

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en
Ecología Marina**

**Edad y crecimiento del tiburón perro (*Heterodontus francisci*)
en la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México.**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Ricardo Hazdrúbal Domínguez Reza

Ensenada, Baja California, México
2017

Tesis defendida por
Ricardo Hazdrúbal Domínguez Reza

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director de tesis

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dr. Marco Antonio De León Nava



Dra. María Lucila del Carmen Lares Reyes
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Ricardo Hazdrúbal Domínguez Reza** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Edad y crecimiento del tiburón perro (*Heterodontus francisci*) en la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México.

Resumen aprobado por:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director de tesis

La edad y el crecimiento son atributos que permiten estimar parámetros poblacionales necesarios para el análisis y manejo de poblaciones bajo explotación pesquera. Debido al poco conocimiento actual de *Heterodontus francisci* como especie de importancia comercial, este estudio tuvo como objetivo estimar los parámetros de edad y crecimiento de *Heterodontus francisci* con base en el análisis de vértebras y espinas dorsales de organismos capturados por la pesca artesanal de la laguna Ojo de Liebre. Durante el periodo de agosto de 2016 a julio de 2017 se obtuvieron un total de 535 vértebras y 56 espinas dorsales de *H. francisci* provenientes de la pesca artesanal de la zona. El intervalo de tallas de las hembras fue de 35 a 89 cm de Longitud Total (LT) y el de los machos de 25.4 a 77 cm de LT. Se probaron tres diferentes técnicas de tinción (Sin tinción, rojo de alizarina y cristal violeta) para mejorar la visibilidad de las bandas de crecimiento, siendo la técnica Sin tinción la más óptima para esta especie. Los métodos de validación semidirectos (Índice de Incremento Marginal y Análisis de borde) sugieren que existe un patrón anual en la depositación de las bandas de crecimiento. Se observó que hubo un mayor conteo de bandas de crecimiento en las vértebras con respecto a las espinas, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre lecturas. Se ajustaron los modelos no lineales más comúnmente utilizados para describir el crecimiento de tiburones: von Bertalanfy (en sus versiones de 2 y 3 parámetros) y Gompertz (2 y 3 parámetros). El modelo candidato que mejor se ajustó para machos fue von Bertalanfy de dos parámetros, estimando una $L_{\infty} = 69.05$ cm por debajo de la máxima observada, $k = 0.21$ y $L_0 = 34.74$ cm. En el caso de las hembras el modelo candidato que mejor se ajustó a los datos fue Gompertz de dos parámetros para las hembras, donde se estimó una $L_{\infty} = 86.29$ cm por debajo de la máxima observada, $k = 0.12$ y $L_0 = 37.84$ cm.

Palabras clave: Edad, Crecimiento, *Heterodontus francisci*, vértebras, espinas

Abstract of the thesis presented by **Ricardo Hazdrúbal Domínguez Reza** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Age and Growth of the horn shark (*Heterodontus francisci*) in Ojo de Liebre lagoon, Baja California Sur, Mexico

Abstract approved by:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Thesis Director

Age and growth are attributes that allow estimation of population parameters needed in the assessment and management of exploited populations. *Heterodontus francisci* is a species of increasing commercial importance, for which knowledge of its biology is scarce. Therefore, this study aimed to estimate the age and growth parameters of *Heterodontus francisci* based on the analysis of vertebrae and spines of organisms captured by the artisanal fishery of Ojo de Liebre lagoon, Baja California Sur, Mexico. Between August 2016 and July 2017, a total of 535 vertebrae and 56 dorsal spines of *H. francisci* were obtained from artisanal fisheries in the area. Female Total Length (TL) ranged between 35 and 89 cm, while males ranged from 25.4 to 77 cm of TL. Three different staining methods (without staining, alizarin red and crystal violet) were tested to improve the visibility of the growth bands, being the method without staining the best for this species. The semi-direct validation methods (Marginal Increment Index and Edge Analysis) suggest there is an annual pattern in the deposition of growth bands. We observed a higher count of growth bands in the vertebrae than the spines, However, no significant differences were found between readings ($p > 0.05$). The non-linear models most commonly used to describe the growth of sharks were adjusted: von Bertalanfy and Gompertz; each model was implemented with two and three parameters the candidate model that best fit the males was von Bertalanfy with two parameters, estimating an $L_{\infty} = 69.05$ cm, below the maximum observed TL, $k = 0.21$ and $L_0 = 34.74$ cm. In the case of females, the candidate model that best fit the data was Gompertz with two parameters, where an $L_{\infty} = 86.29$ cm was estimated below the maximum observed TL, $k = 0.12$ and $L_0 = 37.84$ cm.

Keywords: Age, Growth, *Heterodontus francisci*, vertebrae, spine

Dedicatoria

A mi familia (Gloria, Peter, Cary y Nana)

A mi mamá Bel (Sigues cumpliendo tu promesa)

Agradecimientos

Al Programa Nacional de Posgrado del CONACYT por el apoyo económico con el N° de beca 587114 para realizar mi posgrado

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, por darme la oportunidad de ser estudiante del Programa de Ecología Marina y continuar con mi crecimiento académico.

Al proyecto "Análisis de las pesquerías de elasmobranquios de la costa oeste de Baja California" perteneciente al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada por su apoyo económico para la realización de este trabajo.

Al Monterey Bay Aquarium por el financiamiento otorgado para realizar esta investigación.

A la Fundación Carlos Slim por el financiamiento otorgado para realizar esta investigación, a la Alianza WWF-Fundación Carlos Slim y a Pelagios Kakunjá, A.C. por la coordinación general del proyecto."

A la Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca por otorgarnos el Permiso de Pesca de Fomento número PPF/DGOPA-254/16 con número de folio 254/16.

Al Dr. Oscar Sosa Nishizaki por haberme aceptado, guiado y aguantado por tantos años. Encontré en usted un gran ejemplo y sobre todo un gran amigo. No tengo palabras para agradecer tanto.

A los miembros de mi comité el M en C. Vicente Ferrera Bertrina, Dr. Marco Antonio De León Nava y al Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera, por sus comentarios y aportaciones para la realización de este trabajo.

A la Exportadora de Sal S.A. de C.V. por el apoyo con los permisos requeridos para la realización de este estudio.

A todos los pescadores que nos apoyaron en los muestreos (Pitufo, Gera, Rodrigo, Davicho, Negro, Dienton, Chema, Lupillo, Lobo, Don Yeto, Pacorro, Chuta, Ojon y Osvaldo), gracias por hacer de nuestros muestreos

A Carmencita gracias por tu ayuda en la realización de este trabajo, pero sobre todo por tus enseñanzas, consejos y cuidados. Encontré en ti una segunda madre.

Al laboratorio de Ecología Pesquera, por haberme enseñado tanto y no frustrarse cuando estaba de preguntón. Emi, Luz, Elea, Cynthia, Rafa, Felipe, Zury, Oscar, Ginna, Luis, Nayel y Miranda. Gracias por el apoyo en las salidas de campo, por tantos momentos gratos a lo largo de mi estancia en el laboratorio, por que de todos ustedes he aprendido bastante.

A Masao por siempre estar para escucharme y aconsejarme en las grandes caídas que tuve a lo largo de estos dos años. Mil gracias carnal.

Al Dr. Erick Oñate por ayudarme a levantarme siempre que lo necesité.

A todos los miembros de Atlético Bacacho. Algún día levantaremos el trofeo, ya verán.

A todos mis compañeros de generación de Ecología Marina, gracias por hacer de estos dos años algo llevadero e inolvidable.

A mi familia, por siempre estar cuando los necesitaba, porque siguen y sé que seguirán apoyándome en el camino. Gracias en verdad, sin ustedes no podría haber llegado a donde estoy ahora. LOS AMO MUCHO.

A la mujer de mi vida (Isabel), GRACIAS...Este camino ha sido muy difícil, pero sin duda tu lo has hecho mucho más sencillo. Te amo mucho Mor

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	i
Resumen en inglés.....	ii
Dedicatorias.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Tabla de contenido.....	vi
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción	
1.1 Justificación	5
1.2 Hipótesis	6
1.3 Objetivos.....	7
1.3.1 Objetivo general	7
1.3.2 Objetivos específico.....	7
Capítulo 2. Metodología	
2.1 Área de estudio.....	8
2.2 Trabajo en campo.....	10
2.3 Trabajo de laboratorio.....	11
2.3.1 Pruebas de tinte y tiempo de tinción.....	11
2.3.2 Lecturas de Bandas de crecimiento en vértebras.....	12
2.4 Análisis de datos.....	14
2.4.1 Porcentaje del Acuerdo (PA).....	14
2.4.2 Porcentaje del Error Promedio (PEP).....	14
2.4.3 Coeficiente de Variación (CV)	15
2.4.4 Comparación entre lectores.....	15
2.4.5 Análisis del borde y el Índice de Incremento Marginal (IIM).....	15
2.4.6 Modelo de crecimiento.....	16
2.4.7 Selección del Modelo de crecimiento más adecuado.....	17

Capítulo 3. Resultados	
3.1 Distribución de frecuencias de tallas.....	19
3.2 Relación Peso Total (PT) - Longitud Total (LT).....	21
3.3 Pruebas de tinte y tiempo de tinción.....	22
3.4 Índices de precisión en las lecturas.....	25
3.5 Índice de incremento marginal (IIM).....	26
3.6 Verificación.....	28
3.7 Modelos de crecimiento.....	29
3.8 Estructura por edades.....	33
Capítulo 4. Discusión	
4.1 Composición de tallas	34
4.2 Pruebas de tinte y tiempo de tinción.....	34
4.3 Índices de precisión en las lecturas.....	35
4.4 Índice de incremento marginal (IIM) y análisis de borde.....	35
4.5 Comparación entre estructuras (vértebras contra espinas dorsales).....	36
4.6 Modelos de crecimiento.....	37
4.3 Xxxxxxxx.....	
Capítulo 5. Conclusiones	38
Literatura citada	39

Lista de figuras

Figura		Página
1	<i>Heterodontus francisci</i> (Girard, 1985; modificada de Compagno, 1984).....	8
2	Figura 2. Mapa de la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México (el punto rojo indica la localización del campo pesquero Las Casitas).....	9
3	Medidas morfométricas tomadas en muestreo de campo, en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México.....	10
4	Corte sagital de una vértebra de una hembra de <i>H. francisci</i> de 66 cm LT, capturado en abril de 2017. Radio de la vértebra(R), marca de nacimiento(MN), distancia del foco al último anillo totalmente formado rn-1.....	13
5	Frecuencia de tallas (cm) mensuales de <i>H. francisci</i> por sexos separados(hembras barras grises, machos barras negras) de las muestras colectadas en el periodo comprendido agosto del 2016 – Julio 2017.....	19
6	Relación entre el Peso Total y la Longitud Total para ambos sexos (hembras círculos grises, machos círculos negros) de <i>Heterodontus francisci</i>	21
7	Gráficos de regresiones lineales para las técnicas empleadas en las secciones cefálica y dorsal de la columna vertebral de <i>Heterodontus francisci</i>	24
8	Corte sagital de la vértebra de la sección dorsal bajo la técnica Sin Tinción de <i>Heterodontus francisci</i> (0.25mm de grosor), capturado en septiembre de 2016.....	25
9	Variación mensual del índice de incremento marginal promedio con su desviación estándar (puntos rojos) y porcentaje de tipo de borde en las vértebras de <i>H. francisci</i> capturados en la laguna Ojo de Liebre, BCS.....	27
10	Relación entre lecturas en vértebras y espinas dorsales de de <i>H. francisci</i> capturados en la laguna Ojo de Liebre, BCS.....	29
11	Curvas de crecimiento de los cuatro modelos ajustados a los datos de edad y longitud total para hembras de <i>H. francisci</i> capturadas en la laguna Ojo de Liebre, BCS.....	31
12	Curvas de crecimiento de los cuatro modelos ajustados a los datos de edad y longitud total para machos de <i>H. francisci</i> capturados en la laguna Ojo de Liebre, BCS.....	32

13	Gráfico de frecuencias por clases de edad de <i>H. francisci</i> (hembras barras grises, machos barras negras) de las muestras colectadas en el periodo comprendido agosto del 2016 – Julio 2017.....	33
----	---	----

Lista de tablas

Tabla	Página
1 Técnicas de tinción y tiempos de tinción en vértebras de <i>Heterodontus francisci</i> (con base en Cailliet <i>et al.</i> , 1983).....	11
2 Modelos de crecimiento individual ajustados a longitud-edad para individuos de <i>Heterodontus francisci</i> . L_{∞} = Longitud máxima pronosticada; k = tasa de crecimiento individual; t =tiempo; t_0 =tiempo en teórico en que la longitud es igual a cero y L_0 = Longitud teórica a la edad cero.....	17
3 Estadísticas descriptivas de las tallas de hembras, machos y sexos agregados por mes de <i>H. francisci</i>	20
4 Parámetros de las ecuaciones de las ecuaciones de la relación Peso Total- Longitud Total para ambos sexos	22
5 Valores de los analisis cuantitativos y cualitativos (Porcentaje de Acuerdo (PA, coeficiente de determinación (R^2), porcentaje de vértebras leídas) para las técnicas empleadas en la sección cefálica de la columna vertebral de <i>Heterodontus francisci</i> ..	23
6 Valores de los análisis cuantitativos y cualitativos (Porcentaje de Acuerdo (PA), coeficiente de determinación (R^2), porcentaje de vértebras leídas) para las técnicas empleadas en la sección dorsal de la columna vertebral de <i>Heterodontus francisci</i>	23
7 Valores de los análisis cualitativos. PA= Porcentaje de Acuerdo, PEP= Porcentaje del Error Promedio y CV= Coeficiente de Variación	26
8 Porcentaje de tipo de borde y promedio mensual del índice de incremento marginal en las vértebras de <i>H. francisci</i>	28
9 Longitud Total promedio con su desviación estándar por clase de edad para machos y hembras <i>H. francisci</i>	30
10 Parámetros de crecimiento de los cuatro modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad y crecimiento para hembras de <i>Heterodontus francisci</i> y criterio de selección (Akaike). VB2 y V3 Modelos de crecimiento de Von Bertalaffy de dos y tres parámetros. Gompertz 2 y Gompertz 3 modelos de crecimiento de Gompertz de dos y tres parámetros. L_{∞} = Longitud infinita, k = coeficiente de crecimiento individual, L_0 = longitud de nacimiento, t_0 =edad en la longitud cero, AIC= criterio de Akaike, AIC peso= pesos de Akaike y Δi = delta de Akaike.....	31

11 Parámetros de crecimiento de los cuatro modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad y crecimiento para machos de *Heterodontus francisci* y criterio de selección (Akaike). VB2 y V3 Modelos de crecimiento de Von Bertalaffy de dos y tres parámetros. Gompertz 2 y Gompertz 3 modelos de crecimiento de Gompertz de dos y tres parámetros. L_{∞} = Longitud infinita, k = coeficiente de crecimiento individual, L_0 = longitud de nacimiento, t_0 =edad en la longitud cero, AIC= criterio de Akaike, AIC peso= pesos de Akaike y Δ_i = delta de Akaike..... 32

Capítulo 1. Introducción

Determinar correctamente la edad de los organismos acuáticos es una de las tareas más importantes dentro de la biología pesquera. Con la edad se puede caracterizar la estructura por edades de la población, la edad de primera captura y la edad de primera madurez. Esto permite estimar los parámetros poblacionales necesarios para el análisis y manejo de las poblaciones bajo presión pesquera (Ehrhardt, 1981; Holden y Raitt, 1975; Natanson *et al.*, 2002; Goldman, 2005). Asimismo, la estimación de la edad es un componente esencial para poder calcular las tasas de crecimiento y mortalidad de una especie, así como su longevidad y productividad, permitiéndonos entender su historia de vida (Campana 2014). El estudio de las historias de vida provee una alternativa para la evaluación de las poblaciones de importancia pesquera con datos de captura limitados (Cortés, 1998).

Para el caso de México, la caracterización de los parámetros de las historias de vida de los elasmobranquios se puede considerar como una alternativa para la evaluación de las poblaciones, ya que no existe una información completa y/o detallada de la captura y el esfuerzo de sus pesquerías. La falta de esta información ha obstaculizado la realización de estudios pesqueros robustos para la evaluación de las poblaciones provocando que existan problemas para su manejo (Bizarro *et al.*, 2007).

Algunas de las estructuras calcificadas de los elasmobranquios desarrollan anillos estacionales, como resultado de su patrón de crecimiento. Los patrones de crecimiento en las estructuras calcificadas son producto de la acumulación de materiales de crecimiento calcificados, que son producidos conforme va aumentando la edad el organismo (Cailliet *et al.*, 2006). principalmente a la cantidad de alimento que el organismo consume y a que la energía producida sea asignada al crecimiento corporal (Holden y Raitt, 1975). La cantidad de alimento disponible dependerá de cuánto se encuentre dentro de su hábitat y cuánto pueda consumir, lo cual está altamente relacionado con la estrategia de alimentación, los procesos biológicos, y la productividad de la región (Goldman, 2005; Smith *et al.*, 2013).

Las estructuras que se han utilizado para determinar la edad en elasmobranquios son: 1) la espina dorsal (si es que la presenta), la cual presenta patrones de crecimiento en tres secciones: a) en el manto; b) sección esmaltada, la cual se encuentra en la superficie de la espina; y por último c) realizando un corte longitudinal en la estructura, se pueden observar patrones de crecimiento. Sin embargo, éstas sólo están presentes en tres familias (Squaliformes, Heterodontiformes y Chimaeriformes) (Clarke e Irvine, 2006); 2) Arcos neurales, los cuales presentan patrones de crecimiento que aumentan conforme a la longitud total

del organismo, esta estructura es utilizada en especies que presentan poca calcificación en las vértebras (Mcfarlane *et al.*, 2002); 3) espina caudal, esta estructura se puede utilizar para realizar la verificación con otra estructura (e.g. vértebras) y puede servir para los análisis de crecimiento en rayas sin necesidad de sacrificar al organismo (Cailliet *et al.*, 1986; Carrier *et al.*, 2004); y por último 4) vértebras, estas estructuras presentan bandas concéntricas de crecimiento, siendo la estructura mayormente utilizada para los análisis de crecimiento (Ridewood, 1921; Goldman, 2005).

Las vértebras son estructuras que presentan una matriz orgánica, la cual está constituida principalmente por colágeno y depositación de hidroxiapatita [$\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$] en conjunto con elementos traza, estas deposiciones ocurren estacionalmente y dependen de la disponibilidad y las condiciones físico-químicas en el ambiente durante el crecimiento del organismo. Se pueden identificar dos tipos de patrones de crecimiento en las vértebras cuando se observan bajo el microscopio que dependiendo de la concentración de calcio (Ca) y fósforo (P) pueden presentar a su vez, dos tipos de coloración (opacas y hialinas/traslucidas) (Urist, 1961). Las bandas opacas, son normalmente las bandas más anchas, ya que representan un mayor crecimiento debido a la mayor asimilación de nutrientes. Por lo contrario, las bandas hialinas/traslucidas son bandas más delgadas que representan un menor crecimiento. Estos procesos son determinados por la estacionalidad en la productividad del ambiente en el que los organismos se desarrollan (Urist, 1961; Campana, 2014).

Las propiedades ópticas de las vértebras presentan variaciones entre especies, cuando son preparadas para realizar una determinación de la edad. Estas variaciones están relacionadas con las propiedades ópticas de la composición de elementos, la fuente de luz utilizada, además de la metodología que se emplee para resaltar las bandas de crecimiento (Goldman, 2005; Cailliet *et al.*, 1986; Cailliet *et al.*, 2006). Se han utilizado diversas técnicas para resaltar los patrones de crecimiento, con el fin de mejorar la delimitación de las marcas y facilitar la lectura, y por lo tanto disminuir el error de interpretación. Las principales técnicas son: a) inmersión en alcohol, b) rojo de alizarin, c) nitrato de plata, d) cristal violeta, e) nitrato de cobalto, f) sulfuro de amonio, g) inmersión en aceite, h) microtopografía de grafito, i) radiografía y j) espectrofotometría (Cailliet *et al.*, 1983). Por lo que el éxito de la técnica empleada dependerá de la especie estudiada.

En los estudios de edad, diversos autores trabajan bajo el supuesto que la deposición de bandas en las vértebras ocurre de manera anual y son un indicador preciso de la edad. Sin embargo, en la actualidad para que este supuesto sea confiable, tiene que ser puesto a prueba (Cailliet *et al.*, 1983). Para ello es necesario realizar una validación de la temporalidad de la formación de las bandas de crecimiento.

Para la validación de la temporalidad de depositación en elasmobranchios existen diversos métodos, entre los cuales destacan: marcaje y recaptura, bomba de radiocarbono, frecuencia de tallas, análisis de incremento marginal, uso de químicos, liberación de organismos de edad conocida y marcaje en el medio, y el estudio de organismos en cautiverio bajo condiciones controladas con edad conocida (Cailliet *et al.*, 1986; Campana, 2001; Goldman, 2005).

La verificación por otro lado, se define como la confirmación de la edad estimada mediante la comparación de métodos diferentes; a través de dos estructuras de un mismo organismo, este proceso se puede realizar en teleósteos al comparar la edad estimada en los radios o espinas con la edad estimada en los otolitos (Goldman, 2005). En el caso de los elasmobranchios la verificación presenta una mayor dificultad debido a la ausencia de estructuras duras calcificadas. El lograr presentar reproducibilidad en las lecturas de los patrones de crecimiento en las estructuras es de suma importancia, por lo que se deben verificar las lecturas mediante dos lectores por separado con los mismos criterios de lectura. Esta estrategia se requiere para prevenir el sesgo que pueda existir en las estimaciones (Cailliet *et al.*, 2006).

El crecimiento de los organismos presenta un patrón, en el cual se puede observar la velocidad y constancia con la que el organismo alcanza una talla máxima en un tiempo determinado, así como los puntos de inflexión que se presenten a lo largo de él. Dicho proceso es posible describirse a partir de algoritmos matemáticos que parten de relaciones empíricas o bases teóricas dadas por procesos fisiológicos opuestos (Anabolismo y Catabolismo) (von Bertalanffy, 1938; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014). Existen una gran variedad de modelos de crecimiento y variaciones de ellos, sin embargo, los más usados para estimar los parámetros de crecimiento son el modelo de Gompertz (1825), con el cual se asume que existe un decremento en la tasa de crecimiento individual con relación a la edad, presentando una forma sigmoidea (Goldman, 2005) y el modelo de von Bertalanffy (1935), el cual asume que las condiciones ambientales son constantes y que el crecimiento está dado por procesos fisiológicos (Araya y Cubillos, 2006).

Heterodontus francisci (Girard 1985; figura 1) perteneciente a la familia Heterodontidae, comúnmente se le conoce como tiburón cornudo o tiburón perro, es una especie demersal que se encuentra comúnmente entre los 0 – 15 m de profundidad, pero su rango de presencia abarca desde el intermareal hasta al menos hasta 150 m, en ambientes como fondos rocosos, lechos de algas hasta fondo arenoso (Compagno, 2001). Se tiene registrado que esta especie presenta una talla máxima registrada de 122 cm (Compagno 1984). Sus características físicas distintivas son la presencia de presentar espinas en ambas aletas dorsales, donde la primera aleta dorsal se origina sobre la base de las pectorales, el patrón

de coloración con pequeños puntos más oscuros que el resto del cuerpo. Su distribución va desde California, EUA hasta el Golfo de California en México, abarca aguas subtropicales y cálidas del Pacífico Este y probablemente en Ecuador y Perú.

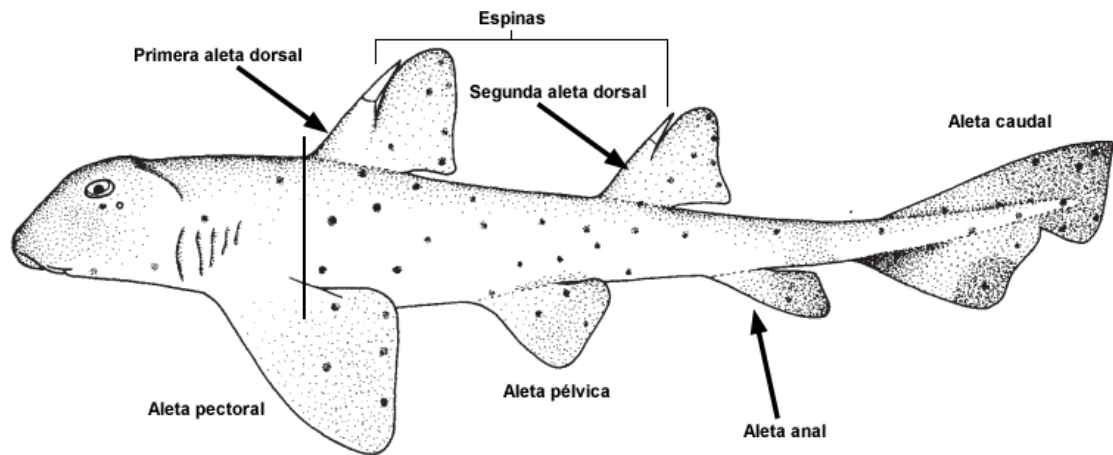


Figura 1. *Heterodontus francisci* (Girard, 1985; modificada de Compagno, 1984).

Estudios sobre edad y crecimiento sobre *H. francisci* han sido prácticamente nulos, sin embargo, se han realizado análisis en especies muy similares tal es el caso del estudio de Clarke e Irvine (2006) quienes realizaron una descripción de la espina dorsal en el orden Heterodontiformes, y concluyeron que las zonas donde se observan con mejor claridad los patrones de crecimiento son la zona esmaltada y la zona interna de las estructuras. Tovar-Ávila y colaboradores (2007) en un estudio de edad y crecimiento con *Heterodontus portjacksoni* realizaron variaciones en la tasa de crecimiento individual (k) del modelo de von Bertalanffy, utilizando diferentes distribuciones de probabilidad. En el que mencionan que existen diferencias significativas entre el crecimiento entre sexos (hembras: $L_{\infty} = 1337$ mm, $k = 0.059$, $t_0 = 5.294$ y Machos: $L_{\infty} = 1125$ mm, $k = 0.075$, $t_0 = 4.944$) y que *H. portjacksoni* es una especie que presenta un crecimiento rápido en los primeros estadios de vida además de ser una especie relativamente longeva (35 años para hembras y 28 machos).

En otro estudio realizado por Tovar-Ávila y colaboradores (2009) con *H. portjacksoni*, donde analizaron la espina de la aleta dorsal y las vértebras de la sección cercana al cráneo, sugieren que esa sección presenta mayor tamaño y por lo tanto mayor claridad en las lecturas. Ellos concluyeron que la

estructura con mejores cualidades de lectura son las espinas. Y que un par de bandas conforman un anillo, el cual se forma anualmente.

Heterodontus francisci está considerado como una especie poco utilizada para alimento, a nivel nacional, sin embargo, sus juveniles pueden llegar a ser comercializados vivos para abastecer el mercado de los acuarios (Castellanos-Betancur et al., 2013). No obstante, en la laguna Ojo de Liebre esta especie forma parte importante en la captura de la pesca artesanal, representando el 32% de la captura total de elasmobranquios para el 2015 (Sosa-Nishizaki et al. 2015). Son pocos los estudios sobre la biología de esta especie y carece de medias específicas para su manejo como recurso. El presente trabajo pretende analizar los parámetros de edad y crecimiento, con el fin de aumentar el estado del conocimiento biológico de *H. francisci* en la laguna Ojo de Libre y con ello contribuir con información suficiente para futuros planes de manejo a nivel específico.

1.1 Justificación

Los tiburones como recursos pesqueros en México han sido manejados como un solo grupo de especies. Son muy pocas las medidas de regulación a nivel de especie, y si las hay son principalmente para prohibir su pesca, como es el caso del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), tiburón ballena (*Rhincodon typus*), tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*), entre otros (DOF 2007). Una de las principales causas de estas regulaciones generales es la ausencia de información de la biología de cada una de las especies de tiburón que se capturan en aguas mexicanas. Una determinación precisa y exacta de la edad de los organismos nos permite estimaciones de calidad del crecimiento y otras tasas vitales, como la mortalidad natural y la longevidad, y es esencial para el éxito en el manejo pesquero (Goldman, 2005). Por lo que este estudio seguramente contribuirá con información biológica básica para la especie, con la esperanza de que pueda ser utilizada en el manejo pesquero de *Heterodontus francisci*.

1.2 Hipótesis

- La edad de *Heterodontus francisci* se verá representada en la depositación de bandas de crecimiento en las vértebras y espinas dorsales, las cuales tendrán un patrón anual.
- *Heterodontus francisci* presenta el mismo número de bandas de crecimiento tanto en las vértebras como en las espinas dorsales.
- Existen *diferencias en el crecimiento entre sexos de Heterodontus francisci*.

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo general

Estimar los parámetros de edad y crecimiento de *Heterodontus francisci* con base en el análisis de vértebras y espinas dorsales de organismos capturados por la pesca artesanal de Laguna Ojo de Liebre

1.3.2. Objetivos específicos

- Establecer qué sección de la columna es la más adecuada para realizar la lectura de bandas de crecimiento.
- Determinar que técnica de tinción permite un mayor porcentaje de lectura de los patrones de crecimiento en las vértebras
- Realizar un estudio de validación de la temporalidad de la formación de las bandas de crecimiento a través del análisis del crecimiento marginal de la estructura.
- Estimar la edad de *Heterodontus francisci* utilizando bandas de crecimiento depositadas en las vértebras y las espinas dorsales.
- Determinar si existen diferencias entre las curvas de crecimiento entre sexos.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

La Laguna Ojo de Liebre (figura 2) cuenta con un área de aproximada de 446 km² y se localiza en el noroeste de Baja California Sur. Es una laguna somera con presencia de canales con profundidades mayores a 20 metros cercanos a la costa (Gutiérrez de Velasco, 2000). Esta zona fue decretada como Reserva de la Biosfera en el 2000 (DOF, 1988,2000). Se caracteriza por ser una laguna hipersalina debido a que no recibe aporte de agua dulce comportándose como un antiestuario La laguna presenta zonas con presencia de rocas, no obstante, la mayor parte de la laguna presenta sedimentos que van de finos a muy finos, con presencia de lodos y arcillas en el interior de la laguna (Gutiérrez de Velasco, 2000).

La vegetación en la laguna está predominada por *Zostera marina*, la cual forma praderas en las cuales también hay presencia de otras especies de flora, tales como: *Salicornia pacifica*, *Spartina foliosa*, *Ruppia marítima*, *Ulva lactuca* y *Eteromorpha spp* (León *et al.*, 1991; Águila-Ramírez, 1998; Bermudez-Almada, 2003).

La ictiofauna presente en la laguna se puede agrupar en tres categorías ecológicas: residentes estuarinos, migrantes marinos y marinos. Ésta pertenece a la provincia zoogeográfica San Diagan, la cual se abarca desde Punta Concepción, California, EUA, hasta Bahía Magdalena, BCS, México (Horn *et al.* 2006).

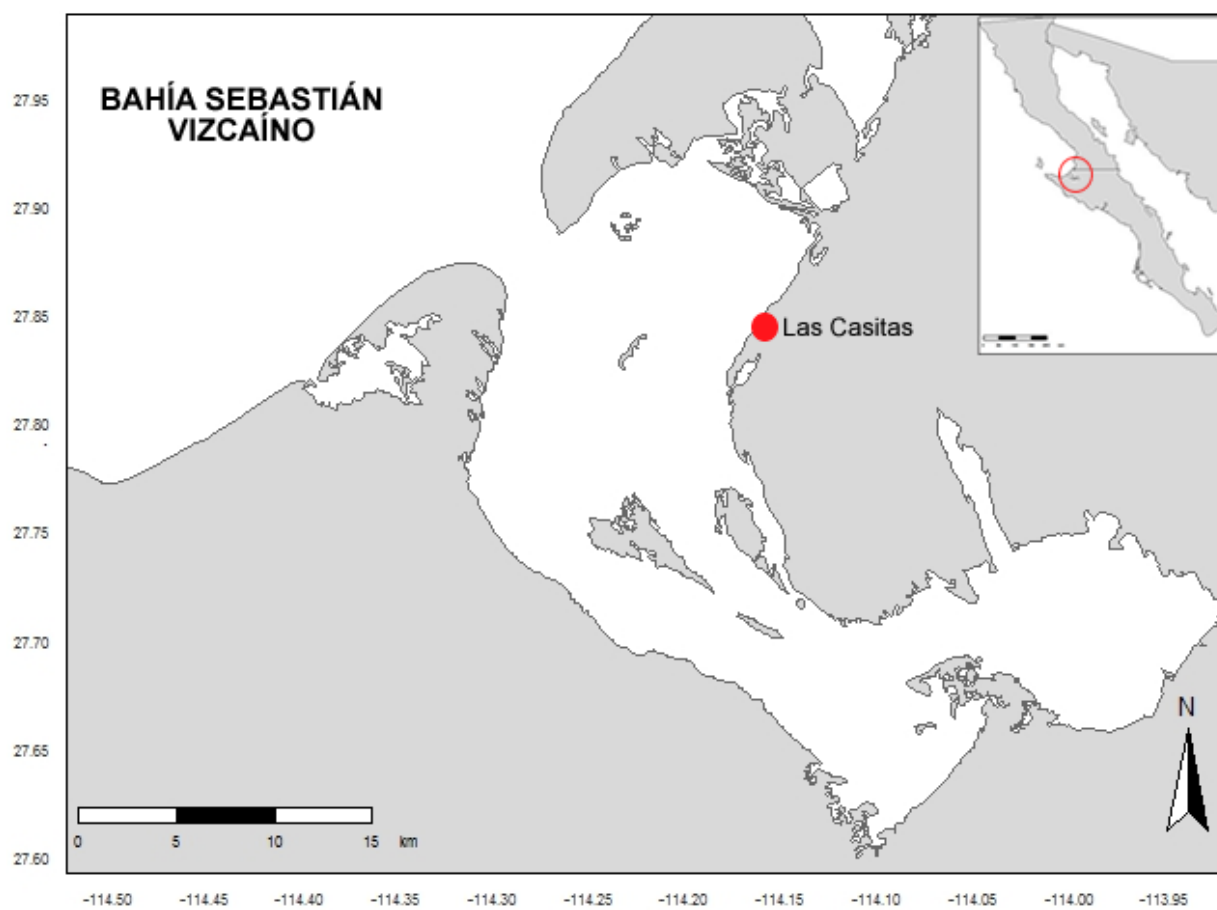


Figura 2. Mapa de la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México (el punto rojo indica la localización del campo pesquero Las Casitas).

2.2 Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensuales durante un ciclo anual de agosto de 2016 a julio de 2017 en Laguna Ojo de Liebre, B.C.S. Se muestrearon por los menos 30 organismos por mes, provenientes de la pesca artesanal de esta región con base en el campo pesquero Las Casitas. A dichos organismos se les realizaron biometrías con las siguientes medidas: a) sexo; b) longitud total (LT); c) longitud alterna (LA); d) longitud del clasper (LCLP) (en el caso de los machos) y e) peso (figura 3).

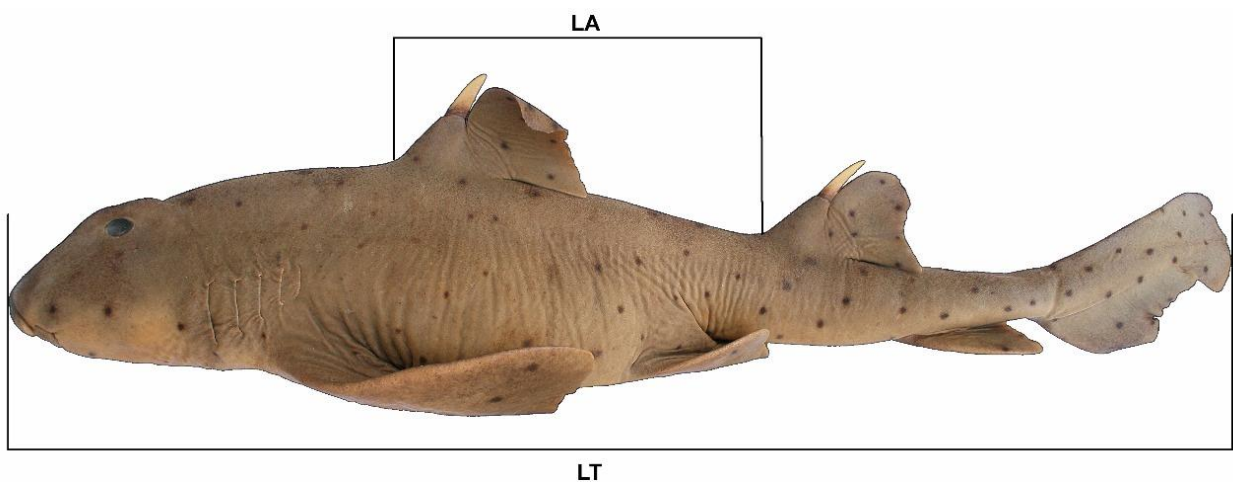


Figura 3. - Medidas morfométricas tomadas en muestreo de campo, en la laguna Ojo de Liebre, B.C.S., México

Además, se les extrajo el conjunto de vértebras de la sección cefálica y dorsal de la columna vertebral. Para verificar la determinación de edad con base en dos estructuras, se extrajo la espina de la primera aleta dorsal completa de una sub muestra de 56 organismos del mes de septiembre. Las muestras fueron guardadas en bolsas de plástico herméticas, etiquetadas (ID, LT, peso, sexo, localidad) y congeladas hasta su procesamiento en el laboratorio de Ecología Pesquera de Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) en Baja California.

2.3 Trabajo de laboratorio

Las vértebras se limpiaron con apoyo de un bisturí, y una vez limpias fueron sumergidas en peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 3% durante 20 minutos para eliminar el tejido remanente. Posteriormente, las vértebras completas se dejaron secar sobre un papel absorbente por un periodo de 24 horas.

2.3.1 Pruebas de tinte y tiempo de tinción

Una vez secas, se realizaron cortes sagitales en las vértebras completas de las secciones cefálicas y dorsal de 10 organismos. Los cortes se realizaron mediante una cortadora de baja velocidad ISOMET (Buehler) con navaja de diamante con un grosor de 0.25 mm. Una vez hechos los cortes, se probaron tres técnicas de tinción, con el fin de determinar cuál de ellas permitía una mejor lectura (Tabla 1). Todos los cortes fueron fijados en portaobjetos de vidrio con resina Cytoseal para facilitar su manipulación y su posterior observación en el microscopio.

Tabla 1.- Técnicas de tinción y tiempos de tinción en vértebras de *Heterodontus francisci* (con base en Cailliet *et al.*, 1983)

TINCIÓN	TIEMPO EN MINUTOS
SIN TINCIÓN (PULIDO)	N/A
CRISTAL VIOLETA	10, 12
ROJO DE ALIZARINA	20, 35

Estos cortes se observaron en el laboratorio con un microscopio estereoscópico y fotografiados con una cámara digital (Nikon 5300). Las fotografías fueron analizadas mediante dos observadores con el fin de disminuir el error. Se realizaron análisis cuantitativos y cualitativos (sección 2.4).

Las espinas fueron sumergidas en agua a 100 °C por 5 minutos con el fin de despegar el tejido y se limpió con un bisturí el tejido restante. La parte esmaltada de las espinas fue leída directamente o por medio de un microscopio estereoscópico cuando era necesario.

2.3.2 Lecturas de Bandas de crecimiento en vértebras

Una vez definido la técnica de tinción se realizaron cortes sagitales en vértebras de 534 organismos en la sección seleccionada con un grosor de 0.25 mm mediante una cortadora de baja velocidad ISOMET (Buehler) con navaja de diamante. Todos los cortes fueron fijados en portaobjetos de vidrio con resina Cytoseal para facilitar su manipulación.

Los cortes sagitales fueron observados mediante un microscopio estereoscópico y fotografiados con una cámara digital (Nikon 5300). Las lecturas de las secciones de las vértebras fueron realizadas a través de fotografías por dos observadores (figura 4). Con el fin de disminuir el error, uno de los observadores fue entrenado para realizar las lecturas.

Para poder realizar el análisis de Incremento Marigal (ver más adelante), a cada fotografía de un corte sagital vertebral se le midió el radio vertebral desde el foco hasta los tres puntos siguientes: 1) marca de nacimiento; 2) penúltimo anillo formado y 3) borde (figura 4).

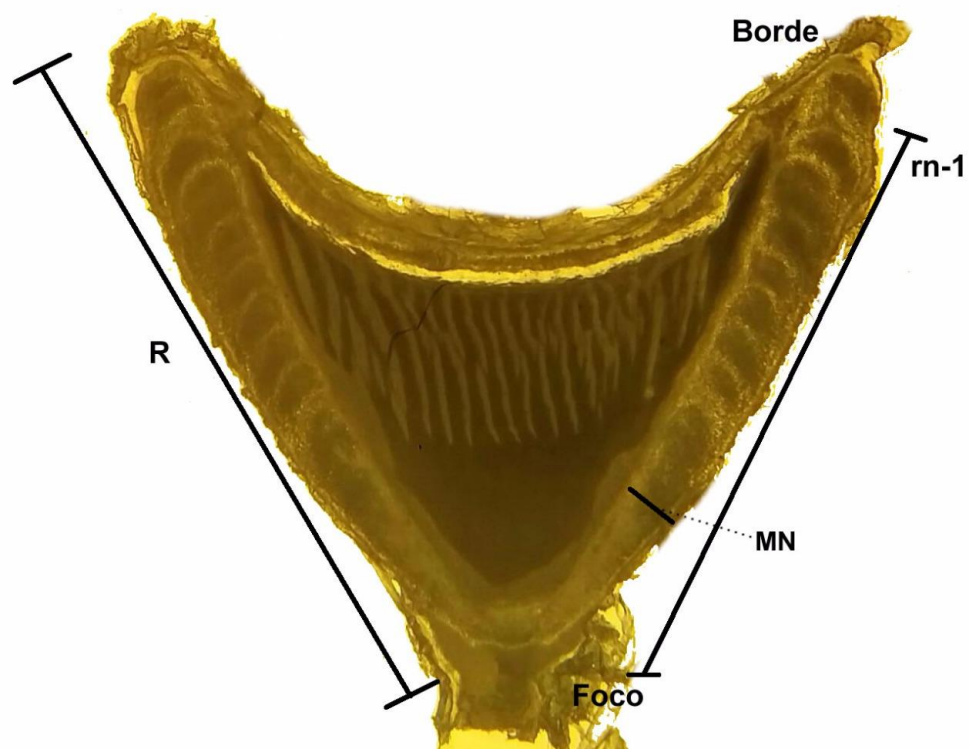


figura 4. Corte sagital de una vértebra de una hembra de *H. francisci* de 66 cm LT, capturado en abril de 2017. Radio de la vértebra(R), marca de nacimiento(MN), distancia del foco al último anillo totalmente formado rn-1

2.4 Análisis de datos

2.4.1 Porcentaje del Acuerdo (PA)

Se estimó la precisión entre lectores mediante la estimación del Porcentaje del Acuerdo, el cual está dado por la siguiente ecuación:

$$PA = \frac{(LI)}{(TL)} * 100$$

donde; LI= Número de lecturas iguales; TL=Total de lecturas realizadas. PA evalúa la precisión y la reproducibilidad que existe entre la lectura de bandas de crecimiento (Goldman, 2005).

2.4.2 Porcentaje del Error Promedio (PEP)

Se estimó el Porcentaje del Error Promedio, para estimar el porcentaje del error entre lectores (Goldman, 2005). Está dado por la siguiente ecuación:

$$PEP = \frac{1}{R} \sum_{I=1}^R \frac{(x_{ij} - x_j)}{x_j}$$

donde; R= Número de veces que se determinó la edad por muestra; x_{ij} = La i-ésima determinación de edad del j-ésimo organismo; x_j = Edad promedio calculada para el j-ésimo organismo

2.4.3 Coeficiente de Variación (CV)

El Coeficiente de Variación busca estimar la diferencia absoluta entre lecturas de la edad producida por un lector o entre lectores (Chang, 1982).

$$CV = \sqrt{\frac{(\sum (X_{ij} - X_j)^2)}{\frac{R(R-1)}{X_j}}} \times 100$$

donde; R= Número de veces que se determinó la edad por muestra; x_{ij} = La i-ésima determinación de edad del j-ésimo organismo; x_j = Edad promedio calculada para el j-ésimo organismo

2.4.4 Comparación entre lectores

Se realizó un T-student con la finalidad de observar si existen diferencias significativas entre las lecturas entre lectores. En los tratamientos que no se cumplieron supuestos, se realizó una prueba no paramétrica Mann-Whitney (M-W). Por último, se realizaron regresiones lineales para comparar las lecturas entre el lector uno y el lector dos con el fin de comparar los coeficientes de determinación (R^2) y poder determinar cual tratamiento tenía menor diferencia entre lectores.

2.4.5 Análisis del borde y el Índice de Incremento Marginal (IIM)

Se utilizaron dos métodos de validación semidirectos, el análisis del borde y el Índice de Incremento Marginal (IIM, Natanson et al. 1995). En el análisis del borde se caracterizó ópticamente el margen de los cortes vertebrales, registrando la proporción mensual de organismos con un margen opaco (y la

proporción contraria hialina). Para el IIM se aplicó la siguiente ecuación con base en las mediciones indicadas:

$$IMR = \frac{(RV - R_n)}{(R_n - R_{n-1})}$$

donde; RV= Radio de la vértebra (distancia del foco a el margen de la vértebra); R_n = Distancia del foco a la última banda o par de bandas completa; R_{n-1} = Distancia del foco a la penúltima banda o par de bandas completa. Se estimó el IIM de manera mensual y se espera que, si hay valores iguales a uno, las bandas de crecimiento (banda opaca y banda hialina) están totalmente formada mientras que valores cercanos a cero, la banda opaca apenas está en formación

2.4.6 Modelo de crecimiento

El crecimiento se modeló utilizando los dos modelos no lineales más comúnmente utilizados para describir el crecimiento de tiburones: von Bertalanfy (en sus versiones de 2 y 3 parámetros) y Gompertz (2 y 3 parámetros) (Tabla 2). Los modelos se ajustaron mediante la paquetería no-lineal model del software R en R Studio (R Core Development Team, 2017).

Tabla 2.- Modelos de crecimiento individual ajustados a longitud-edad para individuos de *Heterodontus francisci*. L_∞ = Longitud máxima pronosticada; k= tasa de crecimiento individual; t=tiempo; t_0 =tiempo en teórico en que la longitud es igual a cero y L_0 = Longitud teórica a la edad cero

Nombre	Ecuación
von Bertalanfy tres parametros(VBGM-3)	$LT = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$
von Bertalanfy dos parametros(VBGM-2)	$LT = L_\infty - (L_\infty - L_0)(e^{-kt})$
Gompertz tres parametros (GMZ-3)	$LT = L_\infty * e(1 - e^{-k(t-t_0)})$
Gompertz dos parámetros (GMZ-2)	$LT = L_\infty \times \left[e \left[\ln \left[\frac{L_\infty}{L_0} \right] \times (1 - e^{-kt}) \right] \right]$

2.4.7 Selección del Modelo de crecimiento más adecuado

Para determinar el modelo que describe mejor crecimiento de *H. francisci* se utilizó el criterio de Akaike (AIC por sus siglas en inglés) (Akaike, 1973). El cual estima cual es el modelo calculado más cercano a los datos reales mediante la distancia de Kull-back-Leiber (Katsanevakis y Maravelias, 2008). El modelo que presente un AIC menor es el modelo que mejor describe el crecimiento individual (Caillet *et al.*, 2006). El AIC está dado por la siguiente ecuación:

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

donde $-\ln L$ es el logaritmo natural negativo de verosimilitud estimado por una función logarítmica de versomilitus; θ = número de parámetros estimados en cada modelo candidato de crecimiento.

Para estimar el soporte estadístico con el que cuentan los modelos candidatos se calculan las diferencias de AIC definidas mediante la siguiente ecuación.

$$\Delta i = AIC_{c,i} - AIC_{c,min}$$

donde $AIC_{c,min}$ es el modelo candidato con el valor de AIC más bajo (modelo de mejor ajuste); $AIC_{c,i}$ es el valor de los demás modelos de crecimiento candidatos (Katsanevakis y Maravelias, 2008)

Por último, para estimar cuantitativamente la diferencia entre cada modelo candidato, se utilizó el peso de AIC (w_i) el cual está dado por la siguiente ecuación.

$$w_i = \frac{\exp(-0.5 \times \Delta i)}{\sum_{k=1}^n \exp(-0.5 \times \Delta i)}$$

Capítulo 3. Resultados

3.1 Distribución de frecuencias de tallas.

Durante el periodo de agosto de 2016 a julio de 2017 se obtuvo un total de 618 tiburones perro, *Heterodontus francisci*, provenientes de la pesquería artesanal de Laguna Ojo de Liebre, BCS. Las hembras tuvieron un intervalo de tallas de 35 a 89 cm ($\bar{X}=66.23 \pm 11.11$), mientras que los machos presentaron un intervalo de 25.4 a 77 cm ($\bar{X}= 60.26 \pm 8.75$) (figura 4, Tabla 3). La proporción de sexos de los organismos colectados fue casi de 1:1 ($\chi^2= 0.069 p>0.05$).

Siendo el mes de septiembre en que el que se obtuvieron organismos que representaron casi todos los intervalos de tallas (n=62).

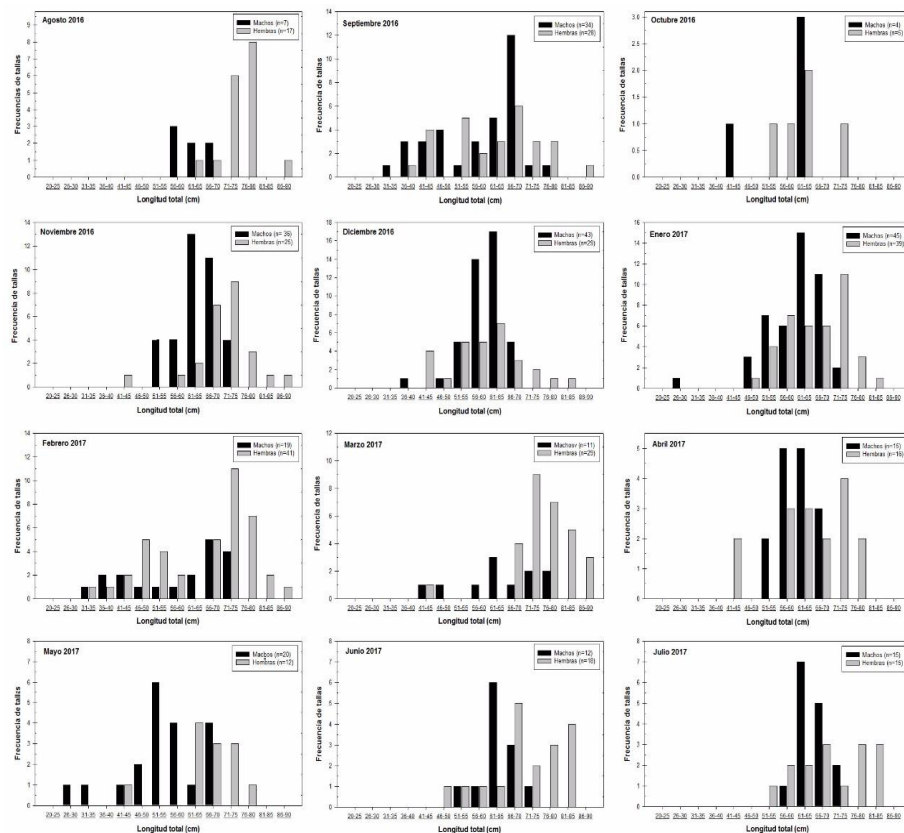


Figura 5. Frecuencia de tallas (cm) mensuales de *H. francisci* por sexos separados (hembras barras grises, machos barras negras) de las muestras colectadas en el periodo comprendido agosto del 2016 – Julio 2017

Tabla 3. Estadísticas descriptivas de las tallas de hembras, machos y sexos agregados por mes de *H. francisci*

ESTADÍSTICAS DESCRIPTIVAS	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO
HEMBRAS PROMEDIO	65.62±4.43	61.09±13.55	61.64±8.61	70.34±8.46	58.96±9.94	65.51±8.28	64.84±13.79	75.26±8.64	64.73±10.45	66.31±9.20	70.27±10.41	70.09±9.96
INTERVALOS DE TALLAS	54.6-76	35.8-88.5	51.4-73.3	43-87	41.13-80.7	50-80.2	35-86	41.8-89	43.5-80	42.6-79.5	48-83.6	55-84
MACHOS PROMEDIO	61.07±4.00	57.74±11.28	58.65±10.97	63.57±6.00	59.67±5.56	60.18±8.00	58.16±13.88	63.93±10.99	60.73±5.01	54.11±11.02	63.56±4.77	65.06±3.75
INTERVALOS DE TALLAS	56.2-67.2	34.4-77	42.2-64.5	51-74	38-69.3	30-73.2	34.2-75	43.5-76.4	51.5-69.5	25.4-70	54.5-72	58.6-72
AGRUPADOS PROMEDIO	64.26±4.72	59.08±12.21	60.31±2.43	66.34±7.80	59.38±7.57	62.62±8.47	62.73±14.06	72.12±10.55	62.70±8.27	58.68±11.85	67.59±9.13	67.58±7.82
INTERVALOS DE TALLAS	54.6-76	34.4-88.5	42.2-73.3	52.5-87	38-80.7	30-80.2	34.2-86	41.8-89	43.5-80	25.4-79.5	48-83.6	55-84

3.2 Relación Peso Total (PT) - Longitud Total (LT).

Se estimó la relación entre Peso Total (PT) - Longitud Total (LT) para cada sexo (Tabla 4, Fig. 6), debido a que existen diferencias significativas de la relación PT – LT entre sexos (ANCOVA, $F=963.6$; $p<0.001$). Los exponentes de los modelos (b, Tabla 4) fueron cercanos a tres, lo que sugiere un crecimiento de tipo isométrico en ambos sexos de *H. francisci*.

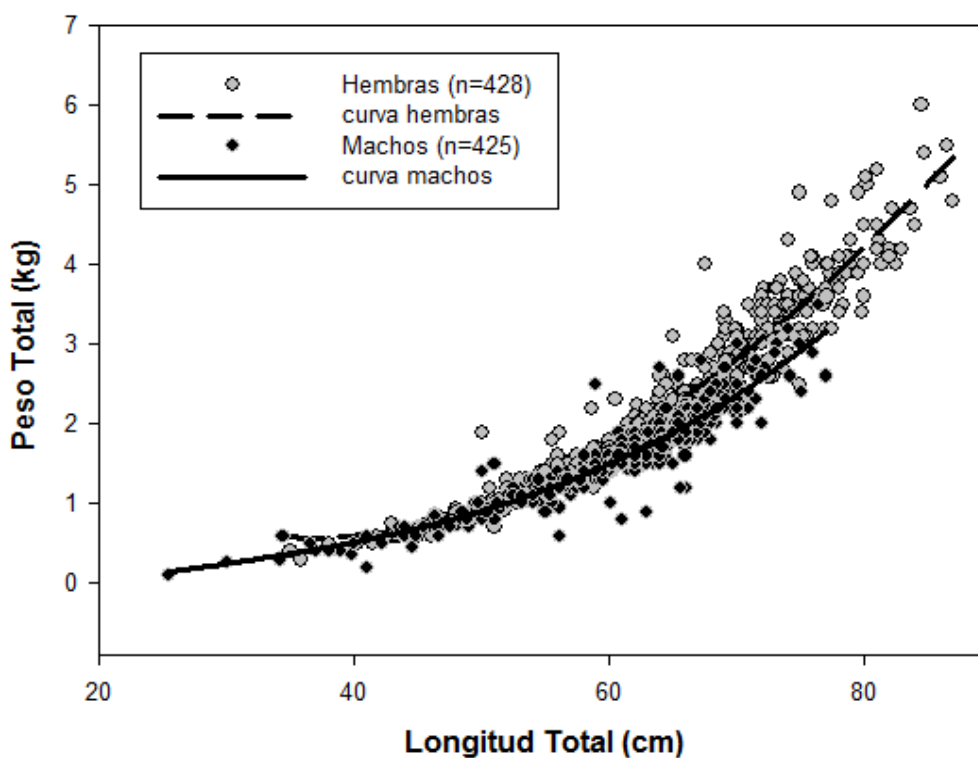


Figura 6.- Relación entre el Peso Total y la Longitud Total para ambos sexos (hembras círculos grises, machos círculos negros) de *Heterodontus francisci*

Tabla 4.- Parámetros de las ecuaciones de la relación Peso Total- Longitud Total para ambos sexos

Parámetros	a	b	R ²	N
Hembras	5×10^{-6}	3.14	0.92	428
Machos	1×10^{-5}	2.92	0.87	425

3.3 Pruebas de tinte y tiempo de tinción

De las tres técnicas utilizadas, se descartó el cristal violeta aplicado en las vértebras de las secciones dorsal y cefálica, debido a que saturaron de tinte los cortes haciéndolos no funcionales para las lecturas.

El valor más alto de Porcentaje de Acuerdo (PA) lo presentaron la sección cefálica con Rojo de Alizarina a 35 minutos y la sección dorsal Sin Tinción (30% en ambos casos). Por otro lado, la sección que presentó mayor porcentaje de lectura, fue la sección dorsal Sin Tinción con un 100% de lectura, seguido de la sección dorsal con Rojo de Alizarina a 35 minutos y la sección cefálica Sin tinción (Tabla 5 y 6).

En todos los casos no existen diferencias significativas entre lectores ($p > 0.05$) por lo que la comparación entre coeficientes de determinación es posible, presentando los valores más altos la sección dorsal con una $R^2 = 0.97$, seguido de la sección cefálica Sin Tinción y con Rojo de Alizarina a 35 minutos con una $R^2 = 0.93$ (figura 7).

Debido a que todas las muestras del presente trabajo fueron obtenidas de la pesca artesanal de la laguna Ojo de Liebre, se optó por trabajar sólo con las vértebras cefálicas y la técnica Sin Tinción ($R^2 = 0.93$), debido a que se generaba menos daño a los organismos que los pescadores posteriormente utilizaban, a pesar de que los resultados sugieren que la mejor técnica es Sin tinción en la sección dorsal (figura 8).

Tabla 5.- Valores de los análisis cuantitativos y cualitativos (Porcentaje de Acuerdo (PA, coeficiente de determinación (R^2), porcentaje de vértebras leídas) para las técnicas empleadas en la sección cefálica de la columna vertebral de *Heterodontus francisci*

Cefalicas					
Tinte	Tiempo (minutos)	PA (%)	%Leídas	R^2	P valor
Sin tinción	N/A	20	95	0.93	0.93
Cristal Violeta	10	0	75	N/A	N/A
Cristal Violeta	12	0	65	N/A	N/A
Rojo de Alizarina	20	10	95	0.83	0.28
Rojo de Alizarina	35	30	90	0.93	0.68

Tabla 6. - Valores de los análisis cuantitativos y cualitativos (Porcentaje de Acuerdo (PA), coeficiente de determinación (R^2), porcentaje de vértebras leídas) para las técnicas empleadas en la sección dorsal de la columna vertebral de *Heterodontus francisci*

Dorsales					
Tinte	Tiempo (minutos)	PA (%)	%Leídas	R^2	P valor
Sin tinción	N/A	30	100	0.97	0.43
Cristal Violeta	10	0	45	N/A	N/A
Cristal Violeta	12	0	65	N/A	N/A
Rojo de Alizarina	20	0	90	0.73	1
Rojo de Alizarina	35	20	95	0.8	0.85

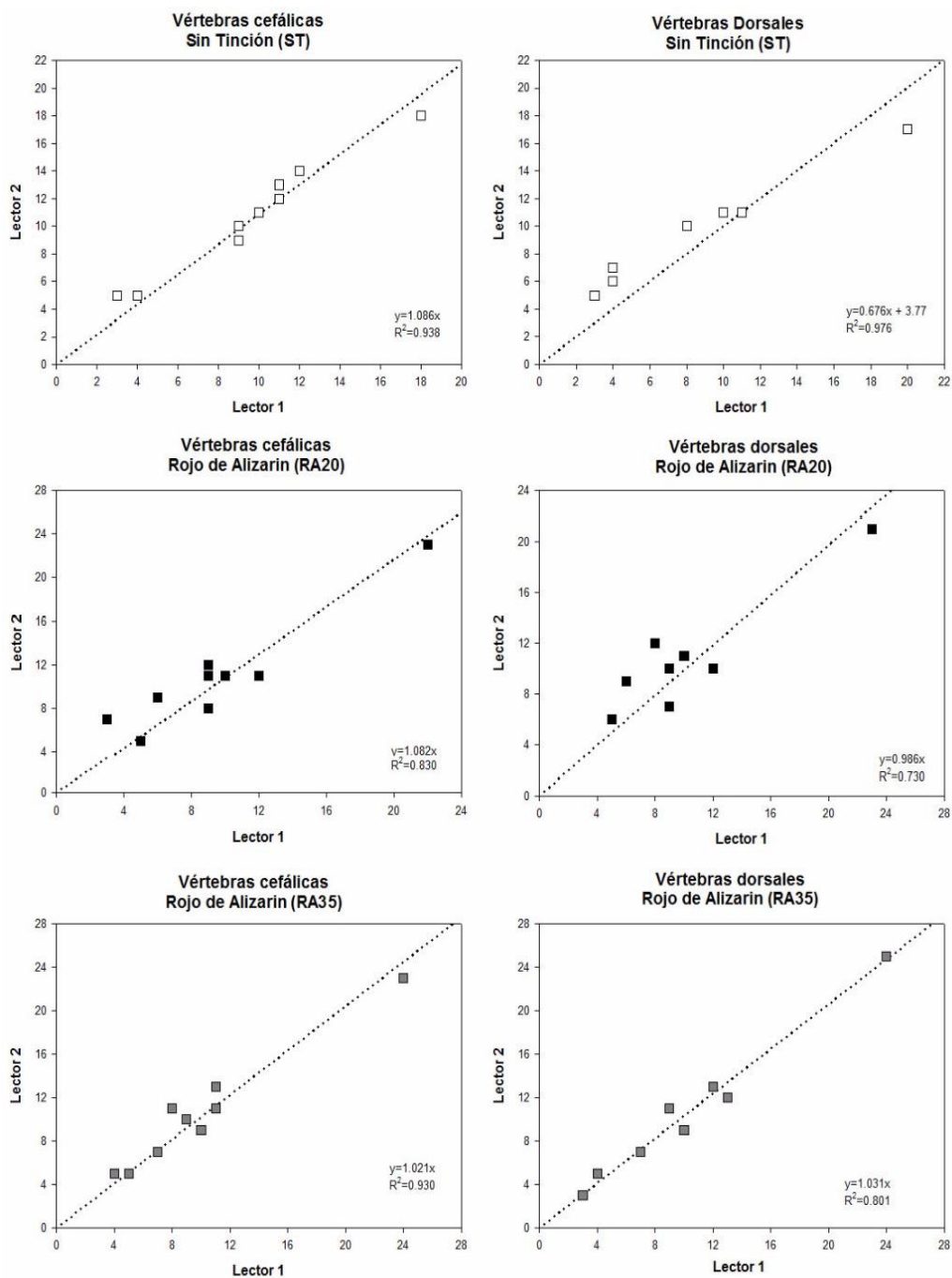


figura 7.- Gráficos de regresiones lineales para las técnicas empleadas en las secciones cefálica y dorsal de la columna vertebral de *Heterodontus francisci*.

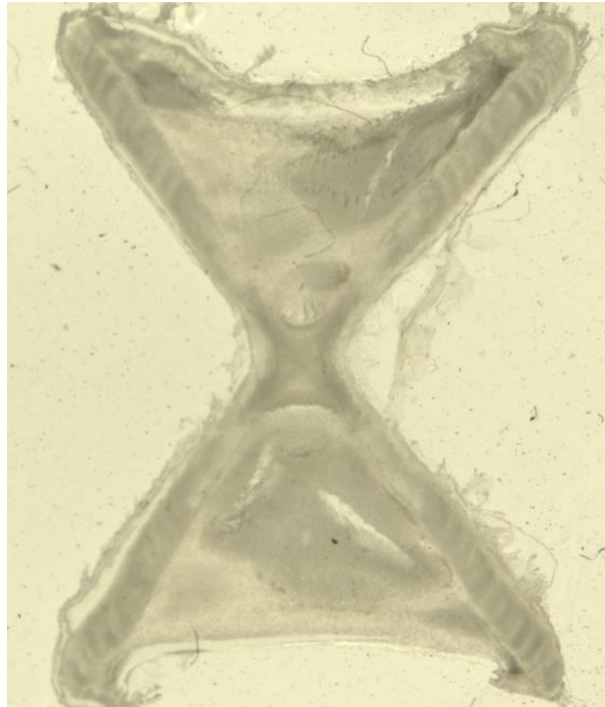


figura 8.- Corte sagital de la vértebra de la sección dorsal bajo la técnica Sin Tinción de *Heterodontus francisci* (0.25mm de grosor), capturado en septiembre de 2016.

3.4 Índices de precisión en las lecturas

Los índices de precisión calculados (PA, PEP y CV) entre los dos lectores se enlistan en la Tabla 7. El porcentaje de acuerdo (PA) más bajo fue para las lecturas del mes de febrero (56.36%) y el más alto para el mes de mayo (92.59). Se puede asumir que no existe sesgo sistemático en las lecturas debido a que los valores obtenidos del Porcentaje del Error Promedio (PEM) y el Coeficiente de variación (CV) son relativamente bajo (12.15 y 34.3, respectivamente).

Tabla 7.- Valores de los análisis cualitativos. PA= Porcentaje de Acuerdo, PEP= Porcentaje del Error Promedio y CV= Coeficiente de Variación

Mes	PA	PEP	CV
ago-16	86.95	0.25	3.81
sep-16	70.83	2.77	26.41
oct-16	77.77	0.33	2.37
nov-16	82.97	0.73	4.09
dic-16	60.27	3.94	16.65
ene-17	75.93	2.76	1.42
feb-17	56.36	2.33	3.43
mar-17	75.67	0.43	1.87
abr-17	58.62	1.14	1.36
may-17	92.59	0.08	1.71
jun-17	80	0.20	2.11
jul-17	90	0.23	4.54
Ciclo anual	80.54	12.15	34.3

3.5 Índice de incremento marginal (IIM)

Los valores del más altos del índice de incremento marginal (IIM) se presentaron en los meses de octubre, noviembre, diciembre y enero (0.88, 0.98, 0.99 y 0.98, respectivamente) mientras que los más bajos se presentaron en abril, junio, julio y agosto (0.61, 0.70, 0.69 y 0.63, respectivamente) (Tabla 8). El análisis de varianza corroboró que existen diferencias significativas ($F=5.06$, $p<0.05$) entre los valores mensuales promedio del IIM. Mediante una prueba posteriori (Tukey) se encontró que dichas diferencias se encuentran en otoño e invierno con respecto a primavera y verano.

Por otro lado, en el análisis del tipo de borde se observó un mayor porcentaje de borde hialino en los meses de otoño e invierno (noviembre, diciembre, enero y febrero) y un mayor porcentaje de borde opaco en meses de primavera y verano (abril, julio y agosto) (Tabla 8, figura 9). Lo que sugiere que existe un patrón anual en la depositación de las bandas de crecimiento.

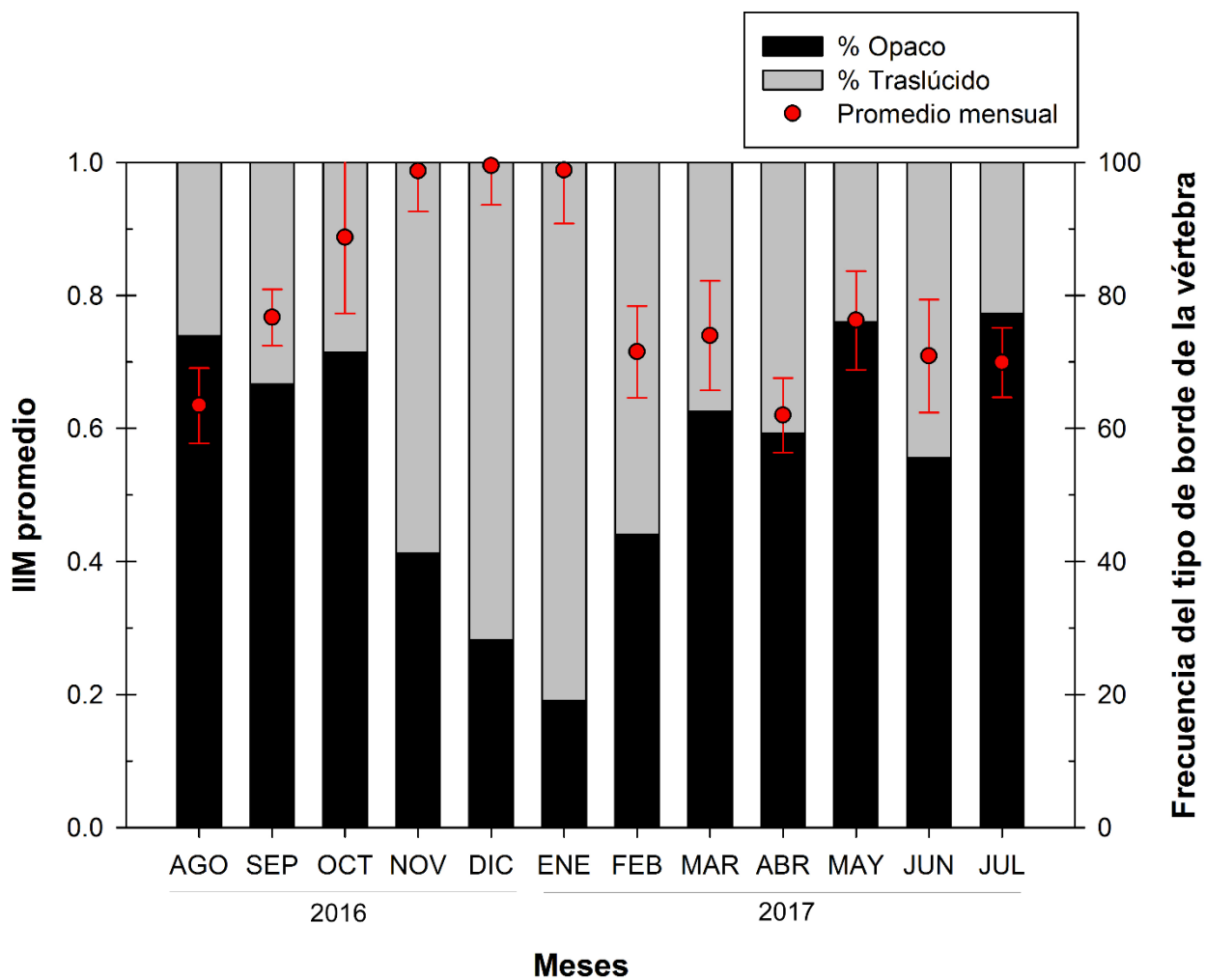


Figura 9.-Variación mensual del índice de incremento marginal promedio con su desviación estándar (puntos rojos) y porcentaje de tipo de borde en las vértebras de *H. francisci* capturados en laguna Ojo de Liebre, BCS.

Tabla 8.- Porcentaje de tipo de borde y promedio mensual del índice de incremento marginal en las vértebras de *H. francisci*.

Mes	IIM promedio	Error Estándar
Agosto 2016	0.63	0.0564
Septiembre 2016	0.76	0.0424
Octubre 2016	0.88	0.1142
Noviembre 2016	0.98	0.061
Diciembre 2016	0.99	0.0588
Enero 2017	0.98	0.0956
Febrero 2017	0.71	0.0689
Marzo 2017	0.73	0.0824
Abril 2017	0.61	0.0561
Mayo 2017	0.76	0.0742
Junio 2017	0.70	0.0847
Julio 2017	0.69	0.0525

3.6 Verificación

Se puede observar en la figura 5 como existe un mayor conteo de bandas en las vértebras con respecto a las espinas. Sin embargo, los patrones de crecimiento en ambas estructuras (vértebras y espinas dorsales) presentan una relación en la depositación ($r^2=0.78$, $p<0.05$) (figura 10). Dicha correlación se corroboró con un análisis de varianza donde se encontró que no existen diferencias significativas entre las lecturas en ambas estructuras ($F=0.65$, $p>0.05$).

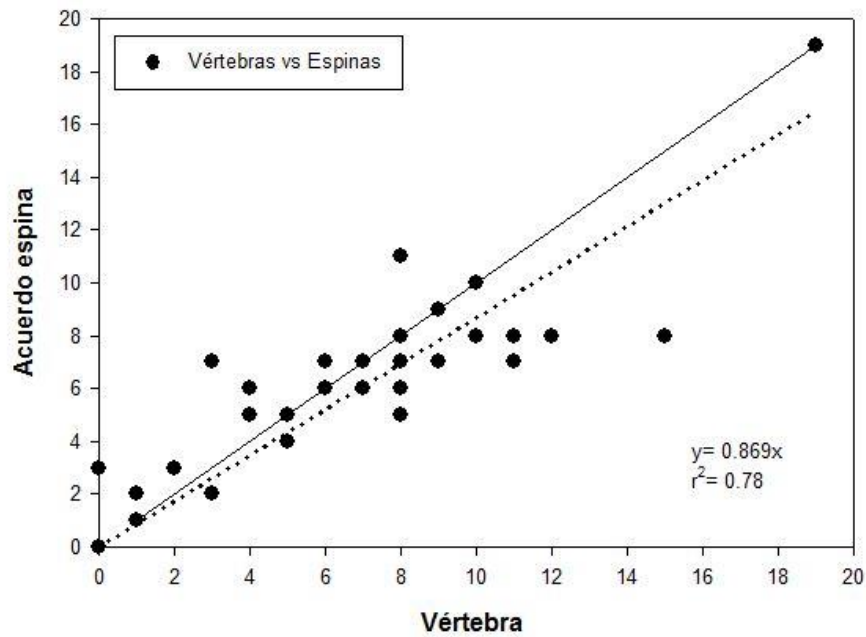


Figura 10.- Relación entre lecturas en vértebras y espinas dorsales de *H. francisci* capturados en laguna Ojo de Liebre, BCS.

3.7 Modelos de crecimiento

Debido a que el índice de incremento marginal sugirió que existe depositación anual de bandas de crecimiento, se procedió a calcular las edades a partir del conteo de bandas hialinas. En la Tabla 9 se puede observar las tallas promedio correspondientes a cada clase de edad para machos y hembras. Mediante un Análisis de Varianzas se encontró que existen diferencias significativas en la edad ($F=10.97$, $p<0.001$) y el crecimiento ($F=21.76$, $p<0.001$) entre machos y hembras de *H. francisci*.

Según el criterio de información de Akaike los modelos que presentaron mejor ajuste a los datos fueron modelos von Bertalandffy de dos y tres parámetros (VB2 y VB3) y Gompertz de dos y tres parámetros (G2 y G3) para machos y hembras, respectivamente (Machos= 1225.44, Hembras= 1475.46 en ambos modelos) (Tabla 10 y Tabla 11). Ambos modelos presentaron valores de Δi 0 – 1, lo que indica que ambos modelos tienen soporte estadístico alto, por lo que son buenos candidatos para describir el crecimiento de *Heterodontus francisci*.

Siguiendo el principio de parsimonia se puede decir que el modelo que mejor se ajusta en ambos sexos es el VB2 para machos y G2 para hembras. Por lo tanto, para las hembras se estimó una $L_{\infty}=86$. por debajo de la máxima observada, una $k=0.12$ y $L_0=37.84$. En el caso de los machos se estimó una $L_{\infty}=68.38$ por debajo de la máxima observada, una $k=0.25$ y $L_0=35.89$. Para ambos sexos se subestimaron el parámetro de L_{∞} y sobreestimaron el parámetro L_0 .

Tabla 9.- Longitud Total promedio con su desviación estándar por clase de edad para machos y hembras *H. francisci*.

Edad	Talla promedio			
	Machos	n	Hembras	n
0	29.70 ± 6.08	2	-	-
1	41.84 ± 5.40	11	41.80 ± 2.63	12
2	47.97 ± 2.94	6	49.50 ± 4.27	4
3	52.27 ± 4.73	7	57.45 ± 10.77	9
4	51.15 ± 4.48	4	56.70 ± 12.08	6
5	57.23 ± 4.52	13	53.22 ± 1.85	7
6	60.65 ± 4.95	20	58.18 ± 7.16	15
7	60.43 ± 4.63	27	65.88 ± 5.56	16
8	63.57 ± 3.73	28	62.97 ± 6.60	24
9	62.72 ± 4.13	24	68.39 ± 6.71	17
10	64.15 ± 4.53	20	67.89 ± 8.92	19
11	64.34 ± 6.06	11	68.79 ± 4.57	20
12	67.42 ± 3.63	18	74.13 ± 5.65	26
13	64.35 ± 4.93	6	72.84 ± 4.72	7
14	70.25 ± 6.72	2	75.37 ± 6.03	16
15	67.54 ± 6.85	5	75.28 ± 5.44	18
16	71.63 ± 3.66	4	77.15 ± 4.67	10
17	-	-	79.50 ± 9.90	2
18	-	-	81.35 ± 5.34	4
19	-	-	88.51	1
21	-	-	78.00	1
22	-	-	75.00	1

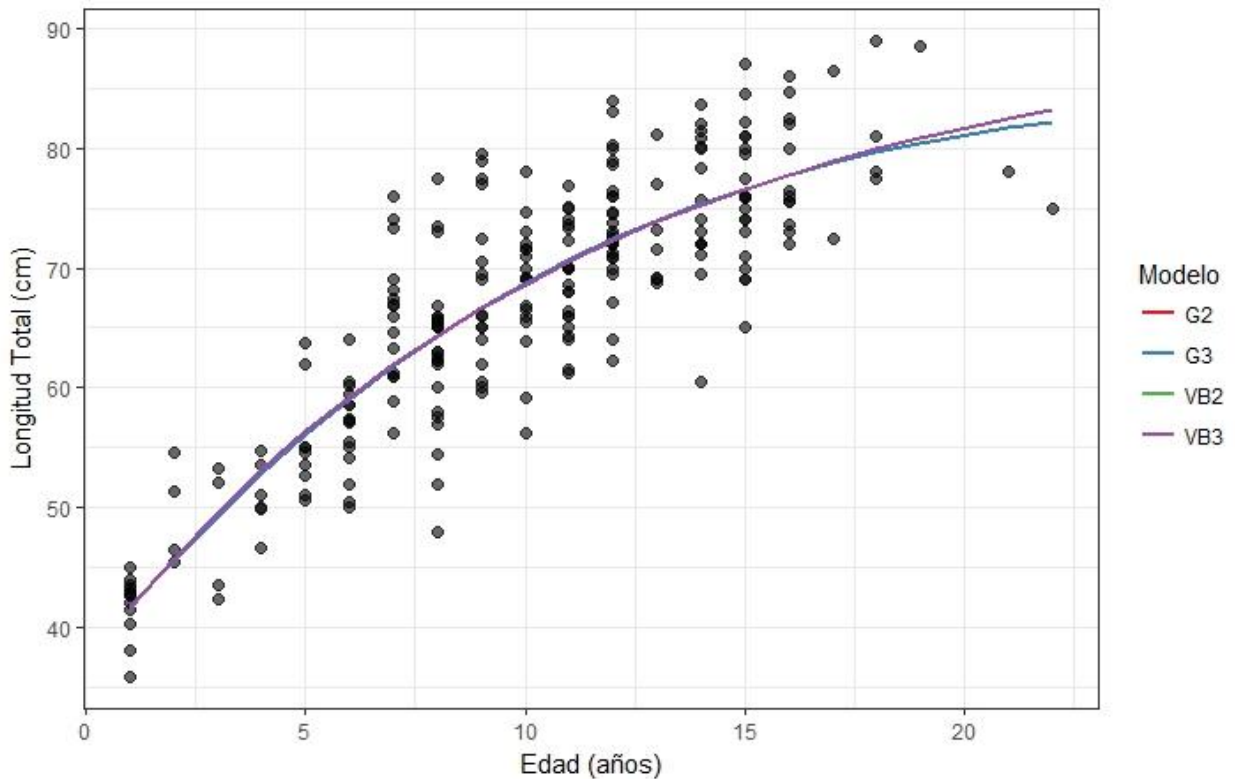


Figura 11. Curvas de crecimiento de los cuatro modelos ajustados a los datos de edad y longitud total para hembras de *H. francisci* capturadas en la laguna Ojo de Liebre, BCS

Tabla 10.- Parámetros de crecimiento de los cuatro modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad y crecimiento para hembras de *Heterodontus francisci* y criterio de selección (Akaike). VB2 y V3 Modelos de crecimiento de Von Bertalffy de dos y tres parámetros. Gompertz 2 y Gompertz 3 modelos de crecimiento de Gompertz de dos y tres parámetros. L_{∞} = Longitud infinita, k = coeficiente de crecimiento individual, L_0 = longitud de nacimiento, t_0 =edad en la longitud cero, AIC= criterio de Akaike, AIC peso= pesos de Akaike y Δi = delta de Akaike

	L_{∞}	k	t_0/L_0	AIC	AIC peso	Δi
Gompertz 2	86.29	0.12	37.84	1475.46	0.3	0.00
Gompertz 3	86.29	0.12	-1.49	1475.46	0.3	0.00
VB2	90.73	0.08	36.94	1476.28	0.2	0.82
VB3	90.73	0.08	-5.86	1476.28	0.2	0.82

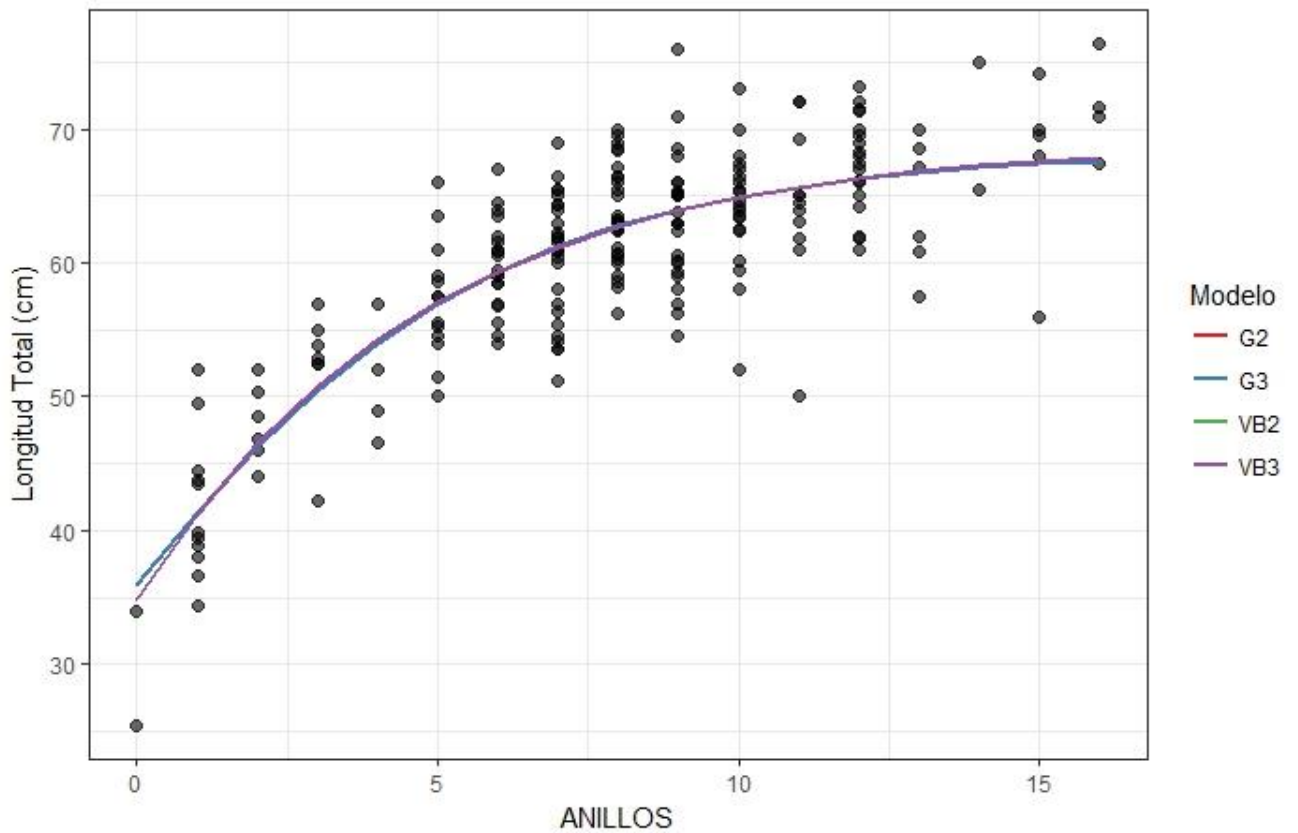


Figura 12. Curvas de crecimiento de los cuatro modelos ajustados a los datos de edad y longitud total para machos de *H. francisci* capturados en la laguna Ojo de Liebre, BCS.

Tabla 11.- Parámetros de crecimiento de los cuatro modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad y crecimiento para machos de *Heterodontus francisci* y criterio de selección (Akaike). VB2 y V3 Modelos de crecimiento de Von Bertalaffy de dos y tres parámetros. Gompertz 2 y Gompertz 3 modelos de crecimiento de Gompertz de dos y tres parámetros. L_{∞} = Longitud infinita, k = coeficiente de crecimiento individual, L_0 = longitud de nacimiento, t_0 =edad en la longitud cero, AIC= criterio de Akaike, AIC peso= pesos de Akaike y Δi = delta de Akaike

	Lmax	k	t0/L0	AIC	AIC peso	Δi
VB2	69.05	0.21	34.76	1225.44	0.33	0
VB3	69.05	0.21	-3.33	1225.44	0.33	0
Gompertz 2	68.38	0.25	35.89	1227.47	0.12	2.03
Gompertz 3	68.38	0.25	-1.74	1227.47	0.12	2.03

3.8 Estructura por edades

De los 443 individuos muestreados y de acuerdo con la metodología realizada en este estudio la mayor parte de estos se encuentran en un intervalo de edades de entre 6 y 15 años. Mientras que la edad mínima encontrada fue de 0 años (dos machos) y la máxima de 22 años (una hembra) (Tabla 9 y figura 13).

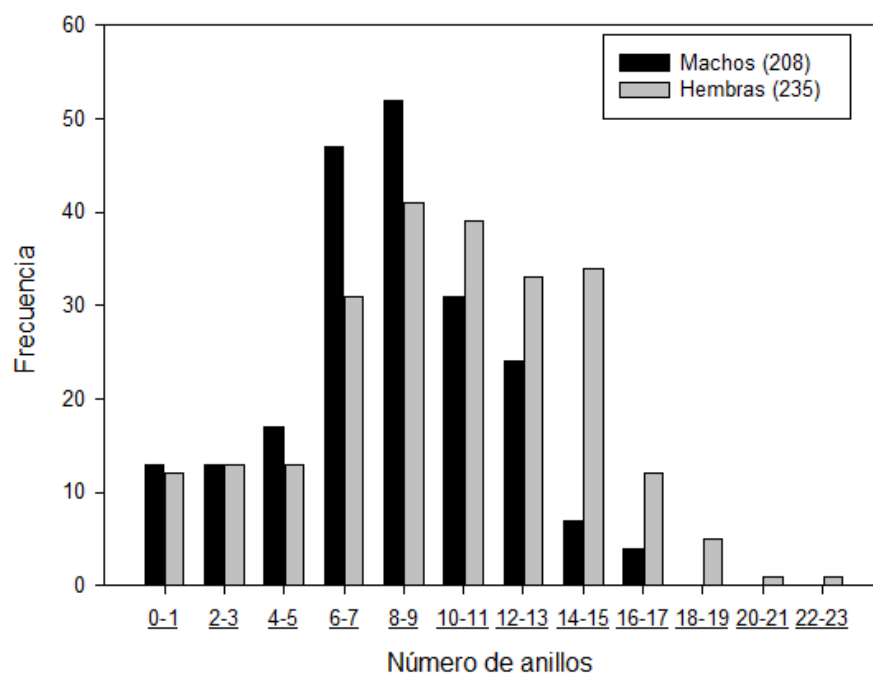


figura 13. Gráfico de frecuencias por clases de edad de *H. francisci* (hembras barras grises, machos barras negras) de las muestras colectadas en el periodo comprendido agosto del 2016 – Julio 2017.

Capítulo 4. Discusión

Para los pescadores artesanales que operan en la laguna Ojo de Liebre, el tiburón *Heterodontus francisci* se ha tornado un importante recurso pesquero (Sosa-Nishizaki et al. 2015). La información biológica de esta especie es muy escasa a lo largo de su distribución en el océano Pacífico orioental, y sobre todo en aguas mexicanas. Este es el primer estudio de edad y crecimiento de *Heterodontus francisci*, el cual busca aportar información base sobre la historia de vida de la especie.

4.1 Composición de tallas

En este estudio la especie *Heterodontus francisci* estuvo presente en las capturas de la pesca artesanal en laguna Ojo de Liebre, BCS durante el ciclo anual que fue cubierto por este estudio. Se observó una diferencia entre los tamaños máximos de hembras y machos, alcanzando las hembras un tamaño mayor que los machos, lo cual es común en el orden de los Heterodontiformes (Ebert et al. 2013). Este orden solo contiene una sola familia, la Heterodontidae, con un solo género, *Heterodontus*. Ebert y colaboradores (2013) describen que *H. francisci*, presenta esta diferencia de tamaño entre los sexos, al igual que una diferencia entre la distribución entre los sexos y estadios de desarrollo. Tovar-Avila y colaboradores (2007) en un estudio realizado en Victoria, Australia, reportan diferencias entre tallas en las capturas de una especie del mismo género (*H. postusjacksoni*), siendo las hembras las que presentaron tallas mayores con respecto a los machos, lo coincide con lo observado en este estudio. Este cambio en las tallas podría deberse a procesos biológicos principalmente la reproducción (Cailliet y Goldman, 2004).

4.2 Pruebas de tinte y tiempo de tinción

De las tres técnicas de tinción utilizadas en el presente estudio se descartaron las vértebras teñidas con Cristal Violeta debido a su bajo porcentaje de lecturas. Esto también lo mencionan en diversos estudios en donde se sugiere que el éxito de la técnica de tinción utilizada depende de la especie en la que se empleó, debido a que la calcificación en las estructuras de los elasmobranquios varía con respecto al ambiente donde habiten y su actividad metabólica (Cailliet et al., 1983; Cailliet, 1990; Goldman, 2005).

A pesar de que los resultados obtenidos en la comparación entre técnicas sugieren que el uso de la sección dorsal sin teñir es la óptima para la realización de las lecturas, en este estudio se utilizó la sección cefálica sin tinción, debido a la facilidad de extracción en campo y porque además se ocasionaba un menor daño a los tiburones pescados para no alterar su calidad de venta.

4.3 Índices de precisión en las lecturas

Los valores obtenidos del Porcentaje del Error Promedio (PEM) y el Coeficiente de Variación (CV) son relativamente bajos, lo que sugiere que las lecturas no presentan errores sistemáticos y por lo tanto son confiables para la estimación de la edad de *H. francisci*. Estos resultados difieren de lo reportado por Tovar-Ávila y colaboradores (2009) donde los CVs estimados no exceden el 15%. Sin embargo, los valores (>10%) son comunes en los estudios de edad y crecimiento de tiburones (Campana, 2001). Sin embargo, estos análisis de precisión presentan subjetividad debido a que dependen de diferentes factores, tales como, experiencia de los lectores, calidad de la foto, entre otros (Cailliet y Goldman 2004).

Por otro lado, a pesar de que el valor de Porcentaje del Acuerdo (PA) entre lectores alto, diversos autores mencionan que el PA carece de precisión debido a que este puede variar entre especies, así como entre estadios de vida de la misma especie (Campana, 2001).

4.4 Índice de incremento marginal (IIM) y análisis de borde

En el análisis del Índice de Incremento Marginal si los resultados son cercanos a cero sugieren que la banda está en formación y, por lo contrario, si los valores son cercanos a uno, la banda está finalizando su proceso de formación (Cailliet, 1990; Campana, 2001; Cailliet y Goldman, 2004). En este estudio debido a que los meses que presentaron valores más altos del IIM fueron los meses de invierno, se sugiere que la finalización de la formación de un par de bandas ocurre en dichos meses. Por otro lado, en el análisis del tipo de borde se observó un mayor porcentaje de borde hialino en los meses de otoño e invierno. Por tanto, la depositación de bandas de crecimiento en *H. francisci* podría ocurrir de manera anual como se ha reportado para otras especies de tiburones (Cailliet, 1990; Buble, et. al. 2011). Sin embargo, Campana (2001) menciona que, aunque el IIM es uno de los métodos más usados debido a su bajo costo, es uno de

los más difíciles de realizar debido y que este debe de ser restringido a organismos de la misma clase de edad.

Aunque en la literatura se reporta que los valores del IIM van de 0 a 1, en este estudio se presentaron valores mayores a uno en distintos organismos en todos los meses de muestreo. Estos resultados pueden deberse a que existe un sesgo debido a la mezcla en edades y en sexos de los organismos estudiados (Lessa et al., 2006; Campana, 2014). Lo que sugiere que se utilicen otros métodos para la validación de la periodicidad de depositación (e.g. Marcajes químicos).

4.5 Comparación entre estructuras (vértebras contra espinas dorsales)

Ambas estructuras (espinas dorsales e vértebras) presentaron bandas de crecimiento visibles. Sin embargo, las lecturas de patrones de crecimiento en las vértebras son mayores con respecto a las de las espinas dorsales. Esta diferencia puede ser debido a que las espina en los Heterodontiformes tienen función de defensa y en muchas ocasiones puede presentar desgastes y por lo tanto provocar una subestimación en las lecturas de bandas de crecimiento (Maysey, 1979). Lo mismo se reporta en otros estudios con *Squalus sucklei* donde concluyen que la subestimación provocada por el desgaste crea un error en la estimación de los parámetros de crecimiento de la especie (Ketchen, 1974; Beamish y McFarlane 1985).

4.6 Modelos de crecimiento

Existen distintos modelos de crecimiento que buscan obtener el mejor ajuste a los datos y poder describir de una manera adecuada el crecimiento de una especie determinada (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014). No obstante, los modelos más utilizados para describir el crecimiento en peces han sido: von Bertalanffy y Gompertz (Cailliet y Goldman, 2004).

En el presente estudio los modelos que mejor se ajustaron fueron von Bertalanffy (dos y tres parámetros) y Gompertz (dos y tres parámetros) para machos y hembras, respectivamente. Sin embargo, se seleccionaron las versiones de dos parámetros de ambos modelos para describir el crecimiento de *H.*

francisci, debido a que en el modelo de tres parámetros el valor de t_0 es un valor ajustado desconocido y se recomienda sustituir por la longitud de nacimiento (L_0), dado que esta al tener un mayor significado biológico se cree que genera un mayor ajuste con los datos observados (Carlson *et al.*, 2003; Cailliet *et al.*, 2006; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014). Además, basado en el principio de parsimonia, el AIC que busca penalizar la cantidad de parámetros de cada uno de los modelos, sugiere que los mejores modelos candidatos para describir el crecimiento de *H. francisci* son el von Bertalanffy de dos parámetros y Gompertz de dos parámetros para machos y hembras, respectivamente.

Branstter (1990) menciona que si la tasa de crecimiento individual (k) en los modelos presenta valores de entre 0.05 a 0.1 son especies de crecimiento lento, 0.1 a 0.2 especies de crecimiento moderado y entre 0.2 y 0.5 especies de crecimiento rápido. Por lo tanto, las tasas calculadas para este estudio, sugieren que los machos presentan un crecimiento rápido, a diferencia de las hembras que presentaron un crecimiento moderado. *Heterodontus portusjacksoni*, una especie del mismo género presenta un crecimiento similar ($k=0.182 - 0.189$) para ambos sexos (Tovar-Ávila, 2007; Izzo y Rodda, 2012), por lo que estas dos especies presentan un crecimiento más lento con respecto a otras especies de tiburones ($k= 0.30 - 1.33$; Cailliet y Goldman 2004).

Estas diferencias en las tasas de crecimiento individual, presentan variabilidad con respecto a las diferentes especies de tiburones, sin embargo, generalmente las hembras crecen de una manera más lenta que los machos, siendo estos los que alcanzan la madurez sexual a más temprana edad (Cailliet y Goldman 2004; Cailliet *et al.*, 2006). Por otro lado, las L_∞ para ambos sexos estuvieron por debajo del máximo observado en este estudio (machos= 76.4cm LT, hembras= 89cm LT) esto podría ser debido a la selectividad del arte de pesca utilizado en este estudio, donde hubo poca presencia de organismos grandes, dado que la luz de malla es altamente selectiva de la longitud de los organismos (Kirkwood y Walker, 1986). Asimismo, las tallas de nacimiento (L_0) fueron sobreestimadas para ambos sexos, esto debido a que solo hubo presencia de dos organismos machos (encontrados en trampas de langosta) a los cuales se les asignó la edad “cero”, lo cual pudo provocar un sesgo en el modelo (Campana *et al.*, 2002; Cailliet *et al.*, 2006).

En un estudio realizado por Frisk y colaboradores en el 2001, relacionaron parámetros de crecimiento de elasmobranquios con la talla máxima, de esta forma propusieron un conjunto parámetros para cada tamaño de elasmobranquios, grandes, medianos y pequeños. En este estudio, las L_∞ de *H. francisci* encontradas en este estudio para ambos sexos, se encuentran dentro del intervalo de la categoría de elasmobranquios pequeños (0 – 99 cm de LT) propuesta por Frisk y colaboradores (2001). Sin embargo,

otros parámetros como la tasa de crecimiento individual (k) así como la Edad máxima, difieren con lo propuesto en dicho estudio, esto puede ser debido a que dichos autores en su metodología no realizaron las estimaciones por sexos y conjuntan diferentes grupos de elasmobranquios (tiburones y rayas). No obstante, los parámetros de crecimiento de *H. francisci* para ambos sexos, siguen el mismo patrón que se ha reportado comúnmente para otras especies de tiburones, es decir, que las hembras alcanzan tallas mayores y son más longevas que los machos (Cailliet y Goldman, 2004, Cailliet *et al.*, 2006), Este patrón también se encontró en estudios realizados para otra especie del genero *Heterodontus*, *H. portusjacksoni* (Tovar-Ávila, 2007; Izzo y Rodda, 2012); y para varias especies demersales como *Squalus acanthias* (Gracan *et al.*, 2016) y *Centroselachus crepidater* (Irvine *et al.*, 2005). Dicha diferencia entre sexos puede deberse a procesos biológicos, tales como la reproducción (Cailliet y Goldman, 2004).

Capítulo 5. Conclusiones

Se encontró que no existen diferencias significativas entre las lecturas realizadas en la sección cefálica y la sección dorsal. Por tanto, ambas secciones son adecuadas para las lecturas de las bandas de crecimiento en *Heterodontus francisci*.

Sin tinción fue la técnica que permitió un mayor porcentaje de lecturas de patrones de crecimiento en las vértebras de *H. francisci* y un mayor Porcentaje de Acuerdo entre lectores.

Se sugiere que la periodicidad de depositación de las bandas de crecimiento en vértebras de *H. francisci* es anual, con valores altos del IIM en los meses de otoño e invierno (noviembre, diciembre y enero).

Los modelos que presentaron mejor ajuste a los datos fueron von Bertalanffy de dos parámetros (VB2) y Gompertz de dos parámetros (G2) para machos y hembras, respectivamente (AIC peso= 0.33 para machos y AIC peso= 0.3 para hembras)

Existen diferencias significativas entre la edad y el crecimiento entre sexos, siendo las hembras las que alcanzan tallas mayores (LT=89 cm) con respecto a los machos (LT=77 cm). Asimismo, la edad máxima encontrada para las hembras fue de 22 años, mientras que para los machos de 16 años.

Literatura citada

- Alvarado, B. J., Galindo, J., Iwadane, G. M., Migoya, K. R, Vázquez, M. 1986. Evaluación de los parámetros ambientales y su relación con la distribución y movimientos de la Ballena Gris *Eschrichtius robustus* Lacepede 1804 en la Laguna Ojo de Liebre, B. C. S., México. *Ciencia Pesquera-IPN* (5): 33-49
- Águila-Ramírez, R.N. 1998. Variación estacional de la distribución de las macroalgas en la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S. Tesis Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S., México. 68 p
- Bermúdez-Almada, B. 2003. Ficha Informativa de los Humedales Ramsar (FIR): Laguna Ojo de Liebre. 9p. Revisado en: http://ramsar.conanp.gob.mx/docs/sitios/FIR_RAMSAR/Baja_California_Sur/Laguna_San_Ignacio/Laguna%20San%20Ignacio.pdf
- Araya, M., Cubillos, L.A. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes*, 77(3-4):293-300
- Beamish, R.J., McFarlane. G.A, 1985. Annulus Development on the Second Dorsal Spine of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) and its validity for age determination. *Can.J.Fish.aquat.Sci.* 42(11):1799 – 1805
- Bizzarro, J.J. Smith, W.D. Hueter, R.E. Tyminski, J. Márquez-Farias, J. F. Castillo-Géniz, J. L. Cailliet, G. M., Villavicencio Garayzar, C. J., 2007. El estado actual de los tiburones y rayas sujetos a explotación comercial en el golfo de california: una investigación aplicada al mejoramiento de su manejo pesquero y conservación., p.261.
- Branstetter, S.D. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. 17– 28. In: H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber and T. Taniuchi. (Eds). *Elasmobranchs as living resources: Advances in biology, ecology, systematics and status of fisheries* US. Dep. Commer. NOAA. Tech. Rep. NMFS. 90
- Buble, W. J., Kneebone, J., Sulikowski, J. A., Tsang, P. C. W., 2012. Reassessment of spiny dogfish *Squalus acanthias* age and growth using vertebrae and dorsal-fin spines. *Journal of Fish Biology*, 80: 1300–1319.
- Cailliet, G. M., Martin, L. K., Kusher, D., Wolf P., Welden, B. A. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, 8:157-165.

- Cailliet, G.M., Radtke, R.L., Welden, B.A., 1986 Elasmobranch age determination and verification: a review. In: Uyeno, T. & Arai, R. & Taniuchi, T. & Matsuura, K. (eds) Proceedings of the second international conference on Indo-Pacific fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo: 345-360.
- Cailliet, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: An updated review. (W. S. Pratt, Jr., S. H. Gruber, & T. Taniuchi, Eds.) Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the Status of the Fisheries. NOAA Tech. Rep. 90, 157-165.
- Cailliet, G., Goldman, K.J., 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. In: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (Eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Florida, USA, pp. 399–447.
- Cailliet, G.M., Smith, W.D., Mollet, H.F., Goldman, K.J. 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(3): 211-228.
- 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., Natanson, L.J., Myklevoll, S., 2002. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(3): 450-455.
- Campana, S. E, 2014. Age determination of elasmobranchs, with special reference to Mediterranean species: a technical manual. Fisheries and Aquaculture Department. Studies and Reviews. FAO. 38p
- Carlson, J. K., Cortés, E., Bethea, D. 2003. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 101: 281-292.
- Carrier J, Musick JA, Heithaus MR (eds), 2004. *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, Boca Raton, FL, 596 pp
- Castellanos-Betancourt, J. C, Ramírez-Santiago, C. E., Castillo-Géniz, J. L. 2013. Catálogo de aletas, tronchos y cabezas de tiburones en el Pacífico mexicano. INAPESCA. Primera edición. México D.F.

- Clarke, M.W., Irvine, S. B. 2006. Terminology for the ageing of chondrichthyan fish using dorsal-fin spines. *Environmental Biology of Fishes*, 77(3): 273-277.
- Compagno, L.J.V. 1984. *FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1 - Hexanchiformes to Lamniformes.* FAO Fish. Synop. 125(4/1):1-249. FAO, Rome.
- Compagno, L.J.V. 2001. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes).* FAO Spec. Cat. Fish. Purp. 1(2):269 p. FAO, Rome.
- Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research*, 39, 199–208.
- DOF. 1988. Decreto por el que se declara la reserva de la biósfera "El Vizcaíno", ubicado en el Municipio de Mulegé, BCS. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de noviembre de 1988.
- DOF. 2000. AVISO por el que se informa al público en general, que la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca ha concluido la elaboración del Programa de Manejo del Area Natural Protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, ubicada en el Municipio de Mulegé, Estado de Baja California Sur, establecida por Decreto Presidencial, publicado el 5 de diciembre de 1988. SEMARNAT. *Diario Oficial de la Federación*, 1 de septiembre de 2000.
- DOF. 2007. NORMA Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. *Diario Oficial de la Federación*, 14 de febrero de 2007.
- Ebert, D.A., Fowler, S.L, Compagno, L. J. V. 2013, *Sharks of the World: A Fully Illustrated Guide.* Wild Nature Press.
- Ehrhardt, N.M. 1981. Curso sobre métodos de evaluación de recursos y dinámica de poblaciones. 3a. parte. Parámetros poblacionales. FAO-CICIMAR, La Paz, México, 134 p.
- Frisk, E.G., Miller, T.J., Fogarty, M.J. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 969–981.

- Goldman, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper, 76–102.
- Gutiérrez de Velasco, G. 2000. Análisis de la circulación y condiciones físicas de la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S., con relación a la mortandad de tortugas marinas durante diciembre de 1997. Reporte técnico CICESE Unidad La Paz. México. 45 p.
- Guzmán-Castellanos, A.B, Morales-Bojórquez, E., Balart, E.F. 2014 Estimación del crecimiento individual en elasmobranchios: la inferencia con modelos múltiples. Hidrobiología, 24(2):127-150
- Holden, M.J., Raitt. 1975. Manual de Ciencia Pesquera. Parte dos. Métodos para Investigar los Recursos y sus Aplicaciones. FAO. Roma, 211 p.
- Horn, M.H., Allen, L.G., Lea, R.N. 2006. Biogeography. In: Allen A.F., D.J. Pondella II, and M.H. Horn (eds.) The ecology of marine fishes: California and adjacent waters. University of California Press, Berkeley, USA. 3-54 pp.
- Irvine, S.B., Stevens, J.D., Laurenson, L.J.B. 2005. Surface bands on deepwater squalid dorsal-fin spines: an alternative method for ageing *Centroselachus crepidater*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63: 617–627
- Izzo, C., Rodda, K.R. 2012 Comparative rates of growth of the Port Jackson shark throughout its southern Australian range. Marine and Freshwater Research, 2012, 63, 687–694
- Katsanevakis, S., Maravelias, C.D. 2008. Modelling fish growth: multimodel inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. Fish and Fisheries 9: 178-187
- 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.
- Kirkwood, G.P. Walker, T.I., 1986. Gill net mesh selectivities for gummy shark, *Mustelus antarcticus* Gunther, taken in south-eastern Australian waters. Aust. Mar. Freshwater Res. 37, 689–697
- León, L.J.L., Cancino, J., Arriaga, L. 1991. Asociaciones fisonómico-florísticas y flora. En: A. Ortega y L. Arriaga (eds.), La Reserva de la Biosfera El Vizcaíno en la Península de Baja California, pp. 145-176.

- Maisey, J.G., 1979. Finspine morphogenesis in squalid and heterodontid sharks. *Zool. J. Linn. Soc.* 66: 161 – 183
- McFarlane, G.A., King, J.R., Saunders, M.W. 2002. Preliminary study on the use of neural arches in the age determination of bluntnose sixgill sharks (*Hexanchus griseus*). *Fish. Bull.* 100:861–864.
- Natanson, L.J., Mello, J.J., Campana, S.E., 2002. Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fish. Bull.* 100,266–278
- Smith, W.D., Miller, J.A., Heppell, S.S., 2013. Elemental Markers in Elasmobranchs: Effects of Environmental History and Growth on Vertebral Chemistry. *PLoS ONE*, 8(10): e62423.
- Sosa-Nishizaki, O., García-Rodríguez, E., Saldaña Ruíz, L. E., Rodríguez-Medrano, C., Fajardo-Yamamoto, A. 2015. Conservación del tiburón blanco en la Bahía Sebastián Vizcaíno y laguna Ojo de Liebre. Reporte Técnico. CICESE, Ensenada, Baja California, México. 54 p.
- Tovar-Ávila, J., Izzo, C., Walker, T. I., Braccini, J. M., Day, R. W. 2009. 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.
- Urist, M.R., Mikulski, A.J. Nakagawa, M., Yen, K. 1977. A bone matrix calcification-initiator non-collagenous protein. *American Journal of Physiology*. 232:115-127.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10: 181-213