



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



EDAD Y CRECIMIENTO DEL TIBURÓN
Heterodontus francisci (Girard, 1855) DE BAHÍA
TORTUGAS, BAJA CALIFORNIA SUR

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

ARMANDO MARTÍNEZ CASTRO

LA PAZ, B.C.S., JULIO DE 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 10 del mes de Junio del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"EDAD Y CRECIMIENTO DEL TIBURÓN *Heterodontus francisci*
(GIRARD, 1855) DE BAHÍA TORTUGAS, BAJA CALIFORNIA SUR"

Presentada por el alumno:

MARTÍNEZ

Apellido paterno

CASTRO

materno

ARMANDO

nombre(s)

Con registro:

B	1	7	0	7	4	4
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA
Director de Tesis

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
2°. Director de Tesis

DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA

M en C. FELIPE MERLINO BARRERA

DR. JAVIER TOVAR ÁVILA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 14 del mes de Junio del año 2019

El (la) que suscribe BIÓL. ARMANDO MARTÍNEZ CASTRO Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B170744 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA Y FELIPE GALVÁN MAGAÑA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"EDAD Y CRECIMIENTO DEL TIBURÓN *Heterodontus francisci*

(GIRARD, 1855) DE BAHÍA TORTUGAS, BAJA CALIFORNIA SUR"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: armosummit@gmail.com - aherrera@ipn.mx - galvan.felipe@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BIÓL. ARMANDO MARTÍNEZ CASTRO

Nombre y firma del alumno

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por darme la oportunidad de formar parte de su comunidad estudiantil.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y la Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) por los apoyos económicos y académicos brindados.

A mis directores, Dr. Felipe Galván Magaña y Dr. Agustín Hernández Herrera, por la oportunidad que me dieron para formar parte de los proyectos, enseñanzas y apoyo incondicional y paciencia durante todo momento.

A mi comité tutorial, Dr. Javier Tovar Ávila, M. C. Felipe Neri Melo Barrera y Dr. Rodrigo Moncayo Estrada por sus consejos, enseñanzas y valiosas contribuciones y correcciones para mejorar el documento.

Al Centro Regional de Investigaciones Pesqueras de Bahía Banderas por las facilidades brindadas para la realización de la estancia de investigación.

A mis compañeros y amigos del laboratorio por las atenciones y apoyo.

A la comunidad de pescadores de Bahía Tortugas que nos proporcionan las muestras para nuestros proyectos, además de recibirnos en sus hogares.

CONTENIDO

Agradecimientos	<i>i</i>
Contenido	<i>ii</i>
Índice de Figuras	<i>iv</i>
Índice de Tablas	<i>vi</i>
Glosario	<i>vii</i>
Resumen	<i>ix</i>
Abstract	<i>x</i>
1. Introducción	<i>1</i>
2. Antecedentes	<i>2</i>
2.1. Familia Heterodontidae	<i>2</i>
2.2. Estimación de edad y crecimiento en elasmobranquios	<i>5</i>
3. Justificación	<i>7</i>
4. Objetivos	<i>8</i>
4.1. Objetivo general	<i>8</i>
4.1. Objetivos particulares	<i>8</i>
5. Área de estudio	<i>8</i>
6. Material y Metodo	<i>9</i>
6.1. Muestreo	<i>9</i>
6.2. Limpieza y procesamiento de vértebras	<i>10</i>
6.3. Relación longitud total-radio de la vértebra y Longitud total-Longitud de la espina	<i>11</i>
6.4. Lectura de las marcas de crecimiento	<i>13</i>
6.5. Periodicidad de las marcas de crecimiento	<i>16</i>

6.6. Estructura de edades	17
6.7. Crecimiento	18
7. Resultados	21
7.1. Estructura de tallas	21
7.2. Relación longitud total y radio de la vértebra	22
7.3. Relación longitud total y longitud de la espina	23
7.4 Estimación de la edad	25
7.4.1 Precisión y sesgo entre lectores	25
7.4.2. Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento	28
7.4.3. Estructura de edad	30
7.4.4. Edad de Madurez	31
7.5. Crecimiento Individual	31
7.5.1. Descripción del crecimiento	36
8. Discusión	37
9. Conclusiones	46
10. Recomendaciones	47
11. Bibliografía	48

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplar de <i>Heterodontus francisci</i> (hembra 86 cm LT.)	3
Figura 2. Distribución de <i>Heterodontus francisci</i> (Girard, 1855)	4
Figura 3. Área de muestreo, Bahía Tortugas, Baja California Sur, México.	9
Figura 4. Zona de colecta de las vértebras en la columna vertebral y espinas de <i>H. francisci</i> utilizadas en el presente estudio.	10
Figura 5. Vista anterior de una vértebra de <i>H. francisci</i> .	11
Figura 6. Medidas morfométricas de la espina de <i>H. francisci</i> en vista lateral longitud total de la espina (LTE), longitud externa de la espina (LEE), ancho externo de la espina (AEE), ancho del punto de desgaste (APD) y ancho de la base de la espina (ABE).	13
Figura 7. Corte sagital de una vértebra de <i>H. francisci</i> . MN= marca de nacimiento. BO= banda opaca; BT: banda traslúcida; RV: radio vertebral.	14
Figura 8. Estructura de tallas de la muestra de <i>H. francisci</i> (n=280)	22
Figura 9. Relación entre la longitud total y el radio de la vértebra de <i>H. francisci</i> en Bahía Tortugas, B.C.S.	23
Figura 10. Relación entre la longitud total de la espina de la primera aleta dorsal y la longitud total de <i>H. francisci</i> en Bahía Tortugas, BCS.	24
Figura 11. Relación entre el ancho exterior de la primera espina dorsal y la longitud total de <i>H. francisci</i> en Bahía Tortugas, BCS.	24
Figura 12. Relación entre el ancho de la base de la primera espina dorsal y la longitud total de <i>H. francisci</i> en Bahía Tortugas, BCS	25
Figura 13. Vista dorsal del <i>centrum</i> de <i>H. francisci</i> en el que se aprecia la copa articular superior y las costillas calcificadas	26
Figura 14. Gráfico de sesgo entre la primera y tercera lectura.	27
Figura 15. Gráfico de sesgo entre la segunda y tercera lectura.	27
Figura 16. Gráfico de sesgo en las lecturas de las marcas de crecimiento interlector.	28
Figura 17. Porcentaje mensual de tipo de borde traslucido (BT) y borde opaco (BO) de las vértebras de <i>H. francisci</i> en Bahía Tortugas, BCS contra temperatura superficial del mar (TSM) .	29

Figura 18. Promedio mensual de incremento marginal con desviación estándar (líneas) de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS. _____ 30

Figura 19. Estructura por edades de *H. francisci* de Bahía Tortugas, BCS. _____ 31

Figura 20. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de hembras (a) y machos (b) de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS. Donde LT Obs es la longitud total observada, VBGF es el modelo von Bertalanffy de tres parámetros, Gompertz es el modelo de Gompertz de tres parámetros, Log es el modelo logístico de tres parámetros, VBGF-2 es el modelo von Bertalanffy de dos parámetros, Gom-2 es el modelo de Gompertz de dos parámetros y Log 2 es el modelo logístico de dos parámetros. _____ 34

Figura 21. Modelos de crecimiento individual para hembras y machos de *H. francisci* _____ 35

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Definiciones y medidas de las espinas (Modificado de Clarke & Irvine, 2006)	12
Tabla 2. Categorías de legibilidad asignadas (modificado de Officer <i>et al.</i> , 1996))	15
Tabla 3. Relación RV-LT para sexos de <i>Heterodontus francisci</i> capturado en Bahía Tortugas, BCS.	22
Tabla 4. Relación LE-LT para sexos de <i>H. francisci</i> en Bahía Tortugas, BCS.	23
Tabla 5. Prueba de Kimura entre los modelos de crecimiento.	32
Tabla 6. Parámetros de los modelos de crecimiento ajustados a los datos edad-talla de hembras y machos de <i>H. francisci</i> de Bahía Tortugas, BCS. VBGF es el modelo von Bertalanffy de tres parámetros, Gompertz es el modelo de Gompertz de tres parámetros, Log es el modelo logístico de tres parámetros, VBGF-2 es el modelo von Bertalanffy de dos parámetros, Gom-2 es el modelo de Gompertz de dos parámetros y Log 2 es el modelo logístico de dos parámetros.	33
Tabla 7. Valores del criterio de información de Akaike para hembras de <i>H. francisci</i> . Donde VBGF es el modelo von Bertalanffy de tres parámetros, Gompertz es el modelo de Gompertz de tres parámetros, Log es el modelo logístico de tres parámetros, VBGF-2 es el modelo von Bertalanffy de dos parámetros, Gom-2 es el modelo de Gompertz de dos parámetros y Log 2 es el modelo logístico de dos parámetros.	36

GLOSARIO

Banda opaca: región bandeada de una estructura (vértebra, otolito o espina) que interfiere con el paso de luz transmitida y por lo tanto se aprecia de color oscuro; con luz reflejada se ve luminosa; está asociada a periodos de crecimiento rápido y se tiende a depositar en verano o meses cálidos.

Banda traslúcida o hialina: región bandeada de una estructura (vértebra, otolito o espina) que permite el paso de la luz transmitida y por lo tanto se aprecia del color de la luz incidente; con luz reflejada se ve de color oscura; está asociada a periodos de crecimiento lento y tiende a ser depositada en verano o en meses cálidos.

Banda: marca presente en una estructura que delimita un periodo de tiempo determinado y está compuesta por dos bandas: una opaca y una traslúcida.

Corpus calcareum: parte de la vértebra con mayor grado de calcificación.

Edad: unidad para expresar el paso del tiempo al momento de la captura medido en años, meses y días.

Exactitud: la cercanía de una medición o valor calculado a su valor verdadero.

Funiculus chordae o foco: origen o punto central hipotético de una estructura esquelética.

Grupo de edad: grupo de organismos de una edad determinada.

Incremento marginal: método que permite evaluar la temporalidad de formación de las marcas de crecimiento en estructuras duras, generalmente se expresa en términos relativos, la fracción o proporción del último incremento completamente formado.

Intermedialia: parte de la vértebra con menor grado de calcificación.

Longitud total: (LT) es una línea recta medida de la punta del hocico-morro a la punta de la cola.

Longitud precaudal: (LP) línea recta mediad de la punta del hocico-morro a la parte central de la muesca precaudal, o al origen de la cola para especies que no presentan esta muesca.

Marca de crecimiento: marca presente en una estructura dura conformada por un par de bandas la cual permite interpretar la edad de un organismo.

Marca de nacimiento o banda de nacimiento: Marca de crecimiento cercana al foco de la vértebra y se distingue por estar asociada a un cambio en el eje del crecimiento de la vértebra.

Precisión: cercanía entre las distintas mediciones de la misma magnitud; en estudios de edad, se refiere a la variabilidad entre lectores.

Radio total: distancia comprendida desde el foco de la vértebra al extremo de esta.

Tasa de crecimiento: Medida del cambio en el tamaño del organismo dependiente del tiempo.

Validación: confirman la unidad temporal del crecimiento de una estructura dada y determinan que han sido correctamente interpretadas por los lectores durante el estudio.

Verificación: es la evaluación de la repetitividad de una interpretación numérica, que pudiera ser independiente de la edad.

RESUMEN

Heterodontus francisci es una de las principales especies de tiburón capturadas de incidentalmente por la pesquería artesanal en la costa occidental de Baja California Sur, México. La información biológica con que se cuenta es escasa, por lo que en el presente estudio se estimó su edad y crecimiento en la zona de Bahía Tortugas, BCS. Los tiburones provienen de la pesca artesanal descargada en la zona del 2011 al 2017. Se analizaron las vértebras de 251 organismos (123 hembras y 128 machos) con tallas de 38 a 90 cm de longitud total (LT). Se realizaron cortes sagitales de las vértebras con un grosor de ~500 μm . Los cortes se observaron al microscopio estereoscópico con luz reflejada. La periodicidad de formación de las bandas de crecimiento se realizó a través de la distribución mensual de los tipos de borde y del índice de incremento marginal. Gráficamente ambos análisis sugieren una formación de marcas con crecimiento anual, sin embargo, el análisis matemático del IIM no demostró ciclicidad de los datos. Se estimaron edades de 2 a 20 años (hembras) y de 1 a 15 años (machos). Con base en el criterio de información de Akaike, los modelos que mejor se ajustaron a los datos de longitud a edad fueron el von Bertalanffy de tres parámetros para las hembras ($L^\infty = 109.60$ cm LT, $k = 0.006$ año⁻¹, $t_0 = -6.90$), y el logístico de tres parámetros para los machos ($L^\infty = 81.43$ cm LT, $k = 0.19$ año⁻¹, $L_0 = 1.79$), con diferencias significativas en el crecimiento entre sexos. Con base en lo anterior se concluye que la especie presenta crecimiento lento. Las hembras alcanzan la madurez a los 14.65 años y los machos a los 11.24 años. Esta información complementa la historia de vida de la especie y puede ser de utilidad para desarrollar estrategias para su protección y manejo.

ABSTRACT

The California Horn Shark, *Heterodontus francisci*, is one of the main species caught as bycatch in the artisanal fishery of the west coast of Baja California Sur, Mexico. The biological information available is scarce on this species in BCS. Therefore, the present study aims to estimate their age and growth in Bahía Tortugas, BCS. The sharks come from artisanal fisheries landed in the area, from 2011 to 2017. The vertebrae of 251 organisms (123 females and 128 males) with lengths of 38 to 90 cm of total length (LT) were analyzed. Sagittal sections of the vertebrae with a thickness of $\sim 500\mu\text{m}$ were made. The sections were observed under a stereoscopic microscope with reflected light. The periodicity of formation of the growth bands was made through the monthly distribution of the border types and the marginal increment index (MII). Graphically, both analyzes suggest a formation of marks with annual growth, however, the mathematical analysis of the MII did not demonstrate the cyclicity of the data. The ages ranged from 2 to 20 years (females) and 1 to 15 years (males). Based on the information criterion of Akaike (AIC), the models that best fit the length-to-age data were von Bertalanffy of three parameters for the females ($L_{\infty} = 109.60$ cm TL, $k = 0.006$ year⁻¹, $t_0 = -6.90$) and the logistic of three parameters for males ($L_{\infty} = 81.43$ cm LT, $k = 0.19$ year⁻¹, $L_0 = 1.79$), with significant differences in growth between sexes. Based on the above, it is concluded that the species presents slow growth. The females reach maturity at 14.65 years and the males at 11.24 years. This information complements the life history of the species and may be useful to develop strategies for its protection and management.

1. INTRODUCCION

La determinación de la edad es un componente esencial para conocer las tasas de crecimiento, mortalidad y productividad (Campana, 2014), las cuales usan modelos demográficos y poblacionales para evaluación pesquera con el fin de establecer tasas de captura y límites permisibles. La edad se estima mediante diversos métodos, como la bomba de radiocarbono, captura-recaptura, pero lo más frecuente es el conteo de los incrementos periódicos en estructuras duras. Las marcas anuales encontradas en otolitos, escamas espinas y huesos son las más empleadas para el caso de peces óseos.

El esqueleto de los condríctios presenta calcificación prismática, y en algunas estructuras como las vértebras, arcos neurales y tubérculos caudales esta calcificación es más evidente y forma marcas concéntricas que pueden ser útiles para estimar la edad. Las estimaciones de edad en condríctios, no pueden ser obtenidas como en los teleósteos, debido a que los tiburones carecen de partes duras, como escamas y otolitos (Cailliet & Goldman, 2004a; Cailliet *et al.*, 2006; Carlson & Goldman, 2006).

Los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes) son un recurso pesquero de los cuales se aprovecha su carne, aletas, cartílago, piel, aceite, dientes y mandíbulas (Rose, 1996). Los condríctios son particularmente vulnerables a la mortalidad por pesca, debido principalmente a su tipo de historia de vida, patrones migratorios y preferencias de hábitat. (Bonfil, 1994; Camhi *et al.*, 1998; Musick *et al.*, 2000; Bonfil, 2005).

De acuerdo con Walker (1998), la capacidad de resiliencia de los elasmobranquios a las pesquerías está relacionada con su productividad biológica, siendo aquellos que poseen ciclos reproductivos anuales y que producen un importante número de crías, o que crecen y maduran rápidamente los que tienen mayor capacidad de soportar una pesquería. Es importante conocer la edad, características del crecimiento, procesos de maduración y la longevidad de los tiburones para evaluar su estatus poblacional y poder predecir cómo estas poblaciones están cambiando con el tiempo (Cailliet & Goldman, 2004a). Aunque la mayoría de los

condrictios son difíciles de muestrear, debido a que son de tamaño relativamente grande y altamente migratorios por lo que se conoce poco sobre su edad y crecimiento.

2. ANTECEDENTES

Los Chondrichthyes son una clase de peces que se definen por presentar un esqueleto cartilaginoso que está reforzado por gránulos prismáticos de carbonato de calcio, depositados en las capas externas del cartílago. Presentan una gran variedad de estilos de vida y entre sus características más distintivas se destacan su lento crecimiento, madurez tardía, gestación prolongada, longevidad elevada y fecundidad baja. Las estrategias reproductivas de los elasmobranquios incluyen tanto a los ovíparos, vivíparos aplacentarios y placentarios (Wourms & Lombardi, 1992). La mayor diversidad de estos peces se encuentra en mares tropicales y subtropicales en zonas cercanas a la costa (Heinicke et al., 2009).

2.1. FAMILIA HETERODONTIDAE

La familia Heterodontidae Gray, 1851, única familia del orden Heterodontiformes, presenta un género viviente *Heterodontus* (Blainville, 1816) y dos extintos *Paracestracion* y *Proheterodontus* (Compagno, 1984). Esta familia está constituida por nueve especies válidas (Eschmeyer & Fong, 2019) y su distribución se limita a las zonas templadas y cálidas de la plataforma continental entre los 0 a 275 metros de profundidad. Se encuentra desde la Península Arábiga a Sud-África en el Océano Índico y en el Océano Pacífico (del lado occidental desde Japón a Tasmania y Nueva Zelanda y del lado oriental desde California a las Islas Galápagos y Perú) (Nelson et al., 2016).

Los tiburones perro o cornudos, nombre común que se les da a estos tiburones en México, se caracterizan por presentar dos aletas dorsales, cada una precedida por una espina, por presentar aleta anal, la cabeza es elevada y tiene crestas bien desarrolladas sobre cada ojo, con un espiráculo de tamaño pequeño y carecen de membrana nictitante, tienen de 103 a 123 vértebras, alcanzan una talla promedio de 100 cm y una máxima de 160 cm en *Heterodontus portusjacksoni* (Nelson et al., 2016).

H. francisci (Girard, 1855), es una especie que se distingue de las otras especies del género por presentar crestas supraciliares muy prominentes, la primera aleta dorsal se encuentra inserta sobre la mitad de la base de las aletas pectorales. Los ejemplares juveniles el cuerpo está cubierto de manchas negras y redondeadas de tamaño menor a 1/3 del diámetro horizontal del ojo, en ejemplares adultos estas marcas pueden parecer difusas o ausentes y carece de una barra de color blanco entre ambas crestas supraciliares (Figura 1).



Figura 1. Ejemplar de *Heterodontus francisci* (hembra 86 cm LT.)

Vive sobre la plataforma continental, desde la zona intermareal, hasta los 152 m de profundidad, siendo más común en un intervalo de los dos a los 11 metros. Frecuenta hábitats rocosos con numerosas grietas profundas y cavernas, bosques de algas y zonas arenosas (Ebert *et al.*, 2013). Se le encuentra desde la Bahía de Monterey en California, EUA, por toda la costa de la península de Baja California y presuntamente el Golfo de California (Del Moral-Flores *et al.*, 2015), aunque no existen reportes de su presencia más al norte de Bahía Magdalena donde es simpátrico con *H. mexicanus* (Castro, 2011) (Figura 2). Presenta una talla máxima de 122 cm (Compagno, 2001).

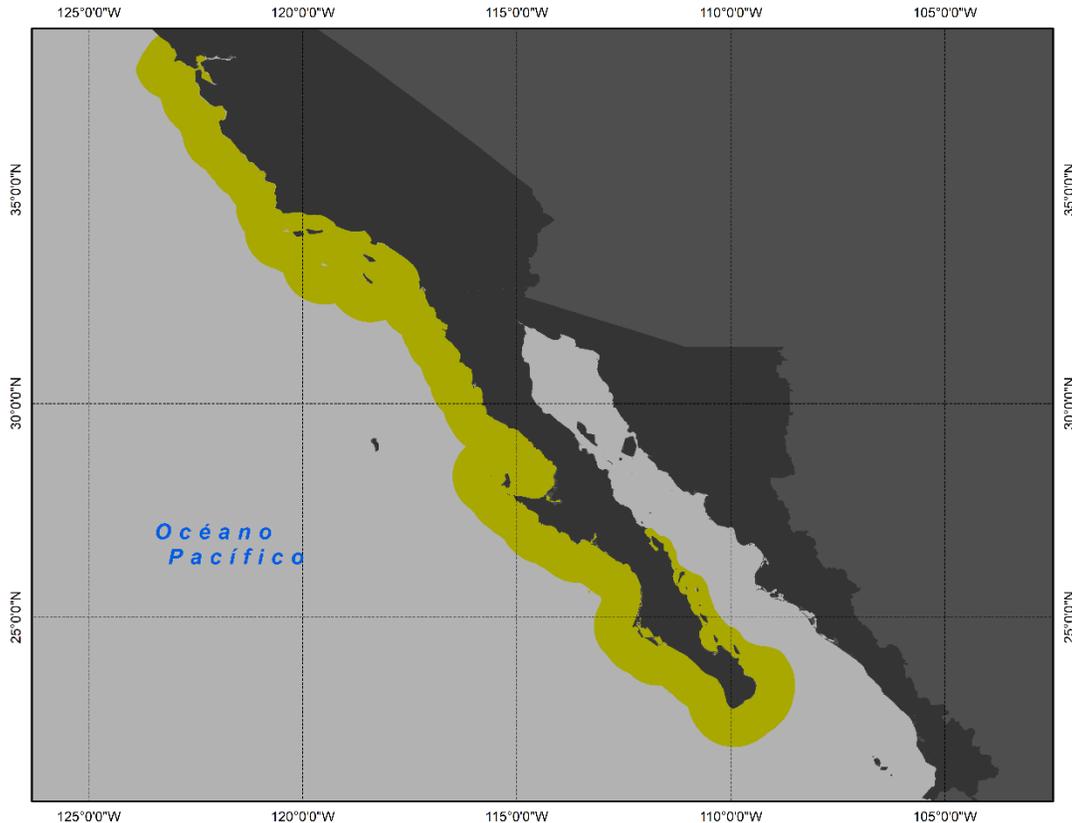


Figura 2. Distribución de *Heterodontus francisci* (Girard, 1855)

La copula en estos tiburones ocurre principalmente durante los meses de diciembre y enero y los huevos son depositados entre los meses de febrero a abril entre las rocas o en pequeñas oquedades (Dempster & Herald, 1961; Ebert *et al.*, 2013). Estos eclosionan entre siete a nueve meses después de la puesta (Castro, 2011), con una talla de 15-17 cm de longitud (Ebert, 2003). Los tiburones recién eclosionados presentan un saco vitelino interno que les provee de alimento hasta por un mes, después de eso su dieta consta principalmente de gasterópodos, anémonas, bivalvos, crustáceos, poliquetos, cefalópodos y pequeños peces óseos (Galván-Magaña *et al.*, 1989; Segura-Zarzosa *et al.*, 1997; Santana-Morales *et al.*, 2004; Cortés-Fuentes, 2015).

Existen pocos estudios sobre las especies de la familia Heterodontidae, la más estudiada es *H. portusjacksoni* que se distribuye en las costas de Australia y Nueva Zelanda, para el cual se han realizado estudios de composición de tallas, biología reproductiva, estimaciones de edad y crecimiento y demografía (Ostlie Ramos, 2007;

Tovar-Ávila *et al.*, 2008; Powter & Gladstone, 2008b; Jones *et al.*, 2008; Tovar-Ávila *et al.*, 2009b; Tovar-Ávila *et al.*, 2009a).

En el Océano Pacífico mexicano, se han realizado diversas contribuciones a la biología de *H. francisci*. Segura-Zarzosa *et al.* (1997) abordaron la ecología trófica en la Laguna San Ignacio, BCS y destacaron la importancia de los gasterópodos, crustáceos y cefalópodos como presas principales. De igual manera, Cortés-Fuentes (2015) para la zona de Bahía Tortugas llega a conclusiones similares en cuanto a la aportación de los grupos de presas principales.

En cuanto a la biología reproductiva para la misma zona, Gómez-Vázquez (2018) encontró una talla media de madurez para *H. francisci* de 76.75 cm LT en hembras y 67.46 cm LT en machos. Registró una proporción sexual de 0.8 machos a una hembra y un intervalo de tallas de 45-92 cm LT. Para la Laguna Ojo de Liebre, BCS, se describió el ciclo reproductivo (Castellanos-Vidal, 2017) con un periodo de desove febrero a junio, y una talla media de madurez de 53.73 cm LT para hembras y de 51.27 cm LT para machos.

Domínguez-Reza (2017), abordó la edad y crecimiento de *H. francisci* en la laguna Ojo de Liebre, BCS, y encontró que las hembras llegan a vivir hasta 22 años, mientras que los machos alcanzan una edad de 16 años. Los modelos de crecimiento que ajustó fueron von Bertalanffy de dos parámetros para hembras y Gompertz de dos parámetros para machos, con una tasa de crecimiento que va de moderada a rápida.

2.2. ESTIMACION DE EDAD Y CRECIMIENTO EN ELASMOBRANQUIOS

Los elasmobranquios a diferencia de los peces óseos no presentan otolitos, escamas o radios dorsales que puedan emplearse para estimaciones de edad. La mayor parte del cartílago en los elasmobranquios no está mineralizado, pero existen depósitos considerables de fosfato de calcio en forma de apatita (Clement, 1992). Estos depósitos se encuentran ubicados en el condrocraqueo, mandíbulas, arcos viscerales, aletas, gonopterigios, arcos neurales y hemales, espinas dorsales y los centros vertebrales. La mineralización ocurre en la superficie externa de la capa más superficial y el incremento más reciente (Clement, 1992; Walker *et al.*, 1995). Existe evidencia de que el depósito de las bandas son determinados por la temperatura y

temporalidad (Natanson, 1993; Simpfendorfer *et al.*, 2002; Clarke & Irvine, 2006; Porter *et al.*, 2007; Raoult *et al.*, 2018) y pueden estar correlacionados con factores ambientales, tales como disponibilidad de alimento, comportamiento reproductivo y temperatura del agua (Natanson & Cailliet, 1990).

Es por todo esto que las estimaciones de edad se han enfocado en las vértebras y espinas dorsales (Cailliet & Goldman, 2004a). Existen estudios de edad y crecimiento para varias especies de condriictios, empleando vértebras (Macneil & Campana, 2002; Skomal & Natanson, 2003; Natanson & Skomal, 2006; Zarate-Rustrián, 2010; Fernandez-Carvalho *et al.*, 2011; Natanson & Gervelis, 2013; Geraghty *et al.*, 2014; Cervantes-Gutiérrez *et al.*, 2017). También se han utilizado las espinas de las aletas dorsales para especies como *Squalus acanthias* (Holden & Meadows, 1962; Orlov *et al.*, 2011; Yigin & Ismen, 2016), *Etmopterus baxteri* (Irvine *et al.*, 2006a) y *H. portusjacksoni* (Tovar-Ávila, 2006; Ostlie Ramos, 2007; Tovar-Ávila *et al.*, 2008; Tovar-Ávila *et al.*, 2009b).

Diversas técnicas se han empleado para visualizar las marcas de crecimiento. Existen dos tipos de bandas discernibles por su densidad óptica y/o mineral: traslucidas, que son claras y que tienden a ser depositadas en invierno cuando el crecimiento es lento, y las opacas, que son más oscuras y se depositan durante el verano cuando el crecimiento es más rápido (Cailliet & Goldman, 2004a). La tasa de mineralización del cartílago puede variar con el depósito de fósforo atmosférico. Cuando existe una alta concentración de fosfato de calcio, una mineralización rápida de la matriz extracelular puede ocurrir, provocando una hipermineralización de las bandas, por el contrario, una concentración de fosfato de calcio baja, disminuirá la mineralización generando bandas hipomineralizadas (Walker *et al.*, 1995; Officer *et al.*, 1996).

Para que estas marcas de crecimiento puedan ser usadas para estimaciones de edad, necesitan ser validadas para cerciorarse que cumplan ciertas características: la estructura debe crecer continuamente a lo largo de la vida del individuo; la estructura debe mostrar un incremento estructural interno y por último la estructura debe corresponder a una escala de tiempo regular (Pilling *et al.*, 2000). Los errores

resultantes en una mala estimación de la edad pueden llevar a una malinterpretación de las pesquerías y llevar al colapso de las mismas (Heifetz *et al.*, 1999).

3. JUSTIFICACIÓN

A medida que la presión pesquera hacia el recurso tiburón aumenta, la necesidad de recolectar estos recursos sustentablemente se vuelve una necesidad. Se sabe que mundialmente existen alrededor de 1200 especies de condricios, la gran mayoría de las especies sin valor comercial, las cuales son obtenidas por medio de capturas incidentales.

En México la pesca de rayas y tiburones se encuentra regulada por la NOM-029-PESC-2006 (SAGARPA, 2007) a pesar de esto, pocos estudios se enfocan en el conocimiento de la biología e historia de vida de estos organismos. La problemática para la toma de decisiones sobre el manejo de la pesquería de tiburones es la falta de información biológica suficiente y confiable que sustente las medidas de regulación y conservación de estos animales. Los estudios de estimaciones de edad para diversas especies de elasmobranquios son escasos, aunque las diferentes historias de vida y las técnicas empleadas para este fin son diversas.

Heterodontus francisci no es del interés comercial para los pescadores, se captura frecuentemente en la zona de Bahía Tortugas, BCS y muy probablemente no se encuentra amenazada, pero es muy sensible a cualquier influencia que pueda afectar su ciclo de vida, debido a su distribución geográfica restringida. Se captura de forma incidental especialmente por embarcaciones con redes de arrastre y palangres y en ocasiones es retenida para uso en acuarismo o consumo local (Santana-Morales *et al.*, 2004; Del Moral-Flores *et al.*, 2015; Nelson *et al.*, 2016).

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Estimar la edad y el crecimiento individual del tiburón, *Heterodontus francisci*, de la zona de Bahía Tortugas, Baja California Sur.

4.1. OBJETIVOS PARTICULARES

- i. Describir la estructura de tallas de *H. francisci* capturado en el área de Bahía Tortugas.
- ii. Establecer la proporcionalidad de crecimiento entre las estructuras duras (vértebra y espina) y la talla del organismo.
- iii. Estimar y validar la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento en las vértebras.
- iv. Describir la estructura por edades de *H. francisci*.
- v. Estimar el crecimiento individual mediante el enfoque multimodelo.

5. ÁREA DE ESTUDIO

Bahía Tortugas se localiza en la región noroeste de Baja California Sur en el municipio de Mulegé (27 ° 39'35 "N; 114 ° 52'35" W). Tienen una extensión territorial aproximada de 20.5 Km² (Figura 3). Presenta un clima muy seco semicálido con lluvias en invierno (BW_{hs}(x')) de acuerdo a la clasificación climática de Köppen, modificado por García de Miranda (2004). La bahía está ubicada en una zona de transición con una dinámica muy marcada, expresándose dos temporadas bien definidas: cálida y fría; la temporada cálida abarca los meses agosto-noviembre y está influenciada principalmente por la Corriente Nor-ecuatorial, la cual aporta agua caliente y favorece la proliferación de especies de afinidad tropical. Por otro lado, la temporada fría abarca de febrero a mayo y está influenciada por la Corriente de California y la Subsuperficial de California, las cuales aportan agua fría de baja salinidad con grandes cantidades de oxígeno disuelto (Lynn & Simpson, 1987; Guzman del Proo *et al.*, 1991).

La zona de la bahía tiene una profundidad media de 11 m con una máxima, en la boca de 22 m (Turrubiates Morales, 1990). La temperatura en esta zona corresponde a la estacionalidad y varía de 12.5°C a 19.9°C (NOAA, 2018).

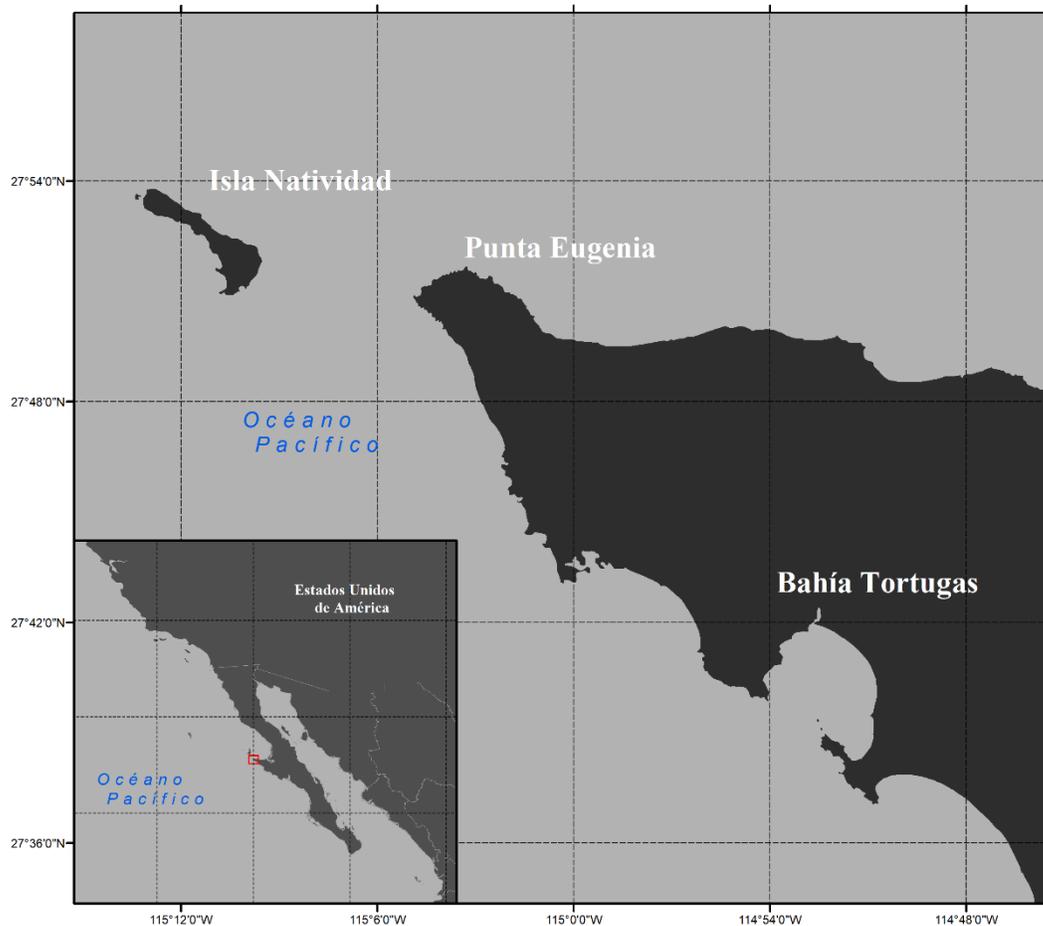


Figura 3. Área de muestreo, Bahía Tortugas, Baja California Sur, México.

6. MATERIAL Y METODO

6.1. MUESTREO

Los ejemplares se obtuvieron a partir de la pesca artesanal que se realiza en zonas aledañas a Bahía Tortugas, BCS, lugar donde, se concentra la captura de los campos pesqueros. Los muestreos corresponden al periodo 2011 al 2017. Los pescadores de la flota artesanal utilizan redes agalleras con luz de malla de 10-15 cm, con extensiones de 700-1000 m de largo y un ancho de un metro. Las redes son colocadas a una distancia de entre 8-11 Km a profundidades de entre 70 y 110m. Los

ejemplares se identificaron por medio de sus caracteres externos con ayuda de claves especializadas (Compagno, 2001; Castro, 2011). Se registró la longitud total (LT, ± 1 cm) y la precaudal (LP, ± 1 cm), se determinó el sexo por la presencia o ausencia de gonopterigios. De cada organismo se extrajeron 4-5 vértebras de la región cervical, por detrás del último arco branquial, así como las espinas dorsales (Figura 4). Las muestras fueron debidamente etiquetadas, almacenadas y trasladadas al Laboratorio de Ecología de Peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) en La Paz, BCS donde se analizaron.

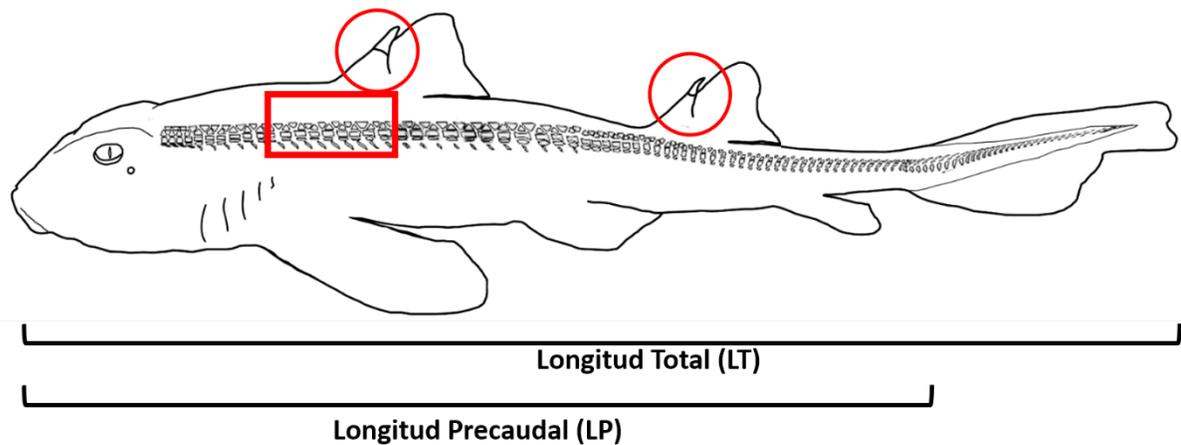


Figura 4. Zona de colecta de las vértebras en la columna vertebral y espinas de *H. francisci* utilizadas en el presente estudio.

6.2. LIMPIEZA Y PROCESAMIENTO DE VÉRTEBRAS

Las vértebras se descongelaron y el tejido adyacente se retiró con ayuda de un cuchillo teniendo cuidado de no dañar el *centrum* (Figura 5). Posteriormente, se colocaron en una solución de hipoclorito de sodio (6%) de 10 a 30 min, dependiendo del tamaño para remover cualquier residuo de tejido. Posteriormente los *centrum* se enjuagaron con agua corriente y se dejaron secar a temperatura ambiente durante 24 horas.

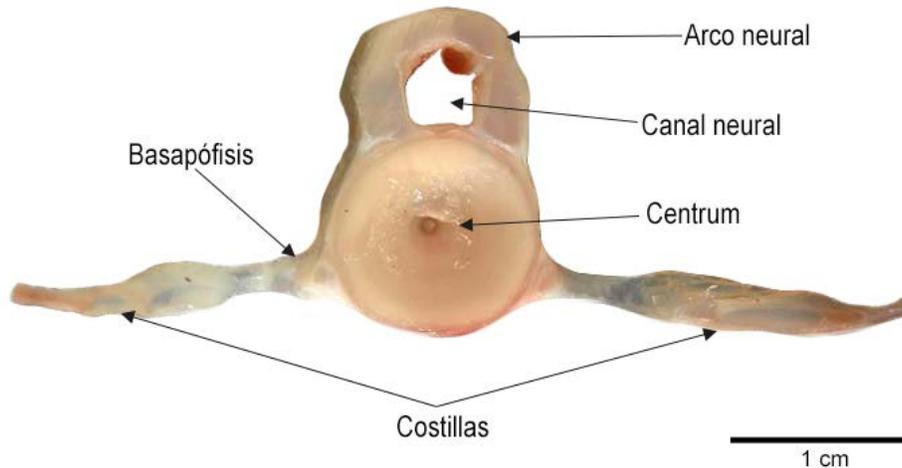


Figura 5. Vista anterior de una vértebra de *H. francisci*.

Los *centrum* fueron agrupados en intervalos de 10 cm LT con el objetivo de separarlas en tres categorías, pequeños (38-55.90 cm LT), medianos (56-72.90 cm LT) y grandes (73-90 cm LT) con el fin de determinar el grosor más adecuado para evidenciar las marcas de crecimiento en cada grupo. Las vértebras se seccionaron sagitalmente a través del foco con una cortadora de baja velocidad Isomet Buehler, a la cual se le colocaron de manera simultánea dos cuchillas con borde de diamante de 127 mm (5 in) de diámetro por 0.38 mm (0.015 in) de ancho. Obteniéndose cortes entre 0.3 y 0.7 mm de grosor.

Las espinas de *H. francisci* se descongelaron y con ayuda de cuchillo y bisturí, se retiró el tejido blando que la rodea y limpiaron con baños de agua caliente asegurándose de no dañar el esmalte. Se dejaron secar a temperatura ambiente y almacenaron para su posterior análisis.

6.3. RELACIÓN LONGITUD TOTAL-RADIO DE LA VÉRTEBRA Y LONGITUD TOTAL-LONGITUD DE LA ESPINA

Sobre las imágenes de las vértebras se midió el radio de la vértebra (RV), del foco al borde con la ayuda del programa ZEN blue edition. Con estas medidas se estableció la relación que existe entre el crecimiento de la estructura contra la longitud corporal. Se estableció la relación entre el radio de la vértebra y longitud total RV-LT mediante un análisis de regresión lineal simple. Las pendientes de la relación

encontrada para machos y hembras fueron comparadas por medio de un análisis de covarianza (ANCOVA).

$$LT = mRV + b$$

Donde:

LT = Longitud total

RV = Radio de la vértebra

m = Ordenada al origen

b = Pendiente de la recta

Empleando la primera espina dorsal la relación entre la longitud total y el tamaño de la espina se consideró de acuerdo a lo propuesto para los planos de crecimiento de la misma (Irvine *et al.*, 2006a; Clarke & Irvine, 2006; Tovar-Ávila *et al.*, 2008). Se registraron cinco medidas para determinar el crecimiento de la espina (Tabla 1 y Figura 6).

Tabla 1. Definiciones y medidas de las espinas (Modificado de Clarke & Irvine, 2006)

Abreviatura	Definición	
LTE	Longitud total de la espina	Distancia entre la base y la punta de la espina
LEE	Longitud externa de la espina	Distancia entre la punta y la inserción al cuerpo
AEE	Ancho externo de la espina	Ancho de la espina a la altura de la inserción al cuerpo
APD	Ancho del punto de desgaste	Ancho de la espina en el margen previo a la zona del desgaste
ABE	Ancho de la base de la espina	Ancho de la espina en su base

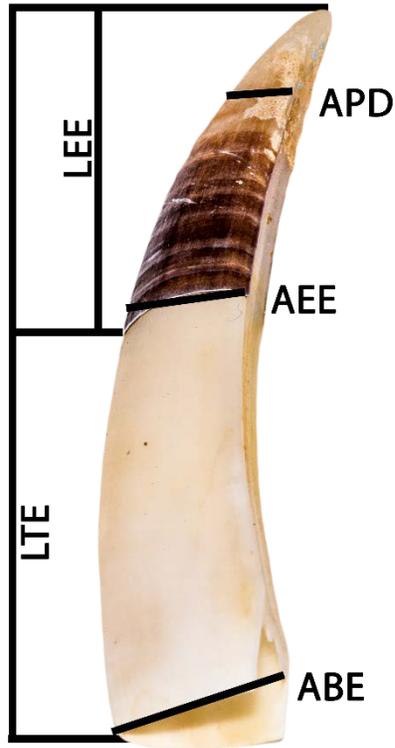


Figura 6. Medidas morfométricas de la espina de *H. francisci* en vista lateral longitud total de la espina (LTE), longitud externa de la espina (LEE), ancho externo de la espina (AEE), ancho del punto de desgaste (APD) y ancho de la base de la espina (ABE).

La relación entre la talla y las medidas de la espina se estimó para cada sexo utilizando una regresión lineal y comprobar si la estructura crece proporcionalmente a la longitud del organismo.

Para determinar si esta relación es diferente entre sexos, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA).

6.4. LECTURA DE LAS MARCAS DE CRECIMIENTO

Para la lectura de las vértebras se utilizó un microscopio estereoscópico ZEISS, SteREO Discovery V12, con una cámara ZEISS AxioCam ICc1, utilizando luz reflejada (Stereo CL1500 ECO ZEISS) en fondo claro y en medio húmedo (agua destilada). Las fotografías se procesaron mediante el programa ZEN 2.5 (blue edition), ajustando el brillo y contraste para facilitar su lectura.

La marca de crecimiento se definió como el conjunto de una banda opaca y una translúcida, por lo que el grupo de edad se asignó con base en el número de bandas translúcidas. Solo se consideraron aquellas marcas que eran visibles en el *corpus calcareum* (Figura 7). Además, se registró el tipo de borde de la vértebra (opaco o translúcido), el cual fue utilizado para establecer la temporalidad de las marcas.

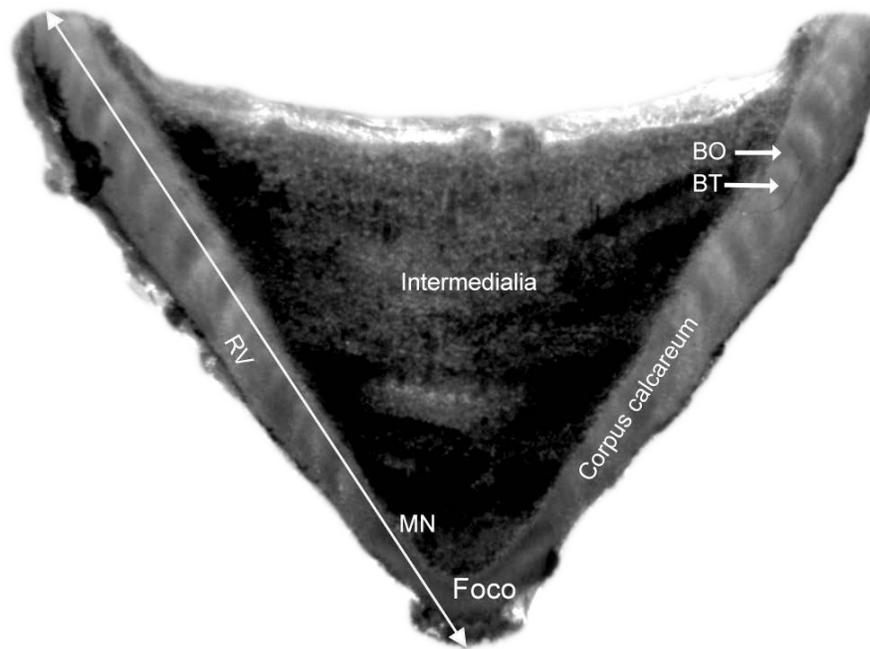


Figura 7. Corte sagital de una vértebra de *H. francisci*. MN= marca de nacimiento.

BO= banda opaca; BT: banda translúcida; RV: radio vertebral.

La marca de nacimiento fue identificada en la mayoría de las vértebras como la primera banda translúcida ubicada entre 0.67-1.015 mm del radio vertebral, y asociada a un cambio de ángulo en el *corpus calcareum*. A partir de esta marca, las bandas fueron numeradas consecutivamente para conformar los grupos de edad.

Se registró la legibilidad de las muestras (Tabla 2). Toda muestra con una legibilidad menor a dos fue eliminada del análisis. Para cada vértebra se realizaron dos lecturas. En el caso de que la lectura tuviera dos pares de bandas de diferencia o más, se realizaba una tercera lectura. Si la tercera lectura presentaba una diferencia menor a dos pares de bandas, se empleaba para análisis futuros, en caso contrario se descartaba para análisis subsecuentes de estimaciones de edad.

Tabla 2. Categorías de legibilidad asignadas (modificado de Officer *et al.*, 1996))

Categoría de legibilidad	Descripción
0	Marcas no se distinguen
1	Marcas poco visibles
2	Marcas visibles, dos interpretaciones posibles
3	Marcas visibles, con una interpretación con mayor probabilidad
4	Marcas excepcionalmente visibles

Se seleccionó una submuestra de 30 vértebras al azar, en las que se realizaron tres lecturas ciegas (sin conocimiento de la talla o sexo de los individuos) independientes y espaciadas por dos lectores (Lector 1 o experimentado y Lector 2 inexperto). Las lecturas interlector (lector 1 vs lector 2) se realizaron para evaluar de manera indirecta la precisión entre las lecturas y así reducir la variación. Las lecturas intralector fueron analizadas con el objetivo de evaluar la curva aprendizaje del lector dos. Se realizaron análisis cuantitativos y cualitativos, el porcentaje de error promedio (PEP) y el coeficiente de variación (CV, (Beamish & Fournier, 1981; Chang, 1983; Campana, 2014):

$$PEP_j = 100\% \times \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j}$$

$$CV_j = 100\% \times \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R - 1}}}{X_j}$$

Donde:

R = número de veces que se determinó la edad de cada muestra

X_j = edad promedio para el j -ésimo individuo

X_{ij} = i -ésima determinación de edad del j -ésimo individuo

Se realizaron gráficos de sesgo entre la segunda y tercer lectura para detectar diferencias entre ellas (Campana *et al.*, 1995). Las lecturas utilizadas para el gráfico de sesgo de edad fue la segunda y tercer lectura.

La edad de los tiburones al momento de la captura se determinó mediante la siguiente formula: (Tovar-Ávila *et al.*, 2014; Cervantes-Gutiérrez *et al.*, 2017)

$$Edad = B + \frac{[(M \times 30) + D]}{365}$$

Donde:

B = número de marcas (sin marca de nacimiento)

M = número de meses completos

D = número de días del mes incompleto entre la fecha de nacimiento y la fecha de captura.

La fecha de nacimiento se basó en lo reportado en la literatura para el tiempo apareamiento, fecundación, la ovoposición y la eclosión del mismo (Dempster & Herald, 1961; Compagno, 2001; Ebert, 2003; Castellanos-Vidal, 2017; Gómez-Vázquez, 2018). Con base en esto la fecha de nacimiento se estableció arbitrariamente como el 1 de abril para todos los organismos.

6.5. PERIODICIDAD DE LAS MARCAS DE CRECIMIENTO

Existe una gran variedad de métodos para validar las interpretaciones de edad. Los métodos de validación de edad confirman la frecuencia de formación de incrementos de crecimiento en una estructura dada y confirman que han sido correctamente interpretadas por los lectores durante el estudio (Campana, 2014).

El índice de incremento marginal (IIM) (Natanson *et al.*, 1995) permite suponer la frecuencia de la formación de marcas de crecimiento en las estructuras, el cual se calcula con la siguiente formula:

$$IIM = \frac{RT - r_b}{r_b - r_{b-1}}$$

Donde:

RT = distancia del foco al borde de la vértebra.

r_b = distancia del foco a la última marca totalmente formada.

r_{b-1} = distancia del foco a la penúltima banda totalmente formada.

Se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para obtener la diferencia del IIM entre los meses con la prueba post-hoc LSD de Fisher.

Por otro lado, el análisis de tipo de borde se realizó registrando la presencia y ausencia de bandas traslucidas en el borde del *corpus calcareum*. Con esto se construyó un histograma de frecuencias del tipo de borde por mes.

Los valores promedio del IIM y el de tipo de borde se graficaron por mes, junto con los valores promedio de la temperatura superficial del mar (TSM), para los años 2011-2017 obtenidos de la base de datos ERDDAP de la NOAA (NOAA, 2018).

Para determinar si el IIM indica un patrón de formación anual, bianual o indefinido, se empleó el método propuesto por Okamura *et al.* (2013), comparando el ajuste de tres modelos lineales-circulares mediante el criterio de información de Akaike (AIC). El modelo de tipo N indica que los datos no representan un ciclo, el modelo tipo A se ajusta a un ciclo anual y el modelo de tipo B a un ciclo bianual. El modelo fue realizado en el entorno de programación R mediante una rutina desarrollada por los autores del método.

6.6. ESTRUCTURA DE EDADES

Para la estructura de edades se elaboraron histogramas de frecuencia de los diferentes grupos de edad para machos y hembras. Para determinar si existen diferencias en las distribuciones de los grupos de edad entre sexos, se empleó la prueba Kolmogorov-Smirnov.

6.7.1. Edad de madurez

La edad de madurez fue calculada mediante la ecuación inversa de von Bertalanffy (Sparre & Venema, 1997):

$$tm = t_0 - \frac{1}{k} \ln\left(1 - \frac{L_{50}}{L_{\infty}}\right)$$

Donde:

L_{50} = longitud a la cual el 50% de la población ha alcanzado la madurez

k = coeficiente de crecimiento

t_0 = obtenida del modelo de crecimiento con mejor ajuste

L_{∞} = obtenida del modelo de crecimiento con mejor ajuste

*La L_{50} empleada fue para hembras de 76.75 cm LT y para machos 67.46 cm LT (Gómez-Vázquez, 2018)

6.7. CRECIMIENTO

Con los datos de longitud total y las estimaciones de edad, se describió el crecimiento para la especie mediante tres modelos cada uno con sus variaciones de dos y tres parámetros. Para los modelos de dos parámetros, la talla de eclosión-nacimiento (L_0) se fijó en 17 cm LT, esto con base en lo reportado para la especie. (Dempster & Herald, 1961; Compagno, 2001; Ebert, 2003; Castro, 2011; Ebert et al., 2013).

- Modelo de crecimiento von Bertalanffy (1938):

Dos parámetros:

$$L_t = L_\infty \left(1 - \left(\frac{L_\infty - L_0}{L_\infty}\right) e^{(-kt)}\right)$$

Tres parámetros

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

Donde:

L_t = longitud total a la edad t

L_∞ = longitud máxima teórica a la que puede llegar a crecer el individuo

k = constante de crecimiento

t_0 = tiempo hipotético cuando la longitud es cero

t = tiempo en años

L_0 = longitud total al nacer

- Modelo de Gompertz (Ricker, 1979):

Dos parámetros

$$L_t = L_0 \times \left[e^{\left[\ln\left[\frac{L_\infty}{L_0}\right] \times (1 - e^{(-kt)}) \right]} \right]$$

Tres parámetros

$$L_t = L_\infty \times e^{\left[-e^{(-k(t-t_0))} \right]}$$

Donde:

L_t = longitud total del individuo a la edad t

L_∞ = longitud máxima teórica a la que puede llegar a crecer el individuo

k = constante de decremento exponencial de la tasa relativa de crecimiento

t = tiempo en años

t_0 = tiempo en el que ocurre la inflexión de la curva

L_0 = longitud total al nacer

- Modelo logístico (Ricker, 1979):

Dos parámetros

$$L_t = L_\infty \times \left[1 + \left[\frac{L_\infty - L_0}{L_\infty} \right] \times (e^{-kt}) \right]^{-1}$$

Tres parámetros

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

Donde:

L_t = longitud total del individuo a la edad t

L_∞ = longitud máxima teórica a la que puede llegar a crecer el individuo

k = parámetro relativo a la tasa de crecimiento

t = tiempo en años

t_0 = tiempo en el que ocurre la inflexión de la curva

L_0 = longitud total al nacer

Los parámetros de crecimiento se calcularon por medio de la función de máxima verosimilitud, empleando el complemento Solver del programa Microsoft Excel 2016.

Para comprobar si los modelos entre machos y hembras son iguales, se aplicó la prueba de Kimura (Kimura, 1980; Haddon, 2011).

$$\chi_k^2 = -N \times \ln \left(\frac{\sum RSS_i}{RSS_p} \right)$$

Donde:

k = grados de libertad.

N = número total de observaciones entre ambos modelos.

$\sum RSS_i$ = sumatoria de la diferencia de cuadrados para machos y hembras por separado

RSS_p = diferencia de cuadrados obtenida al ajustar el modelo para sexos combinados

6.7.1. Comparación de los modelos

Para determinar el modelo que describe mejor el crecimiento de *H. francisci* se utilizó el criterio de información de Akaike, (AIC, por sus siglas en inglés) (Akaike, 1973; Burnham & Anderson, 2002). El mejor modelo se elige con base en el valor de AIC más pequeño y usando la fórmula:

$$AIC = (2 \times -\ln L + (2 \times \theta))$$

Donde:

$-\ln L$ = logaritmo negativo de verosimilitud

θ = número de parámetros estimados de cada modelo

Para estimar el soporte estadístico de cada modelo candidato se calculan las diferencias del AIC (Δ_i).

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$$

Donde

AIC_{min} = modelo candidato con el valor de AIC más bajo

AIC_i = el valor de los demás modelos candidatos

Los valores de Δ_i se interpretaron como sigue: $\Delta_i < 2$: modelo con alto soporte estadístico, $4 < \Delta_i < 7$: modelo con bajo soporte estadístico, $\Delta_i > 10$: modelo sin soporte estadístico (Burnham & Anderson, 2002).

Para estimar cuantitativamente las diferencias entre cada modelo candidato, se utilizó el peso de w_i

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

Donde

R = número de modelos candidatos

7. RESULTADOS

7.1. ESTRUCTURA DE TALLAS

Se registraron un total de 280 organismos, 141 hembras y 139 machos, no encontrando diferencias significativas entre el número de organismos de ambos sexos ($X^2=0.1$; $p>0.05$). Para conocer la proporción sexual, además de los 280 individuos capturados, se incluyeron 52 organismos (27 hembras y 25 machos) capturados en la misma zona, los cuales fueron sexados, pero no se pudieron tomar sus medidas morfométricas por la maniobra de desembarco del producto.

El intervalo de tallas general fue de 38-90 cm LT (promedio= 66.42 ± 9.78 cm LT). La distribución de tallas de hembras fue bimodal, con modas entre 55–60 cm LT y 70-75 cm LT y un intervalo de 41-89 cm LT (promedio= 67.88 ± 10.24 cm LT). En el caso de los machos también se encontraron dos clases modales muy similares a las reportadas para las hembras, con una talla mínima de 38.0 cm y una talla máxima de 90.0 cm de LT. La distribución de frecuencia de tallas entre machos y hembras se compararon mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, encontrándose que no existen diferencias significativas en la distribución por tallas entre sexos ($p > .10$). A pesar de que el individuo mas grande fue un macho, las hembras presentaron una talla promedio mayor que los machos (Figura 8). Las hembras menores a la talla media de madurez (76.75 cm LT; Gómez-Vázquez, 2018) representaron el mayor porcentaje de la muestra con el 81.02%, mientras que para machos en menor medida el mayor porcentaje de muestras fue representado por ejemplares menores a la talla media de madurez (67.46 cm LT Gómez-Vázquez, 2018) con 73.38%.

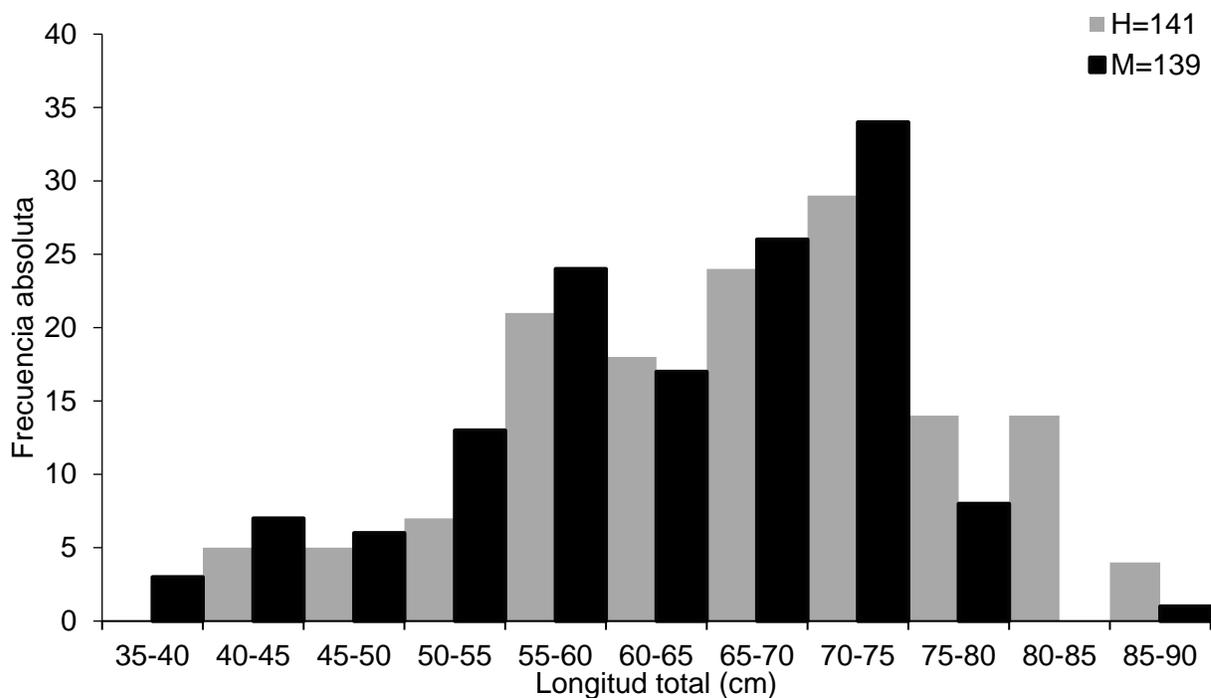


Figura 8. Estructura de tallas de la muestra de *H. francisci* (n=280)

7.2. RELACIÓN LONGITUD TOTAL Y RADIO DE LA VÉRTEBRA

La relación entre RV-LT para hembras y machos, fue lineal y significativa (Tabla 3), con un $r^2=0.87$. Además, se encontró que no existen diferencias significativas entre las pendientes de cada relación (ANCOVA, $p>0.05$), por lo que la relación RV-LT se estimó considerando ambos sexos (Figura 9).

Tabla 3. Relación RV-LT para sexos de *Heterodontus francisci* capturado en Bahía Tortugas, BCS.

Sexo	Ordenada al origen	Pendiente	R ²
Hembras	-0.593	0.075	0.866
Machos	-0.593	0.075	0.865

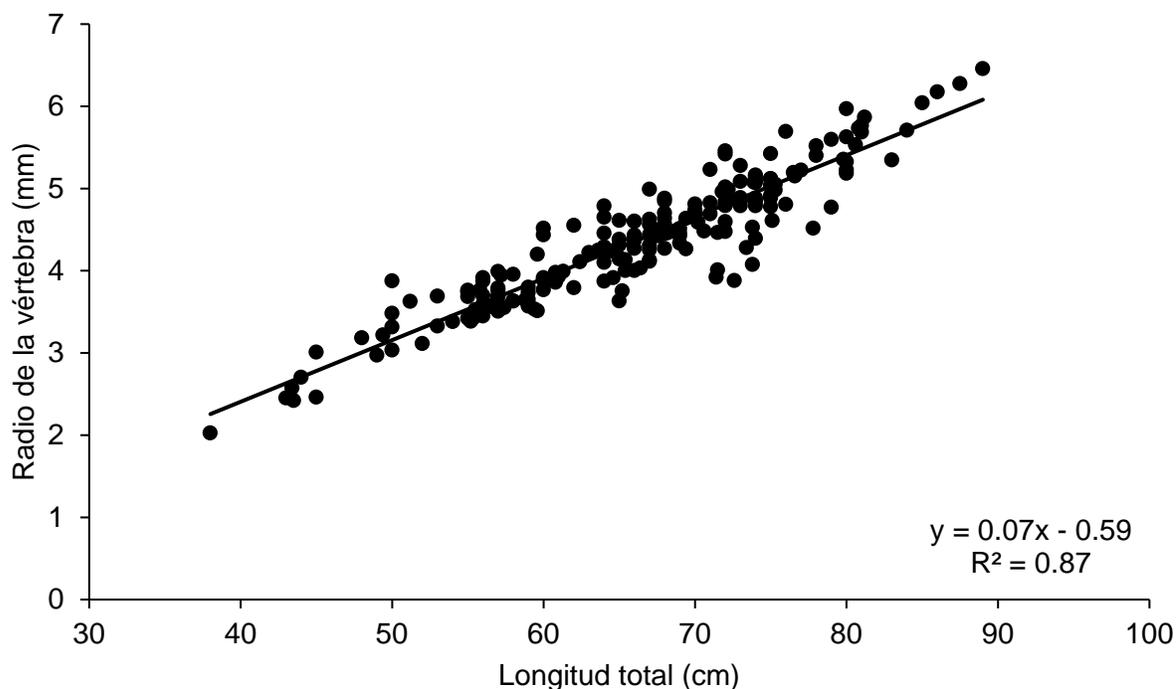


Figura 9. Relación entre la longitud total y el radio de la vértebra de *H. francisci* en Bahía Tortugas, B.C.S.

7.3. RELACION LONGITUD TOTAL Y LONGITUD DE LA ESPINA

La relación LE-LT fue lineal y significativa para tres LTE, ABE y AEE de las cinco relaciones alométricas (LTE, LEE, AEE, APD y ABE) (Tabla 4 y Figuras 10, 11 y 12). La proporcionalidad entre estas variables demuestra la utilidad de las espinas para estimaciones de edad.

Tabla 4. Relación LE-LT para sexos de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS.

Medida	Sexo	Ordenada al origen	Pendiente	R ²
Longitud total de la espina (LTE)	Hembras	25.635	0.67	0.595
	Machos	18.699	0.775	0.536
Ancho de la base de la espina (ABE)	Hembras	-0.588	0.202	0.758
	Machos	1.978	0.1581	0.7537
Ancho exterior de la espina (AEE)	Hembras	-0.356	0.143	0.786
	Machos	-0.492	0.143	0.768

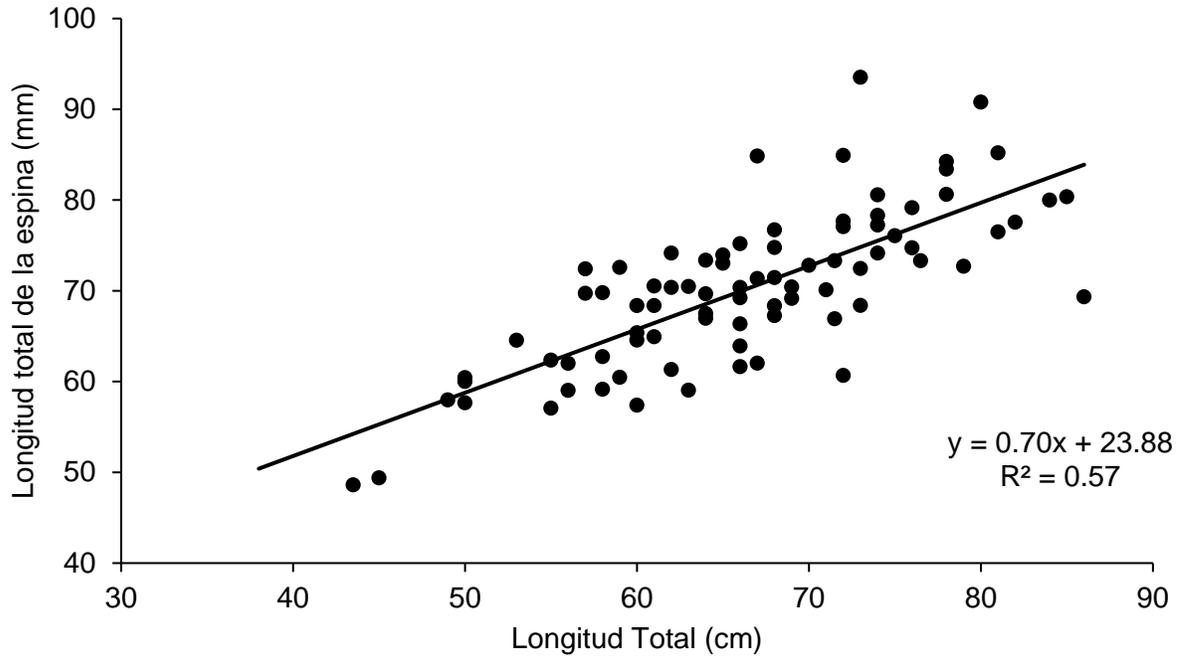


Figura 10. Relación entre la longitud total de la espina de la primera aleta dorsal y la longitud total de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS.

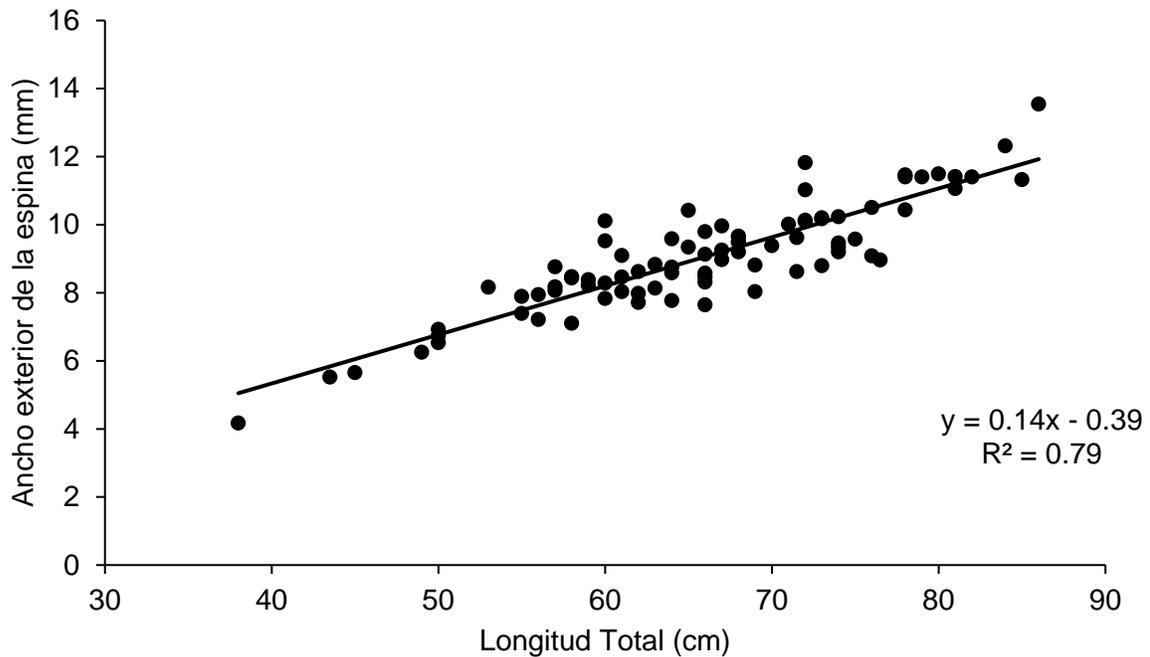


Figura 11. Relación entre el ancho exterior de la primera espina dorsal y la longitud total de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS.

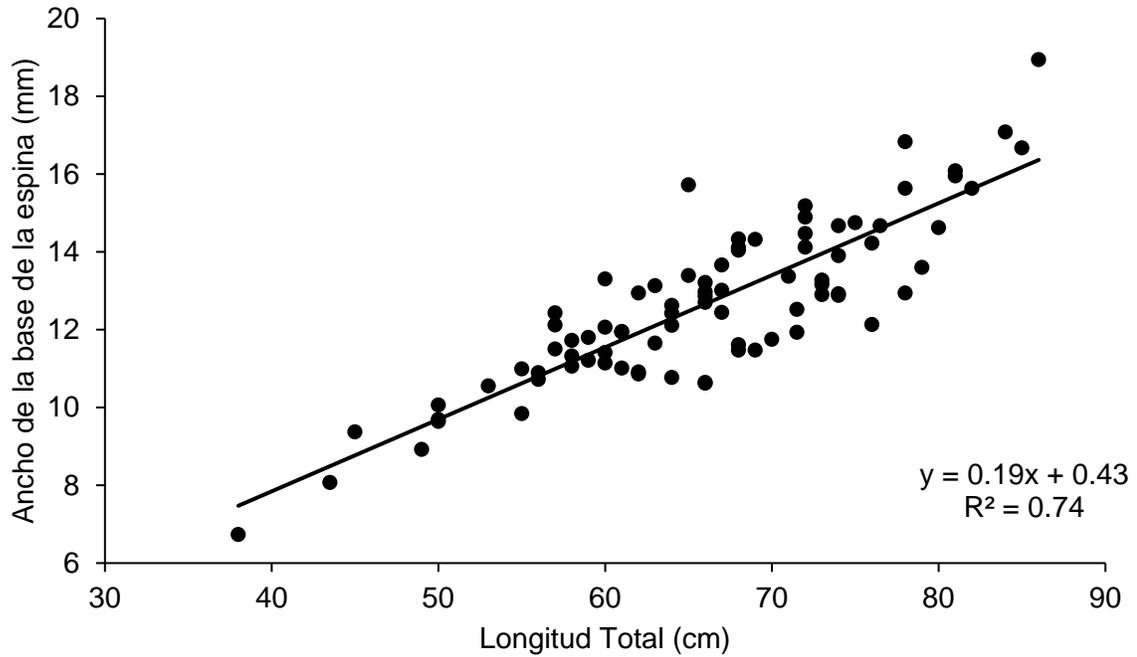


Figura 12. Relación entre el ancho de la base de la primera espina dorsal y la longitud total de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS

7.4 ESTIMACIÓN DE LA EDAD

7.4.1 Precisión y sesgo entre lectores

Los *centrum* de las vértebras de *H. francisci* presentan dos copas articulares, superior e inferior y varias costillas en el centro (Figura 13). En ejemplares pequeños (menores a dos años) se encontró una pequeña apertura en el centro del *centrum* lo cual concuerda con lo encontrado por Stark (1844) y Ostlie Ramos (2007) para aguas australianas, en su trabajo se detalla la anatomía y características de las vértebras.

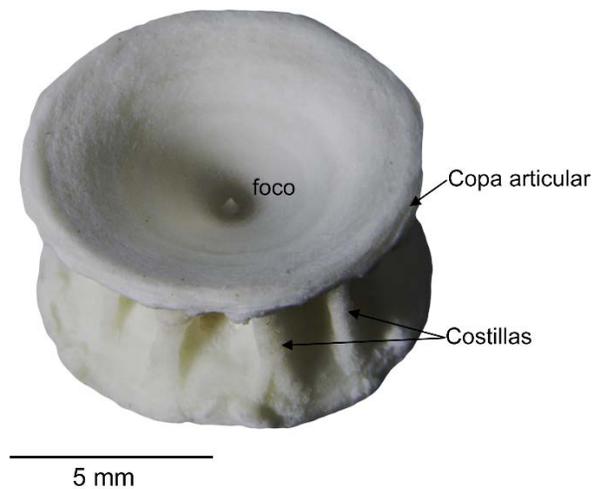


Figura 13. Vista dorsal del *centrum* de *H. francisci* en el que se aprecia la copa articular superior y las costillas calcificadas

No se contaron con embriones ni neonatos de *H. francisci* por lo que se asumió que la marca de nacimiento se forma después de nacer, como ha sido descrito para esta y otras especies del género (Tovar-Ávila, 2006; Domínguez-Reza, 2017).

Se estableció que en el grosor de 0.5 mm las marcas de crecimiento se aprecian de mejor manera para todos los grupos previamente delimitados (chicos, medianos y grandes), por lo que todas las vértebras fueron seccionadas con este grosor.

Las lecturas de las marcas (n=248) intralector obtuvieron valores del CV y PEP de 6.68% y 4.72% respectivamente, los cuales son porcentajes aceptables para los estudios de edad y crecimiento en condriictios (Beamish & Fournier, 1981; Campana, 2014).

El grafico de sesgo mostró una variación mayor entre la primera lectura contra la tercera (Figura 14). Esta variación se ve reducida para la segunda lectura, presentando una subestimación desde la marca 14 a la 19, además de una disminución en la desviación estándar (Figura 15).

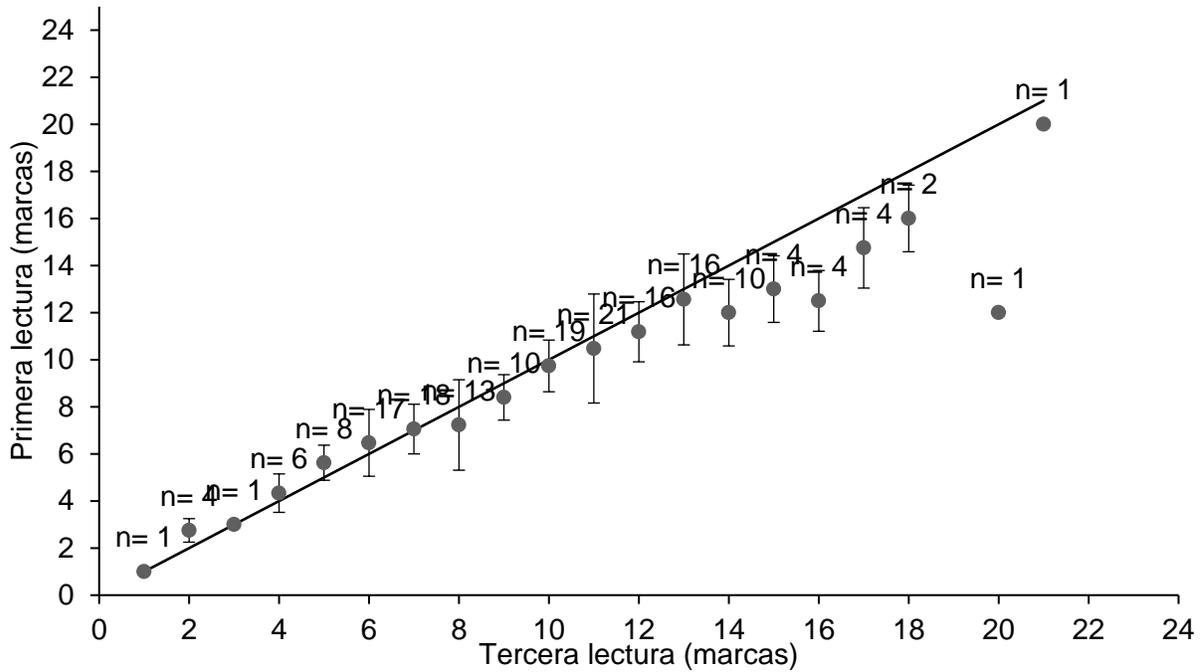


Figura 14. Gráfico de sesgo entre la primera y tercera lectura.

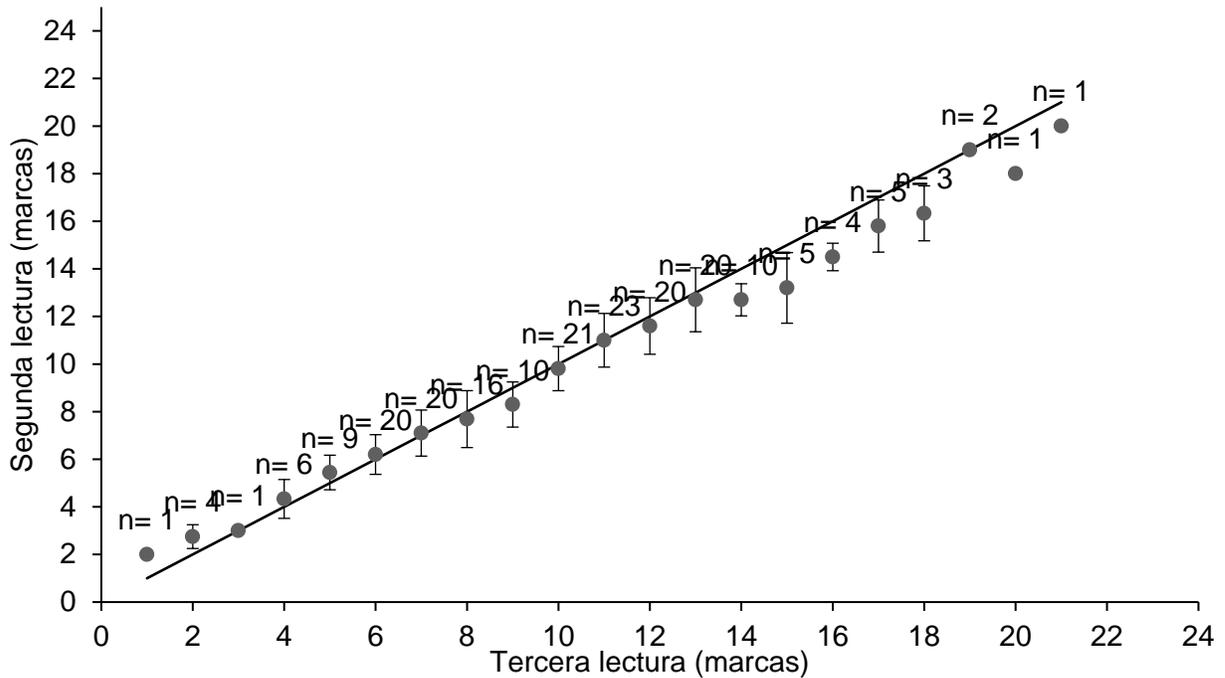


Figura 15. Gráfico de sesgo entre la segunda y tercera lectura.

El CV y PEP entre lectores fue de 8.08% y 5.71% respectivamente. Se observa que la mayor variación se encontró entre las marcas tres y 12 con una sobreestimación por parte del lector dos (Figura 16).

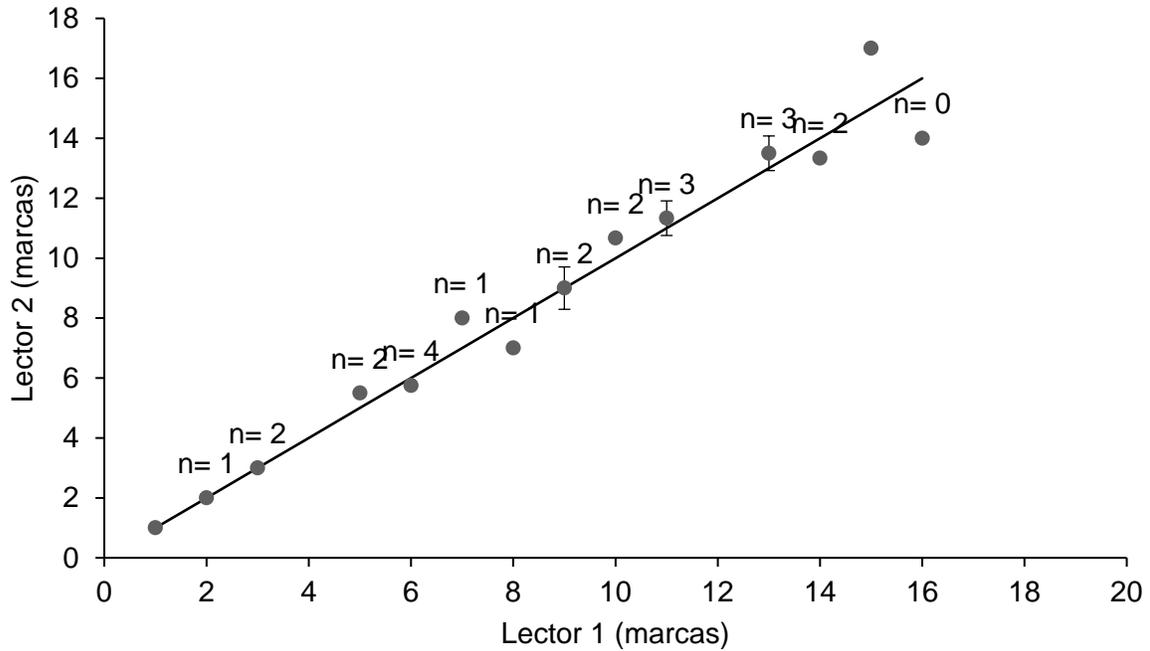


Figura 16. Gráfico de sesgo en las lecturas de las marcas de crecimiento interlector. La legibilidad de las lecturas osciló entre 1 y 4, la legibilidad más frecuente fue la 3 (60.51%), seguido por la 4 (34.39%). Solo las vértebras con estos valores fueron empleadas para los análisis y corresponden al 94.9% del total (n=235). Las lecturas

7.4.2. Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

El tiempo de formación de una marcas de crecimiento se asumió de un año. Los meses con mayor porcentaje de bordes opacos (BO) fueron agosto y noviembre (>50%), mientras que marzo fue el mes de mayor porcentaje de traslucidos (BT) (>60%). No se observó una correlación directa con la TSM en la formación de ambos tipos de bordes (Figura 17).

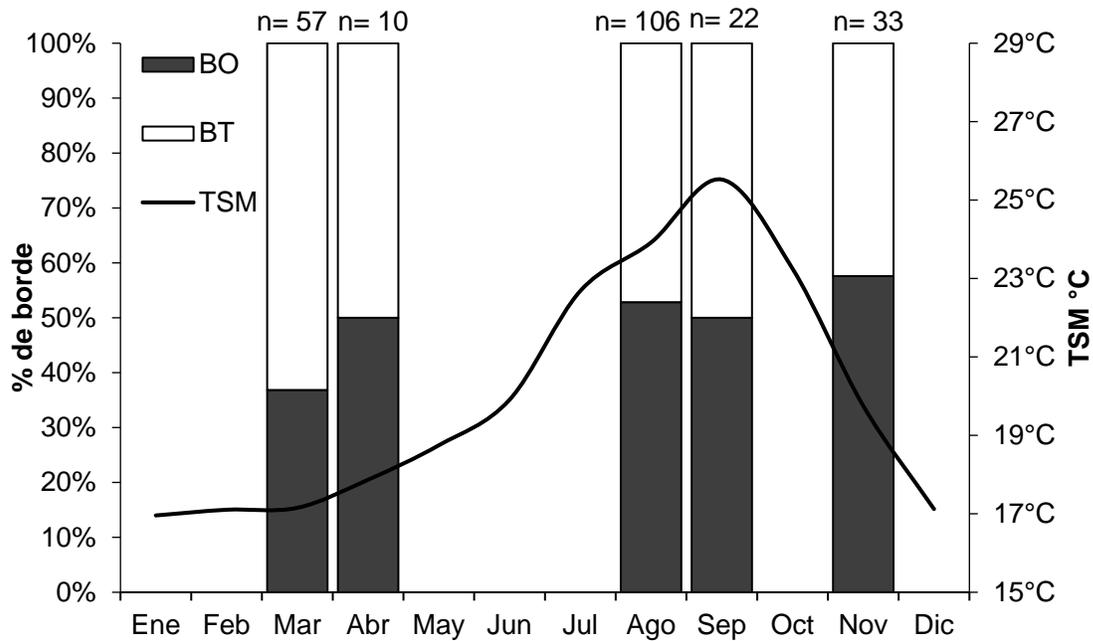


Figura 17. Porcentaje mensual de tipo de borde traslucido (BT) y borde opaco (BO) de las vértebras de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS contra temperatura superficial del mar (TSM).

El IIM mostró un patrón sinusoidal de crecimiento de la marca de crecimiento a través de los meses del año. Con los mayores valores promedio en febrero y marzo y menores en agosto, septiembre y noviembre (Figura 18). Sin embargo, de acuerdo con la prueba de Okamura no se encontró periodicidad en esta formación de bandas ($AIC_N = 564.714$, $AIC_A = 547.926$ y $AIC_B = 547.766$). El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre los meses ($p=0.06$), y la prueba post-hoc LSD de Fisher mostró diferencias entre los meses de marzo contra agosto y noviembre contra agosto. Los resultados de ambos métodos pueden estar influenciados por el limitado número de meses y muestras disponibles y por lo tanto no son concluyentes, sin embargo se asume que la formación de pares de bandas es anual para estimar las edades con base en los estudios de validación de especies similares en otras regiones (Tovar-Ávila, 2006; Ostlie Ramos, 2007; Domínguez-Reza, 2017).

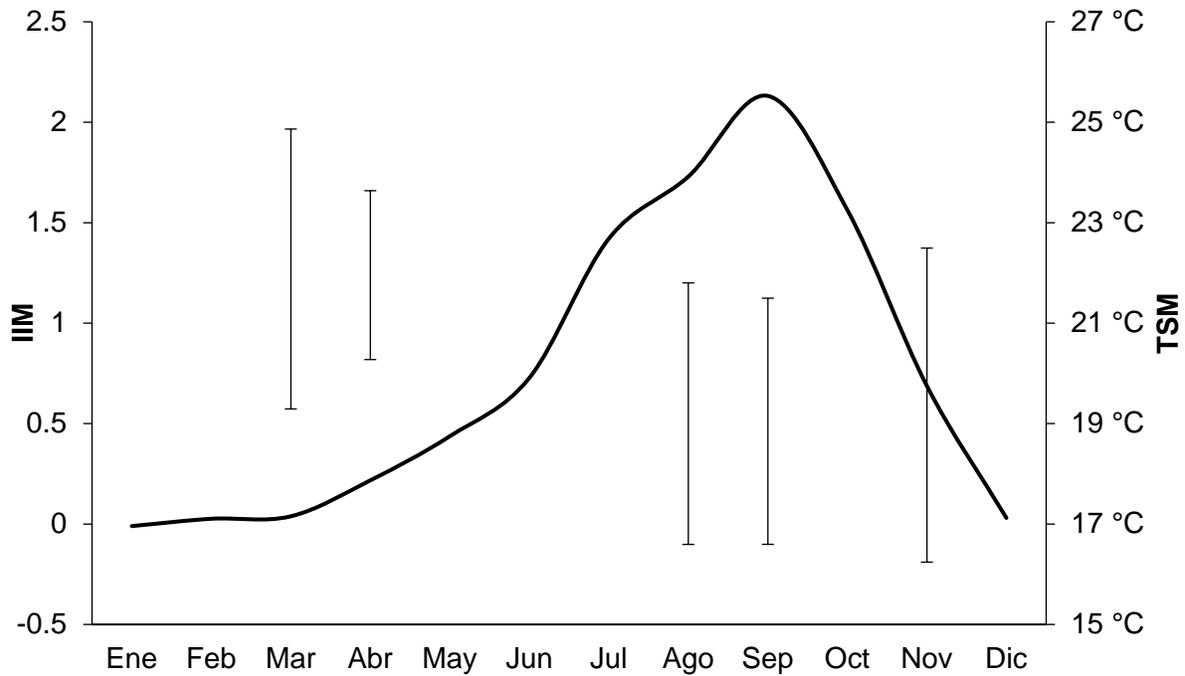


Figura 18. Promedio mensual de incremento marginal con desviación estándar (líneas) de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS.

7.4.3. Estructura de edad

La estructura de edades estuvo conformada por 20 grupos de edad (2-21 años) para hembras y 16 para machos (0-15 y un solo ejemplar de 18 años). La edad máxima calculada para las hembras fue de 21 años (89 cm LT), mientras que para los machos fue de 18 años (80.0 cm LT). La prueba Kolmogorov-Smirnov mostró diferencias significativas entre sexos para la estructura de edades ($p < 0.001$) (Figura 19).

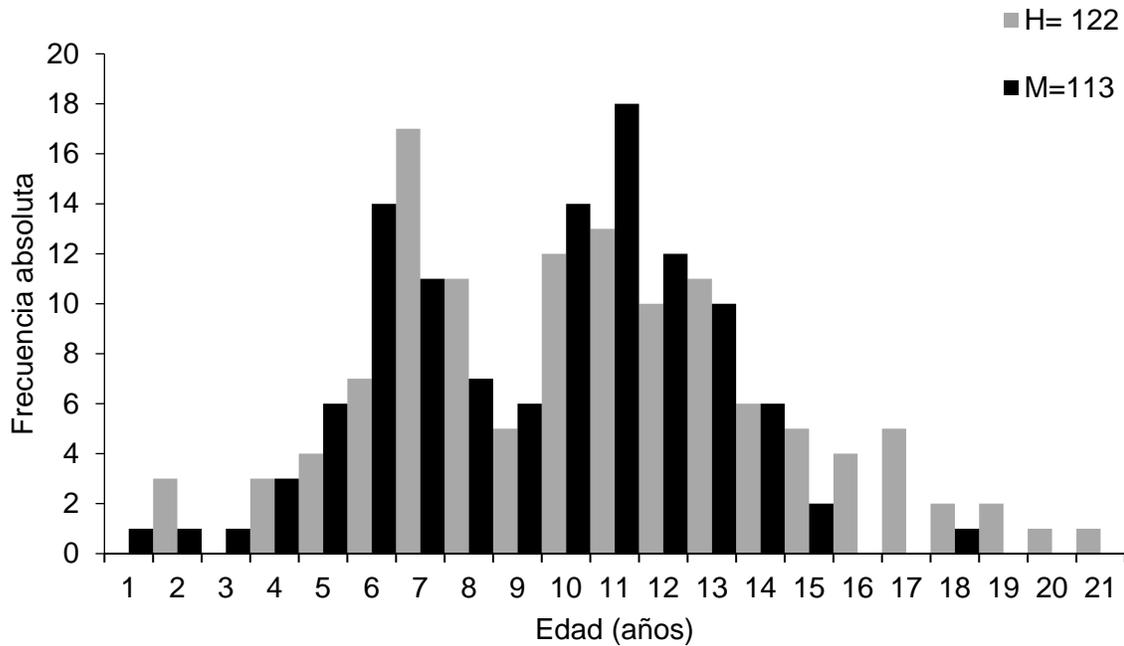


Figura 19. Estructura por edades de *H. francisci* de Bahía Tortugas, BCS.

7.4.4. Edad de Madurez

De acuerdo con lo calculado y basándose en la talla de madurez reportada por Gómez-Vázquez (2018), la edad de madurez para hembras fue de 14.65 años, mientras que para los machos fue de 11.24 años.

7.5. CRECIMIENTO INDIVIDUAL

Los modelos de crecimiento ajustados Gompertz (de dos y tres parámetros), y logístico y von Bertalanffy, ambos de dos parámetros, presentaron diferencias significativas entre las curvas de crecimiento para hembras y machos, mientras que los modelos de von Bertalanffy y logístico de tres parámetros (Figura 20), las diferencias no fueron significativas (Tabla 5).

Tabla 5. Prueba de Kimura entre los modelos de crecimiento.

Modelo	Restricciones	RSS	χ^2	p
von Bertalanffy	Sexos separados	2044.49		
	Sexos combinados	2104.74	5.05	>0.05
Gompertz	Sexos separados	2034.06		
	Sexos combinados	2128.38	7.89	<0.05
Logístico	Sexos separados	2032.20		
	Sexos combinados	2112.36	6.73	>0.05
von Bertalanffy 2 parámetros	Sexos separados	2689.68		
	Sexos combinados	2859.50	10.65	<0.05
Gompertz 2 parámetros	Sexos separados	3417.34		
	Sexos combinados	3695.86	13.63	<0.05
Logístico 2 parámetros	Sexos separados	4355.39		
	Sexos combinados	4740.25	14.73	<0.05

Los parámetros obtenidos de los modelos muestran que el modelo logístico de dos parámetros presenta el valor de k más alto y la talla asintótica más baja, tanto en hembras como en machos. En la Tabla 6 se presentan los valores de los modelos de crecimiento para hembras y machos de *H. francisci*.

Tabla 6. Parámetros de los modelos de crecimiento ajustados a los datos edad-talla de hembras y machos de *H. francisci* de Bahía Tortugas, BCS. VBGF es el modelo von Bertalanffy de tres parámetros, Gompertz es el modelo de Gompertz de tres parámetros, Log es el modelo logístico de tres parámetros, VBGF-2 es el modelo von Bertalanffy de dos parámetros, Gom-2 es el modelo de Gompertz de dos parámetros y Log 2 es el modelo logístico de dos parámetros.

Sexo	Modelo	L_{∞} (cm LT)	k (año⁻¹)	t_0 (cm LT)	L_0 (cm LT)
Hembras	VBGF	109.6	0.06	-6.90	
	Gompertz	99.1	0.09	-0.09	
	Log	94.0	0.13	2.98	
	VBGF-2	87.0	0.13		17.00
	Gom-2	81.24	0.23		17.00
	Log-2	78.25	0.34		17.00
Machos	VBGF	90.29	0.09	-4.57	
	Gompertz	84.52	0.14	-0.36	
	Log	81.43	0.19	1.79	
	VBGF-2	79.28	0.17		17.00
	Gom-2	74.92	0.27		17.00
	Log-2	72.63	0.40		17.00

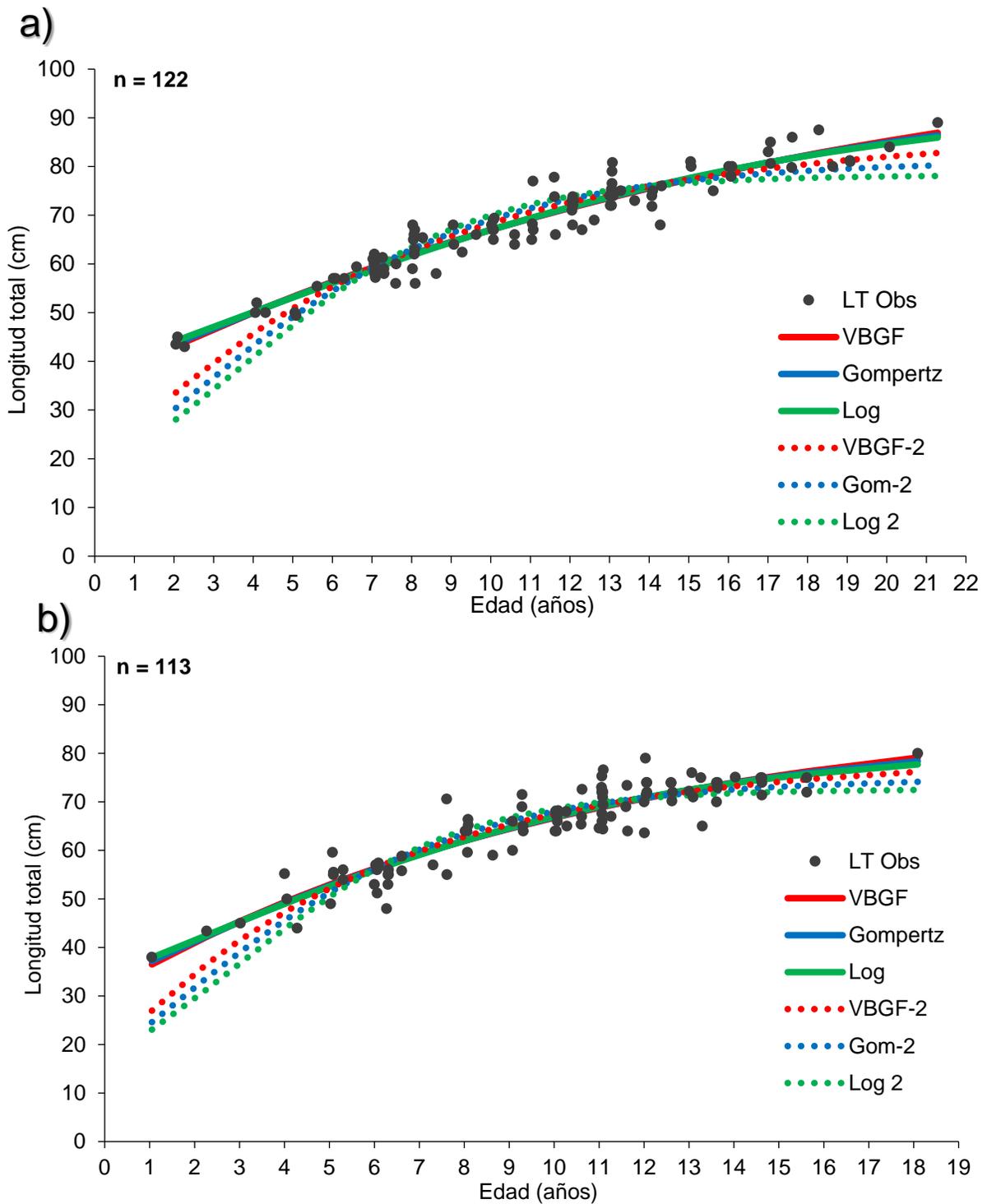


Figura 20. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de hembras (a) y machos (b) de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS. Donde LT Obs es la longitud total observada, VBGF es el modelo von Bertalanffy de tres parámetros, Gompertz es el modelo de Gompertz de tres parámetros, Log es el modelo logístico de tres parámetros, VBGF-2 es el modelo von Bertalanffy de dos parámetros, Gom-2 es el

modelo de Gompertz de dos parámetros y Log 2 es el modelo logístico de dos parámetros.

El modelo de crecimiento que mejor se ajustó a los datos de las hembras fue el von Bertalanffy de tres parámetros, pues obtuvo el valor de Δ_i y W_i de CIA menor (Tabla 7). De igual manera, los modelos Gompertz y logístico de tres parámetros muestran soporte estadístico sustancial ($\Delta_i < 2$) y parámetros biológicamente razonables (Figura 21). Los tres modelos de dos parámetros presentaron valores de $\Delta_i > 10$ por lo que no tienen significancia estadística (Tabla 5). Si bien el modelo de von Bertalanffy representó el mayor aporte ($W_i = 0.39$), los otros dos modelos de tres parámetros tuvieron valores elevados de peso, por lo que se calculó L_∞ ponderada con un valor de 102 cm LT). En el caso de los machos el modelo de crecimiento que mejor describió su crecimiento fue el logístico de tres parámetros con un W_i del 46.5%, los modelos von Bertalanffy y Gompertz de tres parámetros presentan soporte estadístico sustancial ($\Delta_i < 2$) aunque von Bertalanffy muestra una L_∞ y k más elevada. Al igual que en las hembras al tener valores elevados de peso los otros modelos de tres parámetros se calculó L_∞ ponderada con un valor de 84 cm LT).

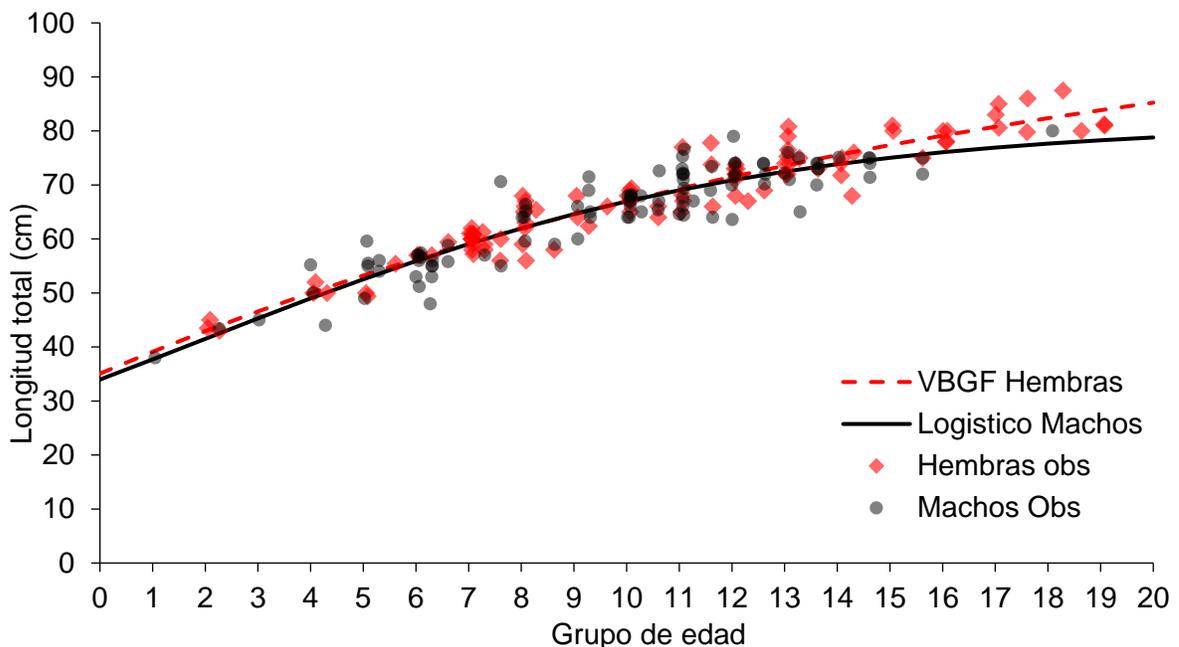


Figura 21. Modelos de crecimiento individual para hembras y machos de *H. francisci*

Tabla 7. Valores del criterio de información de Akaike para hembras de *H. francisci*.

Donde VBGF es el modelo von Bertalanffy de tres parámetros, Gompertz es el modelo de Gompertz de tres parámetros, Log es el modelo logístico de tres parámetros, VBGF-2 es el modelo von Bertalanffy de dos parámetros, Gom-2 es el modelo de Gompertz de dos parámetros y Log 2 es el modelo logístico de dos parámetros.

Sexo	Modelo	AIC	Δi	Wi
Hembras	VBGF	222.41	0.00	0.392
	Gompertz	222.62	0.20	0.354
	Logístico	223.28	0.87	0.254
	2-VBGF	261.14	38.72	0.000
	2-Gompertz	293.75	71.34	0.000
	2-Logístico	323.79	101.38	0.000
Machos	VBGF	251.25	1.69	0.200
	Gompertz	250.22	0.65	0.335
	Logístico	249.56	0.00	0.465
	2-VBGF	265.17	15.61	0.000
	2-Gompertz	280.02	30.45	0.000
	2-Logístico	297.15	47.59	0.000

7.5.1. Descripción del crecimiento

En hembras y machos se observa un incremento en la tasa de crecimiento para los primeros años de vida a partir de la eclosión, *H. francisci* eclosiona a una talla de 17 cm LT y de acuerdo con el modelo de von Bertalanffy de tres parámetros, las hembras presentan un crecimiento lento alcanzando el 50% de la L_{∞} a los 6 años (56.30 cm LT). Siendo que alrededor de los 18 años alcanzan el 75% de la L_{∞} (82.35 cm LT). Por otro lado, los machos para su segundo año de vida ya han superado el 50% de la L_{∞} (41.49 cm LT) a partir del cual se empieza a observar una disminución en la tasa de crecimiento alcanzando el 75% de la L_{∞} entre los 7 y 8 años (59-61 cm LT).

8. DISCUSIÓN

Se registraron tallas desde los 38-90 cm LT. Este intervalo coincide con lo encontrado por Gómez-Vázquez (2018) para los años del 2012 al 2017 en la misma zona con tallas que van de los 45 cm a 92 cm de LT. En la zona de Ojo de Liebre, BCS, Castellanos-Vidal (2017) y Domínguez-Reza (2017) encuentran tallas de 35-89 cm LT para hembras y de 25-77 cm para machos. Compagno (2001) y Ebert *et al.* (2013) comentan que además de la diferencia de tamaño entre sexos, existen diferencias en la distribución y en los estadios de desarrollo. Por ejemplo, en la zona de la Isla Catalina, California los juveniles de esta especie tienden a ocupar hábitats más someros y con fondos arenosos; mientras que los adultos prefieren arrecifes rocosos con una alta densidad de macroalgas. Los ejemplares en maduración tienden a permanecer en aguas con profundidades de hasta 150 m. Esta segregación por estadio ontogénico y hábitat puede ayudar a reducir la competencia por recursos y hábitat entre adultos y jóvenes (Ebert, 2003).

En *H. portusjacksoni* se encontró que existe una diferencia en la distribución de tallas por profundidad y hábitat. Siendo que los ejemplares capturados por red de arrastre en su mayoría eran juveniles contra los capturados por red de enmalle y palangres que en su mayoría eran adultos (Jones *et al.*, 2008; Powter & Gladstone, 2009). Jones *et al.* (2008), identificaron sitios de agregación de *H. portusjacksoni* por estadio ontogénico, los ejemplares menores a 250 mm permanecen en aguas someras de hasta 13 metros con predominancia de pastos marinos y algas. Por su parte, los juveniles y adultos tienden a permanecer en aguas profundas entre 24 a 104 m y con una variedad de hábitats, desde rocoso a fondos arenosos.

La proporción sexual encontrada en este trabajo concuerda con lo reportado para la especie en la costa occidental de Baja California Sur (Castellanos-Vidal, 2017); Domínguez-Reza, 2017; Gómez-Vázquez, 2018). La proporción sexual encontrada es la que comúnmente se reporta en poblaciones naturales (Piferrer, 2009). Domínguez-Reza (2017) y Castellanos-Vidal (2017) encontraron que la proporción sexual para *H. francisci* se mantenía 1:1 durante todo el año para la laguna Ojo de Liebre. A pesar de lo anterior, la segregación por sexo y talla es una característica común de muchas

especies de tiburones, formando los juveniles, machos adultos y hembras adultas grupos diferentes (Springer, 1967).

El tiburón *H. francisci*, alcanza la madurez sexual por encima de los 71 cm LT para las hembras, mientras que los machos entre los 58 a 71 cm de LT. Lo anterior con base en los datos de Strong (1989) del archipiélago del Norte, Cal., EUA (Castro, 2011). Castellanos-Vidal (2017), en la laguna Ojo de Liebre reportó una talla media de madurez de 51 cm LT para machos y 53.7 cm LT para hembras. Por otro lado, en Bahía Tortugas, Gómez-Vázquez (2018) encontró una talla media de madurez de 76.75 cm LT para hembras y 67.46 cm LT para machos, las cuales son mayores a las reportadas para la especie. Por lo que, en la zona de Bahía Tortugas, la pesquería está enfocada en su mayoría a juveniles, ya que en poblaciones naturales hay más juveniles que adultos y la probabilidad de capturarlos es mayor. En este caso se encontró que las hembras juveniles representan el 78% de la captura mientras que para los machos tan solo el 51% del total.

Las diferencias encontradas en los trabajos anteriores con respecto a las tallas de primera madurez, se cree que pueden deberse a la ubicación de la recolección de las muestras. La talla media de madurez de una misma especie puede variar latitudinalmente (Parsons & Grier, 1992; Yamaguchi *et al.*, 2000; Castellanos-Vidal, 2017; Gómez-Vázquez, 2018), además de que puede estar directamente influenciada por una mayor presión pesquera (Saborido Rey, 2004). En la zona de Ojo de Liebre *H. francisci* es la segunda especie de elasmobranquios con mayor aportación a la pesquería, representando el 32% para 2015 (Domínguez-Reza, 2017; Castellanos-Vidal, 2017).

Se emplearon vértebras provenientes de la región cervical, las cuales demostraron ser adecuadas para la determinación de edad en *H. francisci*. En el trabajo de Domínguez-Reza (2017), se compararon las vértebras de dos regiones del cuerpo del tiburón (cervical y caudal) y encontró que no existe diferencia en los conteos de las marcas de crecimiento para ambas regiones, al igual que para *H. portusjacksoni* (Ostlie Ramos, 2007). Estudios con otras especies de elasmobranquios, también demuestran que no existen diferencias en las edades estimadas provenientes de vértebras de distintas regiones de la columna vertebral del cuerpo del tiburón (*Isurus*

oxyrinchus, Natanson *et al.*, 2006). En especies de la familia Carcharhinidae se ha demostrado que los *centra* de distintas regiones corporales presentan conteos de pares de bandas distintos, asociados al tamaño vertebral (Natanson *et al.*, 2018; Natanson & Deacy, 2019). En otras especies como *G. galeus* y *M. antarcticus* se encontraron diferencias en las lecturas dependiendo de la región de la columna vertebral de donde procedía la estructura analizada (Officer *et al.*, 1996). En el mismo sentido, Natanson y Cailliet (1990) y Cailliet y Goldman (2004b), señalan que no todas las vértebras en la columna vertebral pueden ser utilizadas para los conteos, ya que no todas tienen el mismo número de marcas y resaltan la importancia de validar la determinación de edad y estandarizar la zona de la columna vertebral para la extracción de las vértebras (Cailliet & Goldman, 2004a).

El radio de las vértebras y la tallas de *H. francisci* presentaron una relación lineal y positiva, lo cual también ha sido reportado en una gran cantidad de especies de tiburones, por ejemplo *S. zygaena*, *S. lewini*, *C. falciformis*, *M. henlei*, *I. oxyrinchus*, *C. limbatus*, *P. glauca* (Sánchez de Ita, 2004; Méndez Loeza, 2008; Zarate-Rustrián, 2010; Tovar-Ávila *et al.*, 2014; Joung *et al.*, 2017; Morán-Villatoro, 2018).

A pesar de que las espinas en los Heterodontiformes tienen función de defensa y en muchas ocasiones puede presentar desgastes y por lo tanto una subestimación en las lecturas de bandas de crecimiento (Ketchen, 1975; Maisey, 1979), en esta investigación se demostró que, las espinas dorsales en *H. francisci* son una estructura potencialmente útil para estimaciones de edad, ya que para que una estructura dura sea un buen indicador del crecimiento de un organismo debe de existir una relación entre el crecimiento de la estructura y el incremento en longitud del organismo (Cailliet, 1990). La longitud total (LTE), la base de la espina (ABE) y el ancho externo (AEE) de ambas espinas dorsales crecen linealmente con respecto al cuerpo del tiburón. La longitud de la espina y el ancho de la base de la espina son medidas recurrentes en estudios de edad y crecimiento con condríctios que presentan espinas (Calis *et al.*, 2005; Irvine *et al.*, 2006b; Irvine *et al.*, 2006a; Tovar-Ávila *et al.*, 2008).

En *H. francisci* las espinas son similares estructuralmente, sin embargo la segunda espina es en general más angosta y larga por no presentar un desgaste natural (Daniel, 1914). De acuerdo con la proporcionalidad entre LTE, ABE y AEE

contra la talla del tiburón, la primera espina resultó ser una mejor estructura potencial para las interpretaciones de edad. Esto mismo se observó en *Squalus megalops* donde la primera espina dorsal presentó mejores valores de legibilidad y lecturas más precisas que la segunda (Braccini *et al.*, 2007).

Las zonas de crecimiento en las vértebras pueden llegar a ser difusas y difíciles de contar, lo que puede llegar a provocar precisión baja en las estimaciones de edad. Antes de que cualquier información obtenida de los conteos en las bandas de crecimiento pudiera emplearse para las evaluaciones del stock deben ser validadas. Los métodos de validación se dividen en dos: las validaciones determinadas que confirman una edad absoluta y los indeterminados confirman la periodicidad de formación de las bandas en la estructura (Cailliet, 2015). Los estudios de bomba radiocarbono han sido los más certeros ya que se basan en la presencia de un isótopo de carbón en las estructuras duras de los organismos marinos (Campana, 2001). Otro método directo es la captura-recaptura para ejemplares marcados con un compuesto que se fusiona con el calcio. Este método, aunque no valida la edad absoluta del ejemplar, valida el número de marcas de crecimiento depositado después del marcado (Matta *et al.*, 2017). Los métodos para la validación determinada a pesar de sus ventajas tienden a consumir mucho tiempo y son costosos, además de siempre estar limitados a un bajo número de individuos.

Los métodos indeterminados como el análisis de incremento marginal prueban la hipótesis nula de que “la formación de un único par de bandas que es depositado anualmente”, bajo el supuesto de tener un año tipo completo (Cailliet *et al.*, 2006). La prueba de Okamura no presentó un resultado concluyente probablemente por la falta de datos durante varios meses. De acuerdo con Okamura *et al.* (2013) es más fácil identificar el incremento marginal en organismos pequeños y en algunos casos en los adultos.

En el caso del análisis de tipo de borde en ocasiones puede resultar difícil la interpretación del tipo de borde y las tasas de acreción entre las distintas clases de edad, localidades y diferentes años. Es por esto que diversos autores han recomendado que cuando sea posible, lo mejor es reducir los análisis a ejemplares

colectados de un solo año y región (Natanson & Cailliet, 1990; Cailliet & Goldman, 2004b; Cailliet *et al.*, 2006).

Una de las dificultades con los métodos indeterminados es que para poder tener un poder estadístico elevado, se requieren muestras colectadas durante todo un año (Matta *et al.*, 2017). En dos especies del género *Heterodontus*, se ha demostrado por métodos distintos de validación, que el depósito mineral en las vértebras es anual en *H. portusjacksoni* para Australia (Tovar-Ávila, 2006; Powter & Gladstone, 2008a; Tovar-Ávila *et al.*, 2009a) y para *H. francisci* en la laguna Ojo de Liebre BCS (Domínguez-Reza, 2017).

Harry (2018) demostró mediante bomba radiocarbono una subestimación de la edad verdadera de los tiburones analizados. Generalmente la subestimación se da más en los ejemplares grandes y viejos donde las bandas de cierta forma son enmascaradas por las anteriores. Existen casos en que el depósito de las bandas varía de acuerdo a la edad del organismo, por ejemplo, en *I. oxyrinchus*, en el que con inyección de OTC se demostró que la tasa del depósito mineral varía de acuerdo con el hábitat en el que se encuentre (Kinney *et al.*, 2016). Esto ha llevado a plantearse si los métodos de validación y las estimaciones de edad eran correctas (Harry, 2018; Natanson *et al.*, 2018). Sin embargo, las estimaciones realizadas con conteos directos en vértebras y otras estructuras duras, son una herramienta útil cuando las muestras provienen de la pesquería y no es posible el uso de otros métodos.

Las edades estimadas en este trabajo oscilan de 1 a los 22 años (2 a 22 años para hembras y 1 a 15 años para machos) con una diferencia estadísticamente significativa en las edades de machos y hembras. Domínguez-Reza (2017), reporta unos intervalos similares de edad para la laguna Ojo de Liebre con edades de 0 a 22 años (1 a 22 años para hembras y 0 a 16 para machos). En ambos trabajos se encontraron ejemplares de edades tempranas, a pesar de que en el presente estuvo pobremente representado, debido principalmente a la apertura de malla del arte de pesca empleado. Las diferencias en la estructura de edades entre sexos con hembras de mayor edad que los machos es una característica común observada en tiburones (Cortés, 2000).

El grupo de edad más representado (sexos combinados) es el 11 seguido por el 10. El mayor porcentaje lo acumularon individuos de 9-14 años. Para esta especie en laguna Ojo de Liebre, BCS, los grupos más representados fueron los de 6-15 años (Domínguez-Reza, 2017).

La diferencia en las edades registradas en la captura para machos y hembras podría estar relacionada con el comportamiento migratorio que presenta la especie en estadios juveniles (35 a 48 cm) a aguas más profundas entre 40 y 150 m (Segura-Zarzosa *et al.*, 1997). Las hembras de esta especie tienden a realizar migraciones a aguas poco profundas (entre dos y 13 metros) durante los meses de febrero a abril para depositar sus huevos entre las rocas y algas (Ebert, 2003), del mismo modo al madurar tiende a preferir sitios con rocas y oquedades donde refugiarse, dificultando así el acceso de los pescadores a estos ejemplares (Thorson & Simpfendorfer, 2009).

Entre más grande sea la vértebra, el espacio entre los pares de bandas será mayor por lo tanto, será más fácil distinguir entre estos pares de bandas (Officer *et al.*, 1996). Por lo general la vértebra más grande se encuentra en la región anterior a la primera aleta dorsal, región de donde provienen las muestras empleadas en este estudio. Natanson y Cailliet (1990) probaron si el número de pares de bandas difería en la columna de *S. californica* con esto concluyeron que de la vértebra 12 a la 14 se encontraba el mayor número de conteos de bandas. Officer *et al* (1996) encontró algo similar para *G. galeus* y *M. antarcticus* donde las vértebras provenientes de la región torácica arrojaron un mayor número de conteos a diferencia de la región cervical y caudal.

Los modelos que mejor se ajustaron a los datos de este estudio fueron von Bertalanffy de tres parámetros y logístico de tres parámetros para hembras y machos, respectivamente. Los parámetros obtenidos de estos modelos resultaron ser diferentes a los reportados anteriormente para la especie (Domínguez-Reza, 2017). Esto podría deberse a que en su trabajo, la presencia de ejemplares grandes y viejos era limitada, a excepción de una hembra adulta, y refleja las limitaciones de algunos modelos cuando los datos no demuestran un comportamiento asintótico (Pardo *et al.*, 2013; Francis, 2016).

El modelo von Bertalanffy de tres parámetros es usado frecuentemente debido a su explicación biológica referente a los procesos fisiológicos del crecimiento. La problemática con este modelo es que el parámetro de t_0 no tiene significado biológico (Frisk *et al.*, 2001; Cailliet & Goldman, 2004b; Katsanevakis, 2006). La variante de dos parámetros es una aproximación mejor para especies en las que se conoce la talla de nacimiento-eclosión (Matta *et al.*, 2017). El modelo de Gompertz y logístico son modelos de tipo sigmoide (Ricker, 1975). Las funciones sigmoides se ha sugerido que son más apropiadas para la modelación del crecimiento para especies con un crecimiento mayormente enfocado a volumen que a longitud como es el caso de los batoideos y algunas especies demersales (Goldman *et al.*, 2012). En este caso solo aplico para el caso de los machos

De acuerdo con Musick (1999) cuando la tasa de crecimiento (k) en el modelo von Bertalanffy exhibe valores menores a 0.05 la especie a estudiar tiene un crecimiento muy lento, de 0.05 a 0.15 son especies con crecimiento lento, de .16 a .30 un crecimiento moderado y valores entre mayores a 0.3 son especies de crecimiento rápido. Las tasas obtenidas en este estudio sugieren que las hembras ($k= 0.06 \text{ año}^{-1}$) presentan un crecimiento lento, al igual que los machos ($k= 0.19 \text{ año}^{-1}$). Esto difiere con lo encontrado por Domínguez-Reza (2017 ya que el encontró que los machos presentan un crecimiento moderado ($k=0.21 \text{ año}^{-1}$) y las hembras un crecimiento lento ($k=0.12 \text{ año}^{-1}$). Para *H. portusjacksoni* Ostlie Ramos (2007) en Nueva Gales del Sur, Australia encontró una tasa de crecimiento lento tanto para hembras ($k= 0.11 \text{ año}^{-1}$) y machos ($k= 0.13 \text{ año}^{-1}$), del mismo modo Tovar-Ávila (2006) en Victoria, Australia encontró un crecimiento lento para ambos sexos ($k= 0.0.7 \text{ año}^{-1}$ para hembras y $k= 0.0.8 \text{ año}^{-1}$ para machos).

Los valores obtenidos para t_0 y L_0 estuvieron alejados de lo reportado anteriormente para la especie en laguna Ojo de Liebre (Domínguez-Reza, 2017). Erróneamente se ha llegado a asumir que este parámetro está relacionado con el periodo de gestación, aunque para elasmobranchios implicaría que el desarrollo embrionario estaría determinado por los mismos factores a los que se enfrentan los organismos cuando se encuentran en vida libre (Cailliet & Goldman, 2004b).

Frisk *et al.* (2001) relacionaron los parámetros de crecimiento de elasmobranquios con la talla máxima obtenida de los modelos, obteniendo una propuesta de agrupar a los elasmobranquios por tamaño en grandes, medianos y pequeños. Basándose en este estudio *H. francisci* se encuentra dentro de la categoría de elasmobranquios pequeños (0-99 cm LT).

A pesar de las diferencias encontradas con el presente estudio y el de Domínguez-Reza (2017), los parámetros de crecimiento de *H. francisci* para ambos sexos, coinciden con lo reportado para otras especies de tiburones y rayas en el que las hembras alcanzan tallas mayores y son más longevas que los machos (Cortés, 2000; Cailliet & Goldman, 2004b; Cailliet *et al.*, 2006).

En *H. portusjacksoni* este patrón también fue observado por Tovar-Ávila (2006), Ostlie Ramos (2007) y Powter y Gladstone (2008a), así como para otras especies: como *Cephaloscyllium ventriosum* (Bernal-Pérez, 2017), *Centroselachus crepidater* (Irvine *et al.*, 2005), *Mustelus californicus* (Yudin & Cailliet, 1990) y *M. lunulatus* (García-Vázquez, 2018). Sin embargo, se ha demostrado una tendencia en tiburones ovíparos, en la que los machos alcanzan tallas más grandes que las hembras, en cuatro tiburones de la familia Scyliorhinidae (Ebert *et al.*, 2006) y *Holohalaelurus regani* (Richardson *et al.*, 2000). En *Chiloscyllium plagiosum*, por otro lado, un tiburón ovíparo de la familia Hemiscylliidae, no se ha encontrado una diferencia entre las tallas máximas reportadas para machos y hembras. Por lo que entre las especies ovíparas no existe una tendencia consistente con la que se pueda establecer un dominio en la talla máxima por un sexo determinado (Jones *et al.*, 2008).

Es importante el uso de distintos modelos alternativos, que permitan comparar los parámetros obtenidos que se ajusten a los datos de edad (Haddon, 2011). La selección del mejor modelo se basa en el criterio de bondad de ajuste para obtener la distancia Kullback-Leibler por medio del AIC, comparando la aproximación del modelo calculado contra los datos reales (Burnham & Anderson, 2002). Aunque con modelos con un número de parámetros elevado se espera un mejor ajuste del modelo a los datos, el AIC penaliza la cantidad de parámetros de los modelos candidatos basándose el concepto de parsimonia (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014). Sin embargo, la elección del mejor modelo candidato no puede basarse únicamente en lo

obtenido por el AIC, ya que, aunque los datos sean de baja calidad, el AIC elegirá uno. Es importante utilizar el razonamiento biológico y considerar los supuestos del modelo para elegir el que mejor describa el crecimiento.

Chen *et al.* (1992) revisaron varias funciones polinomiales en peces óseos y encontraron resultados que eran biológicamente contradictorios, por ejemplo crecimiento negativo y para modelos bifásicos una disminución de talla antes del cambio de fase (Tribuzio *et al.*, 2010; Matta *et al.*, 2017). Una forma común de descartar los modelos es mediante la L_{∞} , cuando esta difiere de la talla máxima hasta en un 20% entre la observada y reportada a pesar de tener un buen ajuste estadístico (Morán-Villatoro, 2018).

Los condríctios son particularmente vulnerables a la sobrepesca debido principalmente a su historia de vida de tipo *k*. *H. francisci* a pesar de ser una especie con poco o nulo valor comercial, los juveniles llegan a ser comercializados para acuariofilia (Betancourt-Castellanos *et al.*, 2013) e incluso es empleada como carnada para la pesca de otros elasmobranquios (Del Moral-Flores *et al.*, 2015). Se sabe que en la laguna Ojo de Liebre, BCS, esta especie es parte importante de la captura incidental de la pesca artesanal, representando el 32% de la captura total de elasmobranquios (Domínguez-Reza, 2017; Castellanos-Vidal, 2017).

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), lo categoriza con 'datos deficientes' ya que la información que se dispone no es adecuada para hacer una evaluación, directa o indirecta, de su riesgo de extinción. De acuerdo con la IUCN si una especie está en esta categoría puede estar bien estudiado, y su biología ser bien conocida, pero carecer de los datos apropiados ya sea sobre su abundancia o su distribución. Las especies dentro de la categoría de datos insuficientes requieren un mayor esfuerzo en estudios que aporten información que esclarezca su situación actual (Musick, 1999).

Existe evidencia para *H. portusjacksoni*, particularmente, de ser vulnerable a una mínima mortalidad de los adultos (Powter & Gladstone, 2008a). Al igual que *H. francisci*, esa especie no es de interés comercial ni se encuentra amenazada, es capturada frecuentemente en la pesca artesanal y descartada generalmente.

9. CONCLUSIONES

La estructura de tallas y edades de *H. francisci* en la zona de Bahía Tortugas indica que la captura está conformada en su mayoría por organismos juveniles.

La relación entre el radio de la vértebra y la talla del tiburón es lineal y significativa, lo que indica que la estructura puede ser utilizada para estimar el crecimiento con tallas a edades pretéritas.

Las espinas dorsales en *H. francisci* son también estructuras potencialmente útiles para realizar estudios de estimación de edad.

La variación mensual del porcentaje de bordes no muestra una correlación directa con la TSM. El IIM muestra una tendencia con los valores promedio que sugiere una periodicidad anual; sin embargo, Okamura indica que no hay ciclicidad.

Se identificaron un total de 20 grupos de edad para hembras (2-21 años) y 16 para machos (1-15 años y uno a los 18), el grupo más representado fue el de organismos juveniles.

El modelo de crecimiento von Bertalanffy de tres parámetros fue el que mejor se ajustó a los datos de longitud a edad estimados para hembras de *H. francisci* en Bahía Tortugas, BCS, mientras que el modelo logístico de tres parámetros fue el más adecuado para describir el crecimiento de machos.

La edad de madurez para *H. francisci* fue de 14.65 años para hembras y de 11.24 años para machos.

Las hembras de *H. francisci* presentan un crecimiento más lento que los machos, pero alcanzan mayores tallas y edades que los machos.

10. RECOMENDACIONES

Debido a que el tiburón *H. francisci* es un recurso potencial cuya captura está aumentando cada año en las costas de la península de Baja California Sur, se recomienda que su captura este dirigida a los ejemplares con tallas mayores a los 76 cm de LT, talla a la cual ya han alcanzado la madurez sexual para ambos sexos.

Se recomienda la investigación en espinas dorsales de *H. francisci* para estimación de edad, ya que el depósito de pares de bandas en estructuras duras calcificadas debe ser similar en el mismo individuo.

A pesar de que individuos de varias clases de talla fueron muestreados, existe un sesgo por selectividad de arte de pesca y zona de captura. Se requiere una muestra más representativa e independiente de la pesquería mediante un año tipo de muestreo, lo que podría generar información con mayor certeza sobre la estructura de edades y el patrón de crecimiento individual de *H. francisci*.

Es necesario realizar la validación de la formación de las marcas de crecimiento, mediante la validación directa de la edad con métodos de marcaje químico y marcaje-recaptura.

Es importante realizar estudios complementarios de telemetría para corroborar las migraciones de los ejemplares juveniles y adultos dentro y fuera de la zona de pesca.

11. BIBLIOGRAFIA

- Akaike, H. 1973. Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika* 60: 255–265.
- Beamish, R.J. & D. a. Fournier. 1981. A Method for Comparing the Precision of a Set of Age Determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 982–983.
- Bernal-Pérez, S. 2017. *Biología reproductiva del tiburón Cephaloscyllium ventriosum (Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) en Bahía Tortugas, Baja California Sur, México*. México. Centro Intersiclipinario de Ciencias Marinas Instituto Politecnico Nacional. 141 pp.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human biology* 10: 181–213.
- Betancourt-Castellanos, J.C., C.E. Ramírez-Santiago & J.L. Castillo-Géniz. 2013. *Catálogo de aletas, tronchos y cabezas de tiburones en el Pacífico Mexicano*. Primera ed. Instituto Nacional de Pesca, Ciudad de México. 60 pp.
- Bonfil, R. 2005. 10 . Fishery stock assessment models and their application to sharks. In J. A. Musick & R. Bonfil [eds.], *Management techniques for elasmobranch fisheries*, 154–181. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Bonfil, R. 1994. *Overview of world elasmobranch fisheries*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 119 pp.
- Braccini, J.M., B.M. Gillanders, T.I. Walker & J. Tovar-Ávila. 2007. Comparison of deterministic growth models fitted to length-at-age data of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* 58: 24.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. Springer-Verlag, New York. 488 pp.
- Cailliet, G.M. 1990. Elasmobranch Age Determination and Verification : An Updated Review. *National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report* 90: 157–165.

- Cailliet, G.M. 2015. Perspectives on elasmobranch life-history studies: a focus on age validation and relevance to fishery management. *Journal of Fish Biology* 87: 1271–1292.
- Cailliet, G.M. & K.J. Goldman. 2004a. Age Determination and Validation in Chondrichthyan Fishes. In J. C. Carrier, J. A. Musick & M. R. Heithaus [eds.], *Biology of Sharks and Their Relatives*, 399–446. CRC Press.
- Cailliet, G.M. & K.J. Goldman. 2004b. Age Determination and Validation in Chondrichthyan Fishes. *Biology of Sharks and Their Relatives*.
- Cailliet, G.M., W.D. Smith, H.F. Mollet & K.J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: The need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77: 211–228.
- Calis, E., E.H. Jackson, C.P. Nolan & F. Jeal. 2005. Preliminary age and growth estimates of the rabbitfish, *Chimaera monstrosa*, with implications for future resource management. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 15–26.
- Camhi, M., S.L. Fowler, J.A. Musick, A. Bräutigam & S. V. Fordham. 1998. *Sharks and their Relatives: Ecology and Conservation*. 39 pp.
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59: 197–242.
- Campana, S.E. 2014. Age Determination of Elasmobranchs, with Special Reference to Mediterranean Species: A Technical Manual. In *Studies and Reviews. General Fisheries Commission for the Mediterranean*, 38. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Campana, S.E., M.C. Annand & J.I. McMillan. 1995. Graphical and Statistical Methods for Determining the Consistency of Age Determinations. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 131–138.
- Carlson, J.K. & K.J. Goldman. 2006. *Age and Growth of Chondrichthyan Fishes: New Methods, Techniques and Analysis*. 209–421 pp.
- Castellanos-Vidal, C.M. 2017. *Biología reproductiva de tiburón perro Heterodontus francisci en la laguna Ojo de Liebre , Baja California Sur , México*. México. Centro

- de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 62 pp.
- Castro, J.I. 2011. *The Sharks of North America*. Oxford University Press, New York, New York. 613 pp.
- Cervantes-Gutiérrez, F., J. Tovar-Ávila & F. Galván-Magaña. 2017. Age and growth of the banded guitarfish *Zapteryx exasperata* (Chondrichthyes: Trygonorrhinidae). *Marine and Freshwater Research*.
- Chang, W.Y.B. 1983. A Statistical Method for Evaluating the Reproducibility of Age Determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208–1210.
- Chen, Y., D. a Jackson & H.H. Harvey. 1992. A Comparison of von Bertalanffy and Polynomial Functions in Modelling Fish Growth Data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 1228–1235.
- Clarke, M.W. & S.B. Irvine. 2006. Terminology for the ageing of chondrichthyan fish using dorsal-fin spines. *Environmental Biology of Fishes* 77: 273–277.
- Clement, J.G. 1992. Re-examination of the fine structure of endoskeletal mineralization in chondrichthyans: Implications for growth, ageing and calcium homeostasis. *Marine and Freshwater Research* 43: 157–181.
- Compagno, L.J. V. 2001. *Sharks of the world : an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes)*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 269 pp.
- Cortés-Fuentes, C. 2015. *Hábitos alimenticios del tiburón dormilón cornudo *Heterodontus francisci* (Girard 1855) en Bahía Tortugas, B.C.S. México*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 68 pp.
- Cortés, E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science* 8: 299–344.
- Daniel, J.F. 1914. The Anatomy of *Heterodontus francisci*. *University of California Publications in Zoology* 13: 147–166.
- Dempster, R.P. & E.S. Herald. 1961. Notes on the Hornshark *Heterodontus francisci*, with observations on mating activities. *Ocassional Papers of the California*

Academy of Sciences 33: 1–7.

- Domínguez-Reza, R.H. 2017. *Edad y crecimiento del tiburón perro (Heterodontus francisci) en la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 42 pp.
- Ebert, D.A. 2003. *Sharks, Rays, and Chimaeras of California*. First edit. University of California Press, Los Angeles. 284 pp.
- Ebert, D.A., L.J.V. Compagno & P.D. Cowley. 2006. Reproductive biology of catsharks (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) off the west coast of southern Africa. *ICES Journal of Marine Science*.
- Ebert, D.A., S.L. Fowler, L.J. V. Compagno & M. Dando. 2013. *Sharks of the World: A Fully Illustrated Guide*. Wild Nature Press, Plymouth, United Kingdom. 528 pp.
- Fernandez-Carvalho, J., R. Coelho, K. Erzini & M. Neves Santos. 2011. Age and growth of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, from the pelagic longline fisheries in the tropical northeastern Atlantic Ocean, determined by vertebral band counts. *Aquatic Living Resources* 24: 359–368.
- Francis, R.I.C.C. 2016. Growth in age-structured stock assessment models. *Fisheries Research* 180: 77–86.
- Frisk, M.G., T.J. Miller & M.J. Fogarty. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: A comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 969–981.
- Galván-Magaña, F., H.J. Nienhuis & P. Klimley. 1989. Seasonal Abundance and Feeding Habits of Sharks of the Lower Gulf of California, Mexico. *California Fish and Game* 75: 74–84.
- García-Vázquez, G. 2018. *Biología reproductiva del tiburón Mustelus lunulatus (Jordan & Gilbert, 1883) en Bahía Tortugas, Baja California Sur, México*. México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Instituto Politecnico Nacional. 130 pp.
- García de Miranda, E. 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Cuarta. UNAM, Instituto de Geografía, México City.
- Geraghty, P.T., W.G. Macbeth, A.V. Harry, J.E. Bell, M.N. Yerman & J.E. Williamson.

2014. Age and growth parameters for three heavily exploited shark species off temperate eastern Australia. *ICES Journal of Marine Science* 71: 559–573.
- Goldman, K., G.M. Cailliet, A. Andrews & L.J. Natanson. 2012. Assessing the Age and Growth of Chondrichthyan Fishes. *In* 423–451.
- Gómez-Vázquez, V. 2018. *Biología reproductiva del tiburón Heterodontus francisci (Girard, 1855) en Bahía Tortugas, Baja California Sur*. México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Instituto Politécnico Nacional. 84 pp.
- Guzmán-Castellanos, A.B., E. Morales-Bojórquez & E.F. Balart. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobrancios: La inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiologica* 24: 137–150.
- Guzman del Proo, S.A., S.R. Mille-Pagaza, J. Carrillo-Laguna, A. Pereira Corona, J. Belmar-Perez, M.J. Parra-Alcocer & A.C. Luque-Guerrero. 1991. La comunidad bentónica de los bancos de abulón (*Haliotis spp.* Mollusca: Gastropoda) en Bahía Tortugas, Baja California Sur, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 36: 27–59.
- Haddon, M. 2011. *Modelling and Quantitative Methods in Fisheries*. Second Edi. CRC Press, Boca Raton. 465 pp.
- Harry, A.V. 2018. Evidence for systemic age underestimation in shark and ray ageing studies. *Fish and Fisheries* 1–16.
- Heifetz, J., D. Anderl, N.E. Maloney & T.L. Rutecki. 1999. Age validation and analysis of ageing error from marked and recaptured sablefish, *Anoplopoma fimbria*. *Fishery Bulletin*.
- Heinicke, M.P., G.J.P. Naylor & S.B. Hedges. 2009. Cartilaginous fishes (Chondrichthyes). *In* S. B. Hedges & S. Kumar [eds.], *the Timetree of Life*, 320–327. Oxford University Press, New York.
- Holden, M.J. & P.S. Meadows. 1962. Structure of Spine of Spur Dogfish (*Squalus-acanthias*) and Its Use for Age Determination. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 42: 179-.
- Irvine, S.B., J.D. Stevens & L.J. Laurenson. 2006a. Comparing external and internal dorsal-spine bands to interpret the age and growth of the giant lantern shark, *Etmopterus baxteri* (Squaliformes: Etmopteridae). *Environmental Biology of*

Fishes 77: 253–264.

- Irvine, S.B., J.D. Stevens & L.J. Laurenson. 2006b. Surface bands on deepwater squalid dorsal-fin spines: an alternative method for ageing *Centroselachus crepidater*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 617–627.
- Jones, A.A., N.G. Hall & I.C. Potter. 2008. Size compositions and reproductive biology of an important bycatch shark species (*Heterodontus portusjacksoni*) in south-western Australian waters. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 88: 189–197.
- Joung, S.-J., G.T. Lyu, K.Y. Su, H.H. Hsu & K.-M. Liu. 2017. Distribution pattern, age, and growth of blue sharks in the south atlantic ocean. *Marine and Coastal Fisheries* 9: 38–49.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81: 229–235.
- Ketchen, K.S. 1975. Age and growth of dogfish *Squalus acanthias* in British Columbia waters. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32: 43-59.
- Kimura, D.K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fishery Bulletin* 77: 765–776.
- Kinney, M.J., R.J.D. Wells & S. Kohin. 2016. Oxytetracycline age validation of an adult shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* after 6 years at liberty. *Journal of Fish Biology* 89: 1828–1833.
- Lynn, R.J. & J.J. Simpson. 1987. The California Current system: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research* 92: 12947–12966.
- Macneil, M.A. & S.E. Campana. 2002. Comparison of Whole and Sectioned Vertebrae for Determining the Age of Young Blue Shark (*Prionace glauca*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 30: 77–82.
- Maisey, J.G. 1979. Finspine morphogenesis in squalid and heterodontid sharks. *Zoological Journal of the Linnean Society* 66: 161–183.
- Matta, M.E., C.A. Tribuzio, D.A. Ebert, K.J. Goldman & C.M. Gburski. 2017. Age and Growth of Elasmobranchs and Applications to Fisheries Management and Conservation in the Northeast Pacific Ocean. *In Advances in Marine Biology*, 179–

220.

- Méndez Loeza, I. 2008. *Edad y crecimiento del cazón pardo, Mustelus henlei (Gill, 1863), en la región norte del Golfo de California*. acional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 65 pp.
- Del Moral-Flores, L.F., J.J. Morrone, J.A. Durand, H. Espinosa-Pérez & G. Pérez-Ponce De León. 2015. Lista patrón de los tiburones , rayas y quimeras (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Holocephali) de México. *Arxius de Miscel· lània Zoològica* 13: 47–163.
- Morán-Villatoro, M. 2018. *Edad y crecimiento del tiburón martillo Sphyrna zygaena (Linnaeus , 1758) en la costa occidental de Baja California Sur*. México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Instituto Politécnico Nacional. 64 pp.
- Musick, J.A. 1999. Criteria to Define Extinction Risk in Marine Fishes: The American Fisheries Society Initiative. *Fisheries* 24: 6–14.
- Musick, J.A., G. Burgess, G.M. Cailliet, M. Camhi & S. V. Fordham. 2000. Management of Sharks and Their Relatives (Elasmobranchii). *Fisheries* 25: 9–13.
- Natanson, L.J. 1993. Effect of temperature on band deposition in the little skate, *Raja erinacea*. *Copeia* 1993: 199–206.
- Natanson, L.J. & G.M. Cailliet. 1990. Vertebral Growth Zone Deposition in Pacific Angel Sharks. *Copeia* 1990: 1133–1145.
- Natanson, L.J., J.G. Casey & N.E. Kohler. 1995. Age and growth estimates for the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin*.
- Natanson, L.J. & B.M. Deacy. 2019. Using oxytetracycline validation for confirmation of changes in vertebral band-pair deposition rates with ontogeny in sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 117: 50–58.
- Natanson, L.J. & B.J. Gervelis. 2013. Age and Growth of the Common Thresher Shark in the Western North Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society* 142: 37–41.
- Natanson, L.J., N.E. Kohler, D. Ardizzone, G.M. Cailliet, S.P. Wintner & H.F. Mollet. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako , *Isurus oxyrinchus*

- , in the North Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 77: 367–383.
- Natanson, L.J. & G.B. Skomal. 2006. Age and growth of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in the western North Atlantic Ocean. *Marine and Freshwater Research* 66: 387–398.
- Natanson, L.J., G.B. Skomal, S.L. Hoffmann, M.E. Porter, K.J. Goldman & D. Serra. 2018. Age and growth of sharks: do vertebral band pairs record age? *Marine and Freshwater Research* A-M.
- Nelson, J.S., T.C. Grande & M.V.H. Wilson. 2016. *Fishes of the world*. 5th Edition. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey. 707 pp.
- Officer, R.A., A.S. Gason, T.I. Walker & J.G. Clement. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, (*Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*): implications for age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1765–1777.
- Okamura, H., A.E. Punt, Y. Semba & M. Ichinokawa. 2013. Marginal increment analysis: a new statistical approach of testing for temporal periodicity in fish age verification. *Journal of Fish Biology* 82: 1239–1249.
- Orlov, A., E. Kulish, I. Mukhametov & O. Shubin. 2011. Age and growth of spiny dogfish *Squalus acanthias* (Squalidae, Chondrichthyes) in pacific waters off the Kuril Islands. *Journal of Ichthyology* 51: 42–55.
- Ostlie Ramos, R. 2007. *Age and growth estimates for the Port Jackson Shark, Heterodontus portusjacksoni, (Mayer, 1793) from New South Wales, Australia*. The University of Newcastle.
- Pardo, S.A., A.B. Cooper & N.K. Dulvy. 2013. Avoiding fishy growth curves D. D. Hodgson [ed.], *Methods in Ecology and Evolution* 4: 353–360.
- Parsons, G.R. & H.J. Grier. 1992. Seasonal changes in shark testicular structure and spermatogenesis. *Journal of Experimental Zoology*.
- Piferrer, F. 2009. Determinación y diferenciación sexual de los peces.
- Pilling, G.M., R.S. Millner, M.W. Easey, C.C. Mees, S. Rathacharen & R. Azemia. 2000. Validation of annual growth increments in the otoliths of the lethrinid *Lethrinus mahsena* and the lutjanid *Aprion virescens* from sites in the tropical Indian Ocean,

- with notes on the nature of growth increments in *Pristipomoides filamentosus*. *Fishery Bulletin*.
- Porter, M.E., T.J. Koob & A.P. Summers. 2007. The contribution of mineral to the material properties of vertebral cartilage from the smooth-hound shark *Mustelus californicus*. *Journal of Experimental Biology* 210: 3319–3327.
- Powter, D.M. & W. Gladstone. 2008a. Demographic analysis of the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* in the coastal waters of eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* 59: 444.
- Powter, D.M. & W. Gladstone. 2008b. Embryonic mortality and predation on egg capsules of the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer). *Journal of Fish Biology* 72: 573–584.
- Powter, D.M. & W. Gladstone. 2009. Habitat-mediated use of space by juvenile and mating adult Port Jackson sharks, *Heterodontus portusjacksoni*, in Eastern Australia. *Pacific Science* 63: 1–14.
- Raoult, V., N. Howell, D. Zahra, V.M. Peddemors, D.L. Howard, M.D. de Jonge, B.L. Buchan & J.E. Williamson. 2018. Localized zinc distribution in shark vertebrae suggests differential deposition during ontogeny and across vertebral structures. *PLoS ONE* 13: .
- Richardson, A.J., G. Maharaj, L.J.V. Compagno, R.W. Leslie, D.A. Ebert & M.J. Gibbons. 2000. Abundance, distribution, morphometrics, reproduction and diet of the Izak catshark. *Journal of Fish Biology*.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191: 1–382.
- Rose, D.A. 1996. *An Overview of World Trade in Sharks and Other Cartilaginous Fishes*. 1–112 pp.
- Saborido Rey, F. 2004. *Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos*.
- Sánchez de Ita, J.A. 2004. *Edad y Crecimiento del tiburón piloto Carcharhinus falciformis (Biberon, 1839) en la costa occidental de Baja California Sur, México*. México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Instituto Politécnico Nacional. 1.78 pp.

- Santana-Morales, O., J.L. Castillo-Géniz, O. Sosa-Nishizaki & C. Rodríguez Medrano. 2004. *Catálogo de tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes) que habitan en las aguas del norte del Golfo de California*. Ensenada, Baja California. 1–119 pp.
- Segura-Zarzosa, J.C., L.A. Abitia-Cárdenas & F. Galván-Magaña. 1997. Observaciones sobre la alimentación del tiburón *Heterodontus francisci* Girard 1854 (Chondrichthyes: Heterodontidae), en Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 23: 111–128.
- Simpfendorfer, C.A., R.B. McAuley, J. Chidlow & P. Unsworth. 2002. Validated age and growth of the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, from Western Australian waters. *Marine and Freshwater Research* 53: 567–573.
- Skomal, G.B. & L.J. Natanson. 2003. Age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 101: 627–639.
- Sparre, P. & S.C. Venema. 1997. *Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 420 pp.
- Springer, S. 1967. Social organization of shark populations. In P. Gilbert, M. RF & D. Rall [eds.], *Sharks, Skates, and Rays*, 149–174. Johns Hopkins Press, Baltimore.
- Stark, J. 1844. On the existence of an osseous structure in the vertebral column of cartilaginous fishes. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 1: 463–465.
- Strong, W.R. 1989. *Behavioral ecology of horn sharks, Heterodontus francisci, at Santa Catalina Island, California, with emphasis on patterns of space utilization*. University of North Carolina Wilmington. 252 pp.
- Thorson, J.T. & C.A. Simpfendorfer. 2009. Gear selectivity and sample size effects on growth curve selection in shark age and growth studies. *Fisheries Research* 98: 75–84.
- Tovar-Ávila, J. 2006. *Reproduction, Age Validation, Growth Determination and Effects of Fishing on the Port Jackson Shark (Heterodontus portusjacksoni) in South-Eastern Australia*. The Univeristy of Melbourne.
- Tovar-Ávila, J., K.C. Garcés-García & E.A. Zarza-Meza. 2014. Estimación del crecimiento del tiburón puntas negras , *Carcharhinus limbatus*, del Golfo de México con un enfoque estocástico. *Ciencia Pesquera* 22: 19–28.

- Tovar-Ávila, J., C. Izzo, T.I. Walker, J.M. Braccini & R.W. Day. 2009a. Assessing growth band counts from vertebrae and dorsal-fin spines for ageing sharks: Comparison of four methods applied to *Heterodontus portusjacksoni*. *Marine and Freshwater Research* 60: 898–903.
- Tovar-Ávila, J., C. Izzo, T.I. Walker, J.M. Braccini & R.W. Day. 2008. Dorsal-fin spine growth of *Heterodontus portusjacksoni*: a general model that applies to dorsal-fin spines of chondrichthyans? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 74–82.
- Tovar-Ávila, J., V.S. Troynikov, T.I. Walker & R.W. Day. 2009b. Use of stochastic models to estimate the growth of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, off eastern Victoria, Australia. *Fisheries Research* 95: 230–235.
- Tribuzio, C.A., G.H. Kruse & J.T. Fujioka. 2010. Age and growth of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Gulf of Alaska: analysis of alternative growth models. *Fisheries Research* 108: 119–135.
- Turrubiates Morales, J.R. 1990. *Edad, crecimiento y reproducción de Haliotis fulgens Philippi (1845)*, (Mollusca:Gastropoda) de Bahía Tortugas, B.C.S. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Instituto Politécnico Nacional.
- Walker, T.I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49: 553.
- Walker, T.I., R.A. Officer, J.G. Clement & L.P. Brown. 1995. *Southern Shark Age Validation: Part 1-Project Overview, Vertebral Structure and Formation of Growth-Increment Bands Used for Age Determination Final Report to Fisheries Research and Development Corporation (FRDC Project 91/037)*. Victoria. 40 pp.
- Wourms, J.P. & J. Lombardi. 1992. Reflections on the Evolution of Piscine Viviparity. *American Zoologist* 32: 276–293.
- Yamaguchi, A., T. Taniuchi & M. Shimizu. 2000. Geographic variations in reproductive parameters of the starspotted dogfish, *Mustelus manazo*, from five localities in Japan and in Taiwan. *Environmental Biology of Fishes*.
- Yigin, C.C. & A. Ismen. 2016. Age and Growth of Spiny Dogfish *Squalus acanthias* (Squalidae: Chondrichthyes) in the North Aegean Sea. *Pakistan Journal of Zoology* 48: 1185–1191.

Yudin, K.G. & G.M. Cailliet. 1990. Age and Growth of the Gray Smoothhound, *Mustelus californicus*, and the Brown Smoothhound, *M. henlei*, Sharks from Central California. *Copeia* 1990: 191.

Zarate-Rustrián, J. 2010. *Edad y crecimiento del tiburón martillo Sphyrna lewini (Griffith & Smith, 1834) en la costa sur de Oaxaca, México*. México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Instituto Politécnico Nacional. 1–59 pp.