de la zona de muestreo, por lo cual no fueron registradas en este estudio. Por lo tanto, el impacto real de la explotación podría estar siendo subestimado.

**Recomendaciones específicas de manejo para el área de estudio:** Pese a las limitaciones y posibles sesgos en la información disponible,

los resultados presentados en este estudio constituyen la primera aproximación cuantitativa al estado del stock de calva en Costa Rica y permiten proponer estrategias de manejo basadas en puntos de referencia por recluta. Con los datos recolectados, fue posible calcular métricas que representan el estado actual del stock y estimar valores meta para dichas métricas que pueden servir como guía para un aprovechamiento sostenible de la población.

Los resultados muestran que es necesario reducir la mortalidad por pesca para alcanzar el nivel de desove meta. Dada la naturaleza de la información disponible y con el fin de maximizar la efectividad de las medidas de manejo, se recomienda priorizar las siguientes líneas de acción: (1) aplicación de ventanas de tallas mínimas y máximas de capturas que permitan que una fracción significativa de la cohorte cambie de sexo y madure como hembra antes de ser capturada, asegurando además la permanencia de las hembras mega reproductoras en la población; (2) establecimiento de vedas reproductivas en periodos y áreas de agregación para asegurar el desove de una proporción de las hembras, por ejemplo mediante de cierres estacionales y la creación de zonas núcleo de no extracción en sitios de agregación reproductiva, dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre y el Área Marina de Pesca Responsable Barra del Colorado durante la época de desove (octubre-enero), y (3) revisión de las artes de pesca para disminuir la selectividad sobre las tallas muy grandes. Estas medidas se alinean con la teoría de puntos de referencia por recluta (Goodyear, 1993) y con la evidencia sobre vulnerabilidad de los peces con cambio sexual frente a la pesca dirigida a individuos grandes (Heppell et al., 2006; Hixon et al., 2014; Sadovy de Mitcheson & Erisman, 2011). Complementariamente, se deben destinar esfuerzos a la divulgación tanto de las medidas específicas de manejo, como de la necesidad de su implementación para la recuperación de las poblaciones de calva. Para ello, se sugiere considerar al menos tres niveles de uso: (1) el autoconsumo, incluyendo a pobladores y visitantes; (2) mercado local, abarcando centros de recibo y restaurantes



dentro del Refugio, así como a sus usuarios, y (3) mercado externo, enfocado a los destinos identificados como la ciudad de Limón y la comunidad Cariari incluyendo mecanismos de trazabilidad y control de origen para evitar el desvío de producto proveniente de periodos o zonas de restricción.

Para que las recomendaciones de manejo tengan un impacto real y sostenible, su implementación debe ir acompañada de una inversión estratégica en las pesquerías locales. Esta inversión debe orientarse a fortalecer los medios de vida de las personas que dependen directa o indirectamente del recurso, mediante programas de diversificación productiva, incentivos económicos transitorios o esquemas de co-manejo con derechos de uso claramente definidos. El área de estudio presenta altos niveles de vulnerabilidad socioeconómica. Por ello, la aplicación exclusiva de medidas restrictivas, como vedas o limitaciones al uso del recurso, sin acciones complementarias de apoyo podría agravar las condiciones de precariedad y reducir la legitimidad social del manejo.

Si bien las medidas propuestas responden a la necesidad técnica de reducir la mortalidad por pesca y recuperar el potencial reproductivo del stock, es igualmente importante avanzar en paralelo con acciones que mejoren las condiciones sociales, económicas y productivas de la comunidad. Además, los instrumentos actuales de planificación basados en área, como las áreas protegidas y otras figuras de ordenamiento espacial, han incorporado históricamente a las pesquerías de manera limitada. Por ello, es fundamental integrar explícitamente objetivos, indicadores y medidas relacionadas con la pesca dentro de estos instrumentos. Esto permitirá abordar de forma integral la recuperación de las poblaciones de calva y de otras especies pesqueras que sostienen los medios de vida locales en Barra del Colorado y zonas aledañas.

Las evaluaciones de stock son poco frecuentes en el país, por lo que el presente trabajo constituye un avance significativo en el manejo pesquero nacional. El método empleado demuestra ser una herramienta viable y útil para especies de importancia comercial y

turística, siempre que sea posible recolectar datos de talla y peso. Además, puede servir como referencia para futuras evaluaciones de stock de otros recursos pesqueros artesanales en Costa Rica y la región.

**Declaración de contribución de autoría:** Johel Chaves-Campos contribuyó en la concepción, diseño, análisis e interpretación de resultados y preparación del manuscrito. Andrés Beita-Jiménez contribuyó en la concepción, diseño, interpretación de resultados y preparación del manuscrito. Esmeralda A. Chaves-Briones contribuyó con la colecta de datos, Damián Martínez-Fernández contribuyó en la preparación del manuscrito y discusión de los resultados desde la perspectiva del manejo pesquero y su implementación práctica. Erick Herrera contribuyó en la preparación del manuscrito y discusión de los resultados desde la perspectiva del manejo pesquero y su implementación práctica. Andrea Cruz Siles contribuyó en la preparación del manuscrito y discusión de los resultados desde la perspectiva del manejo pesquero y su implementación práctica. Sebastián Bonilla Sánchez contribuyó en la preparación del manuscrito y discusión de los resultados desde la perspectiva del manejo pesquero y su implementación práctica. Fernando Mejía Arana contribuyó en la preparación del manuscrito y discusión de los resultados desde la perspectiva del manejo pesquero y su implementación práctica. Greymier Ramos Loría contribuyó en la preparación del manuscrito y discusión de los resultados desde la perspectiva del manejo pesquero y su implementación práctica. Oscar Isaac Cruz Mena contribuyó en la preparación del manuscrito y discusión de los resultados desde la perspectiva del manejo pesquero y su implementación práctica.

**Declaración de ética:** los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento

se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Asociación Costa Rica por Siempre, en especial a Luis G. Fonseca, y al Área de Conservación Tortuguero del Sistema Nacional de Áreas de Conservación, en especial a Elena Vargas Ramírez, por permitirnos utilizar estos datos. Cristian Canales y Mauricio Ibarra hicieron sugerencias que enriquecieron el análisis y el manuscrito. La colecta de datos en Barra del Colorado fue financiada por el Fondo de Conservación Marina-Programa Costa Rica por Siempre del Sistema Nacional de Áreas de Conservación.

## REFERENCIAS

- Adams, A. J. (2017). Guidelines for evaluating the suitability of catch and release fisheries: lessons learned from Caribbean flats fisheries. *Fisheries Research*, 186, 672–680. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.09.027>
- Alonzo, S. H., & Mangel, M. (2005). Sex-change rules, stock dynamics, and the performance of spawning-per-recruit measures in protogynous stocks. *Fishery Bulletin*, 103, 229–245.
- Assis, D. A. S., Nobre, D. M., de Freitas, M. C., Moraes, L. E., & de A. Santos, A. C. (2019). Reproductive biology of the protandric hermaphrodite fat snook *Centropomus parallelus* Poey 1860 in a tropical estuary, northeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 54, 225–235. <https://doi.org/10.1080/01650521.2019.1663594>
- Barneche, D. R., Robertson, D. R., White, C. R., & Marshall, D. J. (2018). Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, 360, 642–645. <https://doi.org/10.1126/science.aao6868>
- Canales, C. M., Punt, A. E., & Mardones, M. (2021). Can a length-based pseudo-cohort analysis (LBPA) using multiple catch length-frequencies provide insight into population status in data-poor situations? *Fisheries Research*, 234, 105810. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105810>
- Canales, C. M., Sánchez, N., & Adasme, N. A. (2023). Spatial heterogeneity of biological traits and effects on fisheries management based on the assumption of a single stock: The case of the common hake (*Merluccius gayi*) in Chile. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1241587. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1241587>
- Castro Morales, C. (2000). Aspectos de la biología y estructura poblacional de *Centropomus parallelus* (Poey, 1860) durante el período de desove en Barra del Colorado, Limón, Costa Rica [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional].
- Chacón Chaverri, D. (1996). Abundancia y diversidad de los recursos ícticos aprovechados por la pesca recreativa en Barra del Colorado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44, 489–498.
- Cope, J. M., & Punt, A. E. (2009). Length-based reference points for data-limited situations: Applications and restrictions. *Marine and Coastal Fisheries*, 1, 169–186. <https://doi.org/10.1577/C08-025.1>
- Costa e Silva, G. H., Freitas, M. O., & Abilhoa, V. (2021). Reproductive biology of the fat snook *Centropomus parallelus* Poey, 1860 (Teleostei, Centropomidae) and implications for its management in the southern Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 99(2), 669–672. <https://doi.org/10.1111/jfb.14718>
- Cousido-Rocha, M., Cerviño, S., Alonso-Fernández, A., Gil, J., González Herraiz, I., Rincón, M. M., Ramos, F., Rodríguez-Cabello, C., Sampedro, P., Vila, Y., & Pennino, M. G. (2022). Applying length-based assessment methods to fishery resources in the Bay of Biscay and Iberian Coast ecoregion: Stock status and parameter sensitivity. *Fisheries Research*, 248, 106197. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106197>
- Daros, F. A., Spach, H. L., & Correia, A. T. (2016). Habitat residency and movement patterns of *Centropomus parallelus* juveniles in a subtropical estuarine complex. *Journal of Fish Biology*, 88, 1796–1810. <https://doi.org/10.1111/jfb.12944>
- Dowling, N. A., Smith, A. D. M., Smith, D. C., Parma, A. M., Dichmont, C. M., Sainsbury, K., Wilson, J. R., Dougherty, D. T., & Cope, J. M. (2019). Generic solutions for data-limited fishery assessments are not so simple. *Fish and Fisheries*, 20, 174–188. <https://doi.org/10.1111/faf.12329>
- Evans-Powell, R. T., Hesp, S. A., Denham, A. M., & Beckley, L. E. (2024). Implications of big, old, fat, fecund, female fish (BOFFFFs) for the reproductive potential of a demersal teleost stock. *Fisheries Research*, 272, 106934. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106934>
- Fonseca, L. G., Castro Morales, C., Chaves-Briones, E. A., Herrera, E., Cruz Siles, A., Bonilla Sánchez, S., Campbell, M., Carvajal, J. M., Lara Quesada, N., Gamboa, M. P., Chacón Chaverri, D., Chaves-Campos, J., & Martínez-Fernández, D. (in press). Bases científicas para la gestión pesquera de la calva (*Centropomus parallelus*) en Barra del Colorado, costa Caribe de Costa Rica, Centro América. *Revista de Biología Tropical*.



- Froese, R., & Binohlan, C. (2000). Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. *Journal of Fish Biology*, 56, 758–773. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00870.x>
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2026). *FishBase: Centropomus parallelus* [Base de datos]. <https://fishbase.se/summary/1014>
- Ginter, K., Kangur, A., Kangur, P., & Kangur, K. (2015). Consequences of size-selective harvesting and changing climate on the pikeperch *Sander lucioperca* in two large shallow north temperate lakes. *Fisheries Research*, 165, 63–70. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.12.016>
- Goodyear, C. P. (1993). Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: Foundation and current use. In S. J. Smith, J. J. Hunt, & D. Rivard (Eds.), *Risk Evaluation and Biological Reference Points for Fisheries Management* (pp. 67–81). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 120.
- Heppell, S. S., Heppell, S. A., Coleman, F. C., & Koenig, C. C. (2006). Models to compare management options for a protogynous fish. *Ecological Applications*, 16, 238–249. <https://doi.org/10.1890/04-1113>
- Hixon, M. A., Johnson, D. W., & Sogard, S. M. (2014). BOFFFFs: On the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *ICES Journal of Marine Science*, 71, 2171–2185. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst200>
- Hordyk, A., Ono, K., Valencia, S., Loneragan, N., & Prince, J. (2015). A novel length-based empirical estimation method of spawning potential ratio (SPR), and tests of its performance, for small-scale, data-poor fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 72, 217–231. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst200>
- Jensen, A. L. (1996). Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(4), 820–822. <https://doi.org/10.1139/f95-233>
- Kindsvatner, H. K., Reynolds, J. D., Sadovy de Mitcheson, Y., & Mangel, M. (2017). Selectivity matters: Rules of thumb for management of plate-sized, sex-changing fish in the live reef food fish trade. *Fish and Fisheries*, 18, 821–836. <https://doi.org/10.1111/faf.12208>
- Mace, P. M., & Sissenwine, M. P. (1993). How much spawning per recruit is enough? *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 120, 101–118.
- Maunder, M. N., Hamel, O. S., Lee, H.-H., Piner, K. R., Cope, J. M., Punt, A. E., Ianelli, J. N., Castillo-Jordán, C., Kapur, M. S., & Methot, R. D. (2023). A review of estimation methods for natural mortality and their performance in the context of fishery stock assessment. *Fisheries Research*, 257, 106489. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106489>
- Munyandorero, J., Trotter, A. A., Stevens, P. W., & Muller, R. G. (2020). The 2020 stock assessment of common snook, *Centropomus undecimalis* (IHR 2020–004). Florida Fish and Wildlife Conservation Commission.
- Nadon, M. O., Ault, J. S., Williams, I. D., Smith, S. G., & DiNardo, G. T. (2015). Length-based assessment of coral reef fish populations in the Main and Northwestern Hawaiian Islands. *PLoS ONE*, 10, e0133960. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133960>
- Northeast Fisheries Science Center. (2015). *60th Northeast Regional Stock Assessment Workshop (60th SAW) assessment summary report* (Northeast Fisheries Science Center Reference Document No. 15-07). U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. <https://doi.org/10.7289/V5D21VKV>
- Pilling, G. M., Apostolaki, P., Failler, P., Floros, C., Large, P. A., Morales-Nin, B., Reglero, P., Stergiou, K. I., & Tsikliras, A. C. (2009). Assessment and management of data-poor fisheries. *Advances in Fisheries Science*, 50, 280–305. <https://doi.org/10.1002/9781444302653.ch12>
- Pons, M., Cope, J. M., & Kell, L. T. (2020). Comparing performance of catch-based and length-based stock assessment methods in data-limited fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77, 1026–1037. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0276>
- Puentes, V., Escobar, F. D., Polo, C. J., & Alonso, J. C. (2014). *Estado de los principales recursos pesqueros de Colombia–2014*. Serie Recursos Pesqueros de Colombia–AUNAP. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca–AUNAP. <https://aunap.gov.co/documentos/OGCI/ESTADO-DE-PRINCIPALES-RECURSOS-PESQUEROS-EN-COLOMBIA-2014-version-digital.pdf>
- Quinn, T. J., & Deriso, R. B. (1999). *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195076318.001.0001>
- Rudd, M. B., & Thorson, J. T. (2017). Accounting for variable recruitment and fishing mortality in length-based stock assessments for data-limited fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75, 1019–1035. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0143>
- Sadovy de Mitcheson, Y., & Erisman, B. (2011). Fishery and biological implications of fishing spawning aggregations, and the social and economic importance of aggregating fishes. In Y. Sadovy de Mitcheson & P. L. Colin (Eds.), *Reef Fish Spawning Aggregations: Biology, Research and Management* (pp. 225–284). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-1980-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-94-007-1980-4_8)
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación & Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura. (2020).

*Protocolo técnico para el monitoreo de las pesquerías del RNVS Barra del Colorado y el Sitio de Importancia de Conservación (SIC).* Ministerio de Ambiente y Energía.

Tascheri, R. (2017). *Informe 1 datos: Convenio de Desempeño 2017. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018: Bacalao de profundidad, 2018* [Informe técnico]. Instituto de Fomento Pesquero. <https://aobacwebpage.s3.us-east-2.amazonaws.com/249.pdf>

Taylor, R. G., Whittington, J. A., Grier, H. J., & Crabtree, R. E. (2000). Age, growth, maturation, and protandric sex reversal in common snook, *Centropomus*

*undecimalis*, from the east and west coasts of South Florida. *Fishery Bulletin*, 98, 612–624. [https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/10\\_1.pdf](https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/10_1.pdf)

Torrejon-Magallanes, J. (2020). *sizeMat: An R package to estimate size at sexual maturity* [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://cran.r-project.org/web/packages/sizeMat/vignettes/sizeMat.html>

Young, J. M., Yeiser, B. G., Whittington, J. A., & Dutka-Gianelli, J. (2020). Maturation of female common snook *Centropomus undecimalis*: implications for managing protandrous fishes. *Journal of Fish Biology*, 97(5), 1317–1331. <https://doi.org/10.1111/jfb.14475>