



DEMOGRAFÍA DEL TIBURÓN MAMÓN PARDO Mustelus henlei (Grill, 1983) EN LA COSTA OCCIDENTAL DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE: DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA:

KATHERIN SOTO LÓPEZ

LA PAZ, B.C.S. JUNIO DE 2018





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las <u>12:00</u> horas del día <u>11</u> del mes de <u>Mayo</u> del <u>2018</u> se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de <u>CICIMAR</u> para examinar la tesis titulada:

"DEMOGRAFÍA DEL TIBURÓN MAMÓN PARDO *Mustelus henlei* (GILL, 1863) EN LA COSTA OCCIDENTAL DE BAJA CALIFORNIA SUR"

Presentada por el alumno:							
ѕото	LÓPEZ	KATHERIN					
Apellido paterno	materno	nombre(s)					
		Con registro: B 1	4	0	3	3	3

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

DR. JAVIER TOVAR ÁVILA DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA 2º. Director de Tesis **Director de Tesis** DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA DR. ROGELIO GONZÁLEZ DRA ROSA ISABEL OCHOA BÁEZ PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES IMAN DR. SEKGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO LPN CICIMAR **NIRECCIÓN**

Directores de Tesis



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de	La Paz, B.C.S.,	el día 🔡	16	del mes de	Mayo	_ del año	2018
El (la) que suscribe	•N	I. en C. KATH	<u>IERIN</u>	SOTO LÓPEZ	A	lumno (a) de	el Programa
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS							
con número de reg	istro <u>B14031</u>	3adscrite	o al	CENTRO INTE	RDISCIPLINARIO	DE CIENCIAS	MARINAS
manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:							
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA y DR. JAVIER TOVAR ÁVILA							
y cede los derechos del trabajo titulado:							
"DEMOGRAFÍA DEL TIBURÓN MAMÓN PARDO Mustelus henlei (GILL, 1863)							
EN LA COSTA OCCIDENTAL DE 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: katherin.soto.lopez@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com javiertovar.mx@gmail.com

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

M en C. KATHERIN SOTO LÓPEZ Nombre y firma del alumno

ÍNDICE

GLOSARIO	i
RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
INTRODUCCIÓN	1
JUSTIFICACIÓN	3
OBJETIVO GENERAL	5
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	5
ÁREA DE ESTUDIO	6
CAPITULO 1. REPRODUCCIÓN	9
Introducción	9
Objetivo General	10
Objetivos Específicos	10
Materiales y Métodos	11
Resultados	14
Discusión	
CAPITULO 2. EDAD Y CRECIMIENTO	
Introducción	
Objetivo General	
Objetivos Específicos	
Materiales y Métodos	
Resultados	
Discusión	

CAPITULO 3. DEMOGRAFIA	63
Introducción	63
Objetivo General	64
Objetivos Específicos	65
Materiales y Métodos	65
Resultados	73
Discusión	86
CONCLUSIONES GENERALES	93
RECOMENDACIONES	94
BIBLIOGRAFÍA	95
ANEXOS	117
Anexo I	117
Anexo II	119
Anexo IV	121

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Características anatómicas y distribución de *Mustelus henlei*......4 Figura 2. Zonas de muestreo en la costa occidental de Baja California Sur (BCS).6 Figura 3. Medidas morfométricas registrada en los ejemplares capturados de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur. L_T = Longitud total; L_P = Longitud precaudal......11 Figura 4. Distribución de tallas por sexo de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur......14 Figura 5. Distribución de tallas por estadio de madurez para *Mustelus henlei* en la Figura 6. Distribución temporal por estadio de madurez para Mustelus henlei en la Figura 7. Talla media de madurez para machos y hembras de *Mustelus henlei* y talla de maternidad......17 Figura 8. Aparato reproductor de hembras de Mustelus henlei en la costa Figura 9. Corte histológico del ovario en hembras inmaduras de Mustelus henlei mostrando ovocitos delimitados por epitelio folicular poco diferenciado. Técnica de Figura 10. Corte histológico del ovario en hembras maduras de Mustelus henlei presentando ovocitos con epitelio folicular completamente desarrollado en las cuatro capas que lo conforman (de adentro hacia afuera): zona pelúcida, capa granulosa, lámina basal y las células de la teca. Técnica de tinción de Mallory; Aumento a) 10X; aumento b) 40X......19 Figura 11. Panorámica de la glándula oviducal de *Mustelus henlei* mostrando las

Figura 12. Almacenamiento de esperma en la zona terminal de la glándula oviducal de *Mustelus henlei*. Técnica de tinción Ácido periódico de Schiff; Aumento 40X ...21

Figura 13. Relación entre el número de embriones y longitud total de hembras de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur......22

Figura 14. A) Anatomía interna de la cavidad abdominal de hembra de *Mustelus henlei*; b) Embriones de en *Mustelus henlei*......23

Figura 17. Anatomía del aparato reproductor de machos de *Mustelus henlei*..... 25

Figura 20. Almacenamiento de esperma en la vesícula seminal formando espermatozeugmata. Técnica de tinción de Feulgen; Aumento a) 10X; b) 40X.... 27

Figura 26. Gráfico de sesgo en los conteos de las bandas de crecimiento inter (a) e intralector (b) en las vértebras de *Mustelus henlei* teñidas con fucsina ácida...... 47

Figura 27. a) Porcentaje de bordes translúcidos y opacos por mes en las vértebras de *Mustelus henlei* de la costa occidental de Baja California Sur; b) Incremento marginal. El número de observaciones por mes se presenta en la parte superior, las

Figura 31. Comparación de las curvas de crecimiento para machos y hembras a partir del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros (vB3) para las poblaciones de California (Yudin & Cailliet, 1990), norte del Golfo de California (Méndez-Loeza, 2008) y en la costa occidental de Baja California Sur (este estudio).

Figura 33. Variación de las clases de edades para la creación de los escenarios para la población de *M. henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.......68

Figura 37. Valores de mortalidad, número de embriones, proporción de madurez y Longitud total (cm) arrojados a partir del modelo demográfico usando dos escenarios von Bertalanffy de tres parámetros y von Bertalanffy de dos parámetros.

Figura 39. Valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) para las diferentes selectividades y niveles de mortalidad por pesca (F) en los dos

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Parámetros de maternidad y madurez para hembras y machos de Mustelushenlei en la costa occidental de Baja California Sur.22

Tabla III. Parámetros de crecimiento de hembras y machos de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur, estimados mediante cuatro modelos de crecimiento. vB3 = von Bertalanffy de 3 parámetros; vB2 = von Bertalanffy de 2 parámetros; G3 = Gompertz de 3 parámetros; G2 = Gompertz de 2 parámetros..52

 Tabla VI. Ecuaciones empleadas para calcular la mortalidad natural.
 67

Tabla VII. Parámetros demográficos a partir del modelo de crecimiento de vonBertalanffy de 2 parámetros para la población de *M. henlei* en la costa occidental deBaja California Sur.73

Tabla VIII. Matriz de elasticidades para la población de *Mustelus henlei,* muestra la contribución proporcional de cada clase de edad al crecimiento poblacional.......77

Tabla XI. Probabilidad de ser negativa la tasa intrínseca de crecimiento poblacional(r) para las diferentes selectividades y niveles de mortalidad por pesca (F) para lapoblación de Mustelus henlei en la costa occidental de Baja California Sur..........82

Tabla XIII. Parámetros demográficos comparativos de diferentes especies de elasmobranquios costeros y de la familia Triakidae. M = mortalidad natural, T_{λ} = Longevidad, Edad_{mat} = edad de madurez, *r* = tasa intrínseca de crecimiento poblacional, R_0 = tasa neta reproductiva, t_{x2} = tiempo de duplicacion poblacional. 87

GLOSARIO

Banda opaca.-

Zona de la vértebra que por su composición densa (mayor concentración de carbonatos) impide el paso de la luz y se asocia a periodos de crecimiento rápido y se tiende a depositar en verano o meses cálidos (puede ser banda, zona o región opaca).

Banda traslúcida.-

Zona de la vértebra que permite el paso de luz y se asocia a periodos de crecimiento lento y tiende a depositarse en invierno o meses fríos (puede ser zona, banda o región translúcida).

Coeficiente de variación.-

El error estándar de una estadística, dividido por su estimación. El coeficiente de variación da una idea de la precisión de una estimación, con independencia de su magnitud.

Cohorte.-

Peces nacidos en el mismo período, normalmente dentro de un mismo año.

Corpus calcareum.-

Parte más calcificada en las vértebras de los elasmobranquios y en un corte longitudinal de la vértebra, la parte externa.

Demografía.-

Ciencia que tiene como finalidad el estudio de las poblaciones y que se ocupa de su dimensión, estructura, evolución y caracteres generales considerados fundamentalmente desde un punto de vista cuantitativo

Edad media de madurez.-

Edad a la cual el 50% de los peces de un sexo determinado se consideran maduros para la reproducción.

Elasticidad.-

Permite estimar y comparar los efectos de cambios en la sobrevivencia, crecimiento o reproducción de cierto estado de vida en la tasa de crecimiento poblacional. Medida de perturbación en el modelo de proyección matricial que cuantifica cambios proporcionales en la tasa de crecimiento.

Espermatozeugmata.-

Estructuras que consisten de masas organizadas de esperma libre unidas con una matriz cohesiva formando masas ovoides o esféricas.

Fecundidad.-

El número de crías producido por una hembra de una determinada talla /edad. Está basada en la tasa de producción de huevos en especies ovíparas y el número de embriones en los úteros de especies vivíparas.

Gonopterigios.-

Órganos copuladores característicos de los machos en elasmobranquios. Son modificaciones de los bordes internos de las aletas pélvicas y se prolongan hacia atrás, mucho más que las aletas mismas.

Incremento marginal.-

Método cuantitativo que se encarga de evaluar la temporalidad en la formación de las marcas de crecimiento, por medio de la medición de los radios de formación de estas, en estructuras duras como vértebras, escamas, espinas u otolitos, etc.

Intermedialia.-

Parte menos calcificada en una vértebra de tiburón y en un corte longitudinal es la parte interna de la vértebra.

Longitud asintótica (L∞).-

Talla máxima que peces de una especie determinada alcanzarían como promedio si viviesen eternamente. En ocasiones se confunde con la talla máxima observada en la especie.

Talla media de madurez sexual (L₅₀).-

Talla a la cual el 50% de la población se encuentra madura

Talla de maternidad (L_{m50}).-

Talla en la cual el 50% de las hembras se encuentran preñadas y contribuirán a la siguiente cohorte.

Tasa neta reproductiva (R₀).-

Representa el total de hembras producidas por cada individuo (hembra) en una cohorte:

Tasa finita de crecimiento poblacional (λ).-

Se define como la tasa de incremento por individuo y por unidad de tiempo (número de descendientes que deja en promedio un individuo durante un intervalo de tiempo).

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r).-

Se define como la tasa de recambio poblacional instantánea o continuo per cápita.

Tiempo de duplicación poblacional (tx2).-

Tiempo teórico que necesitaría la población para duplicar el número de organismos:

Monte Carlo.-

La simulación Montecarlo es un enfoque por el cual los datos aplicados en un cálculo se muestrean de nuevo repetidas veces, asumiendo que los parámetros de entrada siguen distribuciones estadísticas conocidas.

Planes de manejo.-

Métodos que se utilizan para lograr que una pesquería sea sustentable. Evalúan la pesquería desde puntos de vista biológicos, ecológicos y económicos, considerando el tamaño y dinámica de la estructura de la población, de la flota y de la captura.

Selectividad por pesca.-

Probabilidad de que un organismo sea capturado y depende de la forma y tamaño del organismo y del método de pesca **Tasa de mortalidad natural (M).-**

Parte de la tasa total de mortalidad que se debe a causas diferentes a la pesca (depredación, enfermedad, canibalismo, contaminación, etc.).

Tasa de mortalidad por pesca (F).-

La mortalidad que se debe exclusivamente a la pesca, puede ser desde 0 que es cuando el recurso no se está explotando hasta 1 o más por año.

Tinción.-

Es la utilización de sustancias que en histología se llaman colorantes para lograr el contraste suficiente entre los distintos componentes de la célula y los tejidos, para así poderlos diferenciar con el microscopio.

Veda.-

Periodo durante el cual se prohíbe la captura de determinadas especies de la flora y fauna acuáticas con objeto de proteger a sus poblaciones en sus zonas de distribución geográfica.

RESUMEN

El tiburón mamón pardo Mustelus henlei (Gill, 1863), es una de las especies más importantes en la pesquería artesanal de elasmobranquios de la costa occidental de Baja California Sur (BCS). En el presente estudio se estimaron los parámetros reproductivos, de crecimiento y demográficos a partir de organismos muestreados mensualmente en cuatro campos pesqueros de la costa occidental de BCS de mayo 2008 a mayo 2016. Se colectaron un total de 1469 organismos con tallas de 45-153 cm de longitud total (L_T), representados principalmente por organismos adultos (85.8%) y proporción sexual de 1.18H:1M. Esta especie se captura en la zona de estudio desde febrero hasta noviembre de cada año. Las hembras grávidas fueron capturadas en la zona en abril, agosto y noviembre. El número de embriones fue de 4-20 (promedio de 9), presentando un ciclo reproductivo anual. La talla media de madurez para hembras fue de 65.8 cm de L_T y de 63.5 cm de L_T para machos; la talla de maternidad fue de 67.6 cm de L_T . Utilizando histología se identificaron las primeras fases de espermatogénesis y ovogénesis en organismos inmaduros, encontrándose almacenamiento de esperma en las glándulas oviducales. La edad se estimó a partir del conteo de bandas de crecimiento en cortes sagitales de vértebras cervicales y teñidas con cristal violeta. Se registraron edades de 4 a 12 años (ocho años máximo para machos y doce años para hembras). La formación de las bandas de crecimiento fue anual. El modelo de von Bertalanffy de dos parámetros fue el que mejor describió el crecimiento de las hembras (L_{∞} = 99.9, k = 0.25), mientras que para los machos fue el modelo de von Bertalanffy de tres parámetros (L_{∞} = 86.0, k = 0.23, t₀ = -4.23). La edad de madurez estimada para machos fue 1.59 años y para hembras 2.46 años. A partir de modelos demográficos que incorporan la incertidumbre en los parámetros de entrada mediante simulaciones Montecarlo, se estimó un crecimiento poblacional de 16.4% por año para la zona en ausencia de mortalidad por pesca, una tasa intrínseca de crecimiento poblacional de 0.15 y un tiempo de duplicación poblacional de 4.5 años. De acuerdo al análisis de elasticidad los organismos adultos son los que más contribuyen al crecimiento poblacional, siendo los prioritarios a proteger.

ABSTRACT

The brown smooth-hound shark, Mustelus henlei (Gill, 1863), is one of the most important species in the artisanal elasmobranch fishery of the western coast of Baja California Sur (BCS). In the present work, the reproductive, growth and demographic parameters were estimated from samplings were performed from May 2008 to May 2016 in four fishing fields along the west coast of BCS. A total of 1469 organisms with sizes of 45 to 153 cm of total length (T_L) were collected, the catches were mostly represented by adult organisms (85.8%) and the sex ratio was 1.18H: 1M. Being present in the fishery from February to November of each year. We observed the presence of gravid female during the months of April, August and November. The number of embryos per female varied between 1 and 20 (average= 9), presenting an annual reproductive cycle. The maturity size for females was 65.8 cm T_L and 63.5 cm T_L for males; maternity size was 67.6 cm T_L . Using histology, the first phases of spermatogenesis and oogenesis in immature organisms were identified; sperm storage was found in the oviducal gland. Age was estimated from the counting of bands of growth in sagittal sections of cervical vertebrae and stained with violet crystal. There were ages of 4 to 12 years (eight years maximum for males and twelve for females); the formation of the growth bands was annual. The von Bertalanffy model of two parameters was the one that best described the growth of females (L_{∞} = 99.9, k = 0.25), and for males the von Bertalanffy model of three parameters (L_{∞} = 86.0, k = 0.23, t_0 = -4.23) was the best fit. The age of maturity estimated for males was 1.59 years and for females 2.46 years. Based on demographic models that incorporate uncertainty in input parameters using Monte Carlo simulations, *Mustelus henlei* presented a population growth of 16.4% per year for the area in the absence of fishing mortality, an intrinsic rate of population growth of 0.15 and a time of population doubling of 4.5 years. According to the elasticity analysis, the mature organisms were that contribute more to the growth of the population, and the priority ones to protect.

INTRODUCCIÓN

El manejo de recursos pesqueros se define como las medidas que se realizan para mantener un recurso a niveles de explotación adecuadas (Parsons, 1993), representan una mezcla de aspectos biológicos, económicos, sociales y políticos (Gulland, 1974). Entre los recursos pesqueros en explotación se encuentran los elasmobranquios (tiburones y rayas); su explotación ha aumentado desde los años 80 a consecuencia de la demanda de productos de alimentación y para esparcimiento en la pesca deportiva (Branstetter, 1993; Bonfil, 1994).

El aumento en las capturas de elasmobranquios y la expansión de las áreas explotadas ha generado preocupación, debido a que tienen una estrecha relación población-reclutamiento y períodos largos de recuperación en respuesta a la pesca excesiva. Son caracterizados por tener tasas de crecimiento poblacional bajas y productividad biológica baja, como consecuencia de la madurez sexual tardía, baja fecundidad y alta longevidad y estructuras poblacionales espaciales complejas (segregación por tamaño/sexo y migraciones estacionales) (FAO, 1999).

El manejo exitoso de los elasmobranquios requiere de un amplio conocimiento sobre su biología, taxonomía, importancia socioeconómica y comercio. Este conocimiento depende de la disponibilidad de datos confiables obtenidos por medio de la metodología científica dirigida que ayuden a comprender la importancia de su conservación y lograr su explotación sostenible (Walker, 1998).

La información sobre la estructura de la población, abundancia e historia de vida (edad y crecimiento, mortalidad y reproducción), contribuyen a conocer el estado de una población. Los análisis demográficos hacen uso de esta información y pueden ser una herramienta útil para el manejo de las poblaciones de elasmobranquios. Estos métodos pueden ser utilizados para estudiar el impacto a la población debido a la mortalidad por pesca, estimándose el impacto en diferentes edades y el cambio en la tasa intrínseca de crecimiento poblacional bajo diferentes métodos de pesca selectiva (artes de pesca) (Chen & Yuan, 2006).

Los datos biológicos necesarios para realizar los estudios demográficos son: la edad de madurez sexual, proporción de sexos, longevidad, la constante de crecimiento de von Bertalanffy, la edad máxima, la tasa instantánea de mortalidad natural y la fecundidad (Cortes, 1998; Chen & Yuan, 2006).

En los elasmobranquios, la determinación de edad y crecimiento se puede obtener a partir de varios métodos como: el análisis de frecuencia de longitudes, los estudios de marcado y recaptura, el conteo de bandas de crecimiento en las espinas dorsales (para aquellas especies que las poseen) o en las vértebras (Cailliet *et al.* 1986).

A partir del conteo de las bandas de crecimiento es posible conocer la longevidad de una especie (Cailliet *et al.* 2006), lo cual es importante en los modelos demográficos, ya que estos dan el seguimiento de una cohorte desde que nace hasta que muere (Cortes, 2002); asimismo, permite estimar la edad de primera madurez y la edad de primera captura, la cual indica en que momento la cohorte empieza a ser vulnerable a la mortalidad por pesca (Cailliet *et al.* 2006). De igual manera la mortalidad y sobrevivencia son estimadas a partir de los parámetros de crecimiento y longevidad, las cuales permiten conocer la tasa de disminución de la población y el tiempo de permanencia de los organismos dentro de la población respectivamente (Mollet & Cailliet, 2002; Then *et al.* 2015).

Por otro parte los estudios de reproducción permiten estimar parámetros útiles para la evaluación poblacional como: la fecundidad, la talla de madurez y la proporción de sexos. Estos parámetros pueden ser obtenidos a partir del análisis detallado del aparato reproductor de machos y hembras para estimar la madurez reproductiva del organismo en la población. Por otra parte la presencia de hembras preñadas permite inferir la proporción de hembras que están contribuyendo al crecimiento de la población y la proporción de individuos que están siendo incorporados la población.

Los datos biológicos antes mencionados son incorporados en tablas de vida o matrices de Leslie para estimar los parámetros demográficos de una población, incluyendo la tasa neta de reproducción por generación (R_0), el tiempo generacional

(G), el tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}) y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), los cuales son indicadores de la productividad de la especie y la capacidad que tiene la población de crecer (Simpfendorfer, 2004; Chen & Yuan, 2006).

La información acerca de las condiciones en las que se encuentran las poblaciones de elasmobranquios y cómo responden al incremento en la mortalidad debido a la pesca, depredación o enfermedad, así como las estimaciones de los parámetros de vida, proporcionan información al momento de tomar decisiones de manejo en aquellas especies en peligro o sometidas a pesca (Cortés & Parsons, 1996; Mollet & Cailliet, 2002; Simpfendorfer, 2004).

JUSTIFICACIÓN

El estado actual del conocimiento de los elasmobranquios, y las prácticas empleadas en su captura, limitan el desarrollo de medidas de conservación, ordenación pesquera y manejo. Destaca la poca información sobre capturas, esfuerzo, desembarques y comercio. Así mismo, la información es limitada sobre parámetros biológicos de numerosas especies y su identificación (Walker, 1998).

A pesar de la abundancia natural y diversidad de elasmobranquios en aguas del Pacífico Mexicano y la baja tecnología de pesca empleada en las embarcaciones menores, la sobreexplotación de las poblaciones es previsible debido a la baja tasa de renovación de la población y por lo tanto vulnerabilidad de los elasmobranquios a moderados niveles de mortalidad por pesca (Musick, 1999).

Existen al menos cuatro especies del género *Mustelus* en el Pacífico Mexicano: *Mustelus henlei, M. lunulatus, M. californicus, M. albipinnis.* Todas estas especies tienen importancia comercial (Castro, 1996), y son conocidas en el noroeste de México como tiburones mamones o tripa o cazón.

Mustelus henlei (Gill, 1863) es una de las principales especies capturadas con fines comerciales en la costa occidental de Baja California Sur (BCS). En 2014 se ubicó como la segunda especie de mayor abundancia en las capturas dentro de esta

pesquería (Ramírez-Amaro *et al.* 2013; Furlong-Estrada *et al.* 2017). Sus capturas no están bien definidas debido a que puede confundirse con otras dos especies del género *Mustelus* (*M. californicus* y *M. lunulatus*) presentes en la costa occidental de BCS, lo cual ha dificultado la generación de información precisa sobre esta especie (Silva, 2012).

Mustelus henlei se distribuye desde California (EEUU) hasta Perú, incluyendo el Golfo de California. Se encuentra desde la zona intermareal hasta profundidades de 200 metros (Ebert, 2003). La especie se alimenta de invertebrados bentónicos especialmente crustáceos, también de moluscos, poliquetos, peces óseos pequeños y huevos de peces (Compagno *et al.,* 1995). Se diferencia de otras especies de *Mustelus* por presentar bordes posteriores de las aletas dorsales y la aleta caudal deshilachados (o rasgadas), con una banda oscura conspicua. Sus dientes presentan una cúspide central alta y aguda acompañada de dos cúspides laterales más pequeñas (Pérez-Jiménez, 2008) (Fig. 1).



Figura 1. Características anatómicas y distribución de Mustelus henlei.

Mustelus henlei por ser una especie de importancia comercial, ha motivado el integrar la información biológica de la edad, el crecimiento, la reproducción, como parámetros fundamentales para integra la demografía de la especie, con análisis de índices de mortalidad, fecundidad, migraciones y tasa de crecimiento de la especie distribuida en la costa occidental de BCS. El estudio realizado responde a la carencia estudios demográficos de esta especie de tiburón en aguas del Pacífico mexicano.

Por lo anterior, el presente estudio plantea estimar los parámetros demográficos del tiburón mamón pardo *Mustelus henlei*, y evidenciar su vulnerabilidad a la pesca comercial con la finalidad de obtener elementos científicos que permitan identificar acciones de regulación y manejo pesquero en el corto plazo para esta especie.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la capacidad de crecimiento poblacional del tiburón mamón pardo *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur para recomendar un manejo sustentable a partir del análisis demográfico.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la composición de tallas y estados de madurez de *Mustelus henlei* capturados en la costa occidental de Baja California Sur.

Determinar los parámetros reproductivos de la especie para la costa occidental de Baja California Sur.

Describir el crecimiento y las clases de edad que presenta *Mustelus henlei* a partir del análisis de las vértebras.

Analizar la productividad de la especie a partir del análisis demográfico en la población presente en la costa occidental de Baja California Sur.

Establecer el límite de mortalidad por pesca que puede soportar la población de *Mustelus henlei* presente en la costa occidental de Baja California Sur.

ÁREA DE ESTUDIO

De mayo 2008 a mayo 2016 se realizaron muestreos en cuatro campos pesqueros artesanales a lo largo de la costa occidental de BCS, México, distribuidos en tres zonas (sur, centro y norte). En la zona sur, Punta Lobos; en la zona centro, San Lázaro y San Ignacio; mientras que en la zona norte, Bahía Tortugas (Fig. 2).



Figura 2. Zonas de muestreo en la costa occidental de Baja California Sur (BCS).

La costa occidental de la península de BCS está dominada por aguas frías de la corriente de California y aguas cálidas de la corriente Nor-ecuatorial, las cuales varían de intensidad a lo largo del año. La temperatura media anual es de 22°C a 24°C y la precipitación anual es de menos de 100 mm (Robles, 1985). Se han observado surgencias a lo largo de la costa occidental de Baja California Sur, relacionadas a los patrones de circulación de los vientos, identificándose tres centros de alta actividad biológica, que son: Punta Eugenia, el Golfo de Ulloa y Bahía Magdalena (Lluch-Belda *et al.* 2000).

Bahía Tortugas está comprendida dentro del centro de actividad biológica (BAC) Punta Eugenia la cual comprende desde el norte de Punta Eugenia (Chester Rock) hasta Bahía Asunción, en esta zona interactúan las corrientes de California de origen subártico y la corriente Norecuatorial con aguas cálidas de origen tropical, al mezclarse producen una zona de transición templado-tropical, la temperatura superficial del mar varía de 16 a 19.7°C a lo largo del año con un valor promedio de 17.4°C; las surgencias son fuertes a lo largo del año, con mayor intensidad en primavera (Lluch-Belda *et al.* 2000). Las corrientes de viento que dominan provienen del norte, siendo de mayor intensidad durante invierno y primavera (Shepherd *et al.* 1991).

Por otra parte, San Lázaro es parte del BAC del Golfo de Ulloa, que comprende desde Punta Abreojos hasta Cabo San Lázaro, está caracterizado por presentar aguas poco profundas (menores de 200 metros) dentro de las primeras 45 millas náuticas a partir de la costa. Durante la primera mitad del año la corriente de California tiene una gran influencia en esta región y el ciclo de surgencias, lo que en conjunto mantienen una alta producción biológica en este periodo (Lluch-Belda *et al.* 2000).

San Ignacio se encuentra dentro del BAC de Bahía Magdalena donde la temperatura superficial del mar muestra un patrón alternado: un periodo cálido que comprende de verano-otoño y otro periodo frío, de invierno-primavera (Lluch-Belda *et al.* 2000). Las surgencias son más frecuentes hacia el sur de Bahía Magdalena, durante los primeros meses del año y en primavera (Hernández-Aguilar 2008).

Punta Lobos se encuentra en la región sur dentro del Sistema de la Corriente de California (SCC), donde convergen masas de agua templadas de origen subártico y agua cálida de origen subtropical del Océano Pacífico (Roden, 1971; Durazo & Baumgartner, 2002). En el SCC se distinguen tres corrientes: la Corriente de California con flujo superficial (0-300 m) y con dirección al ecuador, de donde se desprenden aguas con temperaturas y salinidades relativamente bajas y alta concentración de oxígeno disuelto (Lynn & Simpson, 1987); la Corriente Subsuperficial de California o Subcorriente de California con flujo subsuperficial

hacia el polo y la Contracorriente de California que es costera, con una estacionalidad intermitente y flujo hacia el noroeste (Durazo *et al.*, 2005). La variabilidad de este sistema de corrientes se encuentra relacionada a los cambios climatológicos y a la circulación atmosférica en latitudes medias, asociada a eventos El Niño y La Niña (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo *et al.*, 2005).

CAPITULO 1. REPRODUCCIÓN

Introducción

Hasta la actualidad, para *M. henlei,* existen algunos estudios sobre su distribución (Compagno, 1984; Castro, 1996; Ebert, 2003), hábitos alimentarios (Talent, 1982; Haeseker & Cech, 1993, Gomez *et al.* 2003; Espinoza-García, 2012; Rodríguez-Romero *et al.* 2013), edad y crecimiento (Yudin & Cailliet, 1990; Méndez-Loeza, 2008) y reproducción (Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008; Silva-Santo, 2012; Clarke *et al.* 2014). Sin embargo, el conocimiento de la biología reproductiva de las diferentes poblaciones es escaso o nulo a lo largo de su distribución.

Para alcanzar un manejo pesquero adecuado en elasmobranquios, es necesario el conocimiento de sus historias de vida, incluyendo sus parámetros reproductivos (Saïdi *et al.*, 2009). La resiliencia de una población a la pesca está relacionada con su productividad biológica. Aquellas especies que poseen ciclos reproductivos cortos y fecundidad alta podrían soportar mayores tasas de explotación (Walker, 1998).

En las diferentes especies del género *Mustelus* se ha reportado la variación en los parámetros reproductivos entre distintas poblaciones, como *M. antarcticus* a lo largo de la costa de Australia (Walker, 2007) y *M. manazo* en Japón y Taiwán (Yamaguchi *et al.* 2000). Estas variaciones son atribuidas a diferencias en las condiciones ambientales, siendo importante considerarlas en la evaluación de las poblaciones y desarrollo de estrategias de manejo.

De acuerdo a estudios genéticos, en aguas mexicanas existen al menos tres poblaciones de esta especie, una dentro del Golfo de California (GC) y dos más distribuidas en la costa occidental de los estados de Baja California (BC) y BCS respectivamente (Sandoval-Castillo & Beheregaray, 2015).

En el GC, en las costas de California y Costa Rica se ha descrito algunos parámetros reproductivos para la especie, como fecundidad, talla de madurez y

periodo de gestación, evidenciando diferencias entre estas poblaciones (Yudin & Cailliet, 1990; Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008; Clarke *et al.* 2014); por lo que resulta importante estimar para cada zona de distribución de *M. henlei* los parámetros reproductivos, contribuyendo al desarrollo de medidas de manejo pesquero más regionalizado o específicas dentro de la pesquería.

Objetivo General

Describir los aspectos reproductivos de *Mustelus henlei* con énfasis en la talla de madurez, la fecundidad, la proporción sexual embrionaria y el periodo de gestación para la costa occidental de Baja California Sur.

Objetivos Específicos

Analizar la composición de tallas, distribución temporal de los organismos capturados y proporción de sexos.

Describir la morfología macroscópica y microscópica del aparato reproductor en machos y hembras.

Definir y caracterizar la talla de madurez para ambos sexos.

Estimar la talla de maternidad para hembras.

Determinar la fecundidad, proporción embrionaria, periodo de gestación y la relación entre la fecundidad y la longitud total.

Describir el proceso de espermatogénesis y ovogénesis.

Identificar la presencia de esperma para machos y hembras.

Detallar la estructura histológica de la glándula oviducal.

Materiales y Métodos

Los organismos fueron identificados usando la guía de campo de Compagno *et al.* (2005), basándose en las características de los dientes y la aleta dorsal; *M. henlei* presenta dientes con cúspide alto y los bordes de las aletas dorsales aparecen deshilachados con márgenes oscuros.

Se registró la longitud total (L_T) de cada organismo, midiéndose desde la punta de la nariz hasta la punta de la aleta caudal, con la aleta caudal en su máxima extensión y medido al milímetro más cercano (Fig. 3). Se identificó el sexo por la presencia de gonopterigios en los machos, registrándose su longitud en cm desde la base del gonopterigio hasta la punta. Se aplicó una prueba t de Student para comprobar si existían diferencias significativas entre la L_T de ambos sexos y por estadio de madurez (maduro e inmaduro). La composición y variación temporal de tallas se analizó mediante histogramas de frecuencia. Se obtuvo la proporción de sexos, determinando si había una proporción de 1:1 mediante una prueba de chi-cuadrada (χ_2).



Figura 3. Medidas morfométricas registrada en los ejemplares capturados de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur. L_T = Longitud total; L_P = Longitud precaudal.

El aparato reproductor de cada organismo colectado fue extraído y fijado en formol al 10% para su posterior procesamiento histológico. Solamente los aparatos reproductivos que presentaron una correcta fijación fueron usados para el proceso histológico. Se establecieron dos estadios de desarrollo sexual (maduros e inmaduros). Se consideraron machos maduros aquellos que presentaban los gonopterigios completamente calcificados con rotación de 180° (Observación personal; Hamlett, 2005). Las hembras fueron consideradas maduras si presentaban oocitos con diámetro mayor a 6 mm y glándulas oviducales completamente desarrolladas, así como embriones o huevos en el útero (Observación personal; Conrath & Musick, 2002). Se aplicó una prueba t de Student para comprobar si existían diferencias significativas entre la L_T de ambos sexos y por estadio de madurez (Zar, 1984).

Se realizaron cortes histológicos en la parte media de los ovarios y testículos para determinar el estado de madurez y caracterizar la ovogénesis y espermatogénesis, según la clasificación propuesta por Serra-Pereira *et al.* (2011). De igual manera se realizaron cortes histológicos en la parte terminal y longitudinal de la glándula oviducal y en la parte media de la vesícula seminal para determinar el posible almacenamiento de esperma. La técnica tricómica de Mallory fue aplicada al ovario para ayudar en la identificación de colágeno y las fibras de reticulina; la técnica del ácido peryódico de Schiff (PAS) para la glándula oviducal para la identificación de polisacáridos, mucoproteínas, glicoproteínas y mucinas; y la técnica de Feulgen utilizada para la identificación del ADN presente en las células espermáticas en los testículos y la vesícula seminal (Pearse, 1968; Humason, 1979)

La talla media de madurez para cada sexo (L_{50}) y la talla de maternidad (L_{m50}) se estimaron mediante la ecuación logística:

 $Pm = 1/[1 + EXP - (a + b * L_T)]$ (Mollet *et al.* 2000; Walker, 2007)

Donde a y b son parámetros; para la determinación de los parámetros de la ecuación logística, los organismos maduros fueron asignados a una condición de madurez de valor 1, a su vez, los organismos inmaduros fueron asignados a una condición de madurez de valor 0; de manera similar, la proporción de la población de hembras preñadas en cualquier L_T se determinó al clasificar a cada hembra en "condición materna" (si contenía embriones o huevos en el útero que contribuiría al

12

reclutamiento del siguiente año) o "condición no materna" y asignando un valor de 1 o 0 respectivamente (Mollet *et al.* 2000; Walker, 2007).

La L_{50} es definida como la talla a la cual el 50% de la población se encuentra madura; mientras que L_{m50} es la talla en la cual el 50% de las hembras se encuentran preñadas y contribuirán a la siguiente cohorte (Walker, 2005a). L_{m50} no fue analizada separando los datos por temporada, ya que la mayoría de las hembras preñadas fueron capturadas en agosto (95%), con embriones de talla pequeña; L_{m50} representa, entonces, la proporción de hembras que contribuirán a la cohorte el siguiente año (Walker, 2005a).

La longitud y el ancho de testículos y glándula oviducal se midieron después de la fijación al milímetro más cercano; el ancho de ambos órganos fue tomado de la sección transversal más amplia. Se analizó la relación entre L_T y el ancho y largo de los testículos para los machos y el ancho de la glándula oviducal para las hembras, para determinar la talla en la cual estos órganos incrementan su tamaño, para la glándula oviducal esta relación se analizó para cada una de las etapas de madurez (inmaduro, maduro y preñada).

Se cuantificó el número de embriones de cada sexo presentes en cada hembra grávida, estimándose así la fecundidad promedio y se obtuvo la proporción de sexos, determinando si había una proporción de 1:1 mediante una prueba de χ_2 . La talla de nacimiento se estimó a partir del punto medio entre el tamaño máximo registrado de los embriones y la talla mínima de los organismos inmaduros con marca de nacimiento (cicatriz umbilical). La temporada de nacimiento y periodo de gestación se estimó por medio de la talla de los embriones, el diámetro máximo de los oocitos y la presencia de neonatos a lo largo del año. Se analizó la relación entre el número de embriones y la L_T de las hembras preñadas, para determinar si el tamaño influye en la cantidad de embriones que pueden tener.

Resultados

Se muestreó un total de 1469 organismos (715 machos y 754 hembras), con una proporción sexual de 1.05H:1M, sin diferencias significativas respecto a la proporción 1:1 ($\chi^2 = 1.03$; p>0.05). Los meses en que se registra la especie en la pesquería, fueron de febrero a noviembre de cada año (con excepción de mayo a julio después del 2012 debido al periodo de veda establecido en el Pacífico Mexicano), con variación estacional entre las distintas zonas de muestreo, siendo común los primeros meses del año en la zona sur, a mediados del año en la zona centro y al final de año en la zona norte.

Las tallas de los organismos oscilaron entre 45–153 cm de L_T (promedio= 75.3 cm, desviación estándar= 11.1 cm). En la zona sur se registraron ejemplares de talla mayor, las hembras presentaron mayor talla (153 cm de L_T) con respecto a los machos (116 cm de L_T), sin encontrar diferencias significativas entre la L_T promedio de ambos sexos ($t_{0.05, 1469}$ =-14.93) (Fig. 4). Alrededor del 11% de los organismos muestreados sobrepasaron la L_T máxima reportada previamente.



Figura 4. Distribución de tallas por sexo de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

Se analizaron las gónadas de 685 organismos (401 machos y 284 hembras), a partir de las características macroscópicas y el análisis histológico fue posible identificar su estado de madurez. Todos los ejemplares machos inmaduros de M. henlei analizados en el presente estudio no tenían articulados (rotación) los mientras que todos los organismos maduros presentaron aonopterigios. gonopterigios calcificados capaces de rotar. La rotación de los gonopterigios no se consideró por sí misma como evidencia de madurez, sólo el conjunto de ambas características con la condición de calcificación completa. Machos y hembras inmaduros presentaron tallas de 45–81 cm de $L_{\rm T}$; mientras los organismos maduros (85.8% del total de los organismos registrados) presentaron tallas mayores a los 61 cm de $L_{\rm T}$. No se encontraron diferencias significativas entre la talla de ambos sexos por estadios de madurez ($t_{0.05, 98}$ =-0.59 para inmaduros y $t_{0.05, -13.89}$ =-0.59 para maduros) (Fig. 5). Se registraron hembras preñadas a partir de los 65 cm de L_{T} , en los meses de abril, mayo, agosto y noviembre, con 41% del total de las hembras registradas. En la zona norte (campo pesquero de Bahía Tortugas) el 95% de las hembras capturadas se encontraban preñadas (Fig. 6).



Figura 5. Distribución de tallas por estadio de madurez para *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.



Figura 6. Distribución temporal por estadio de madurez para *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

La L_{50} estimada para machos (63.84 cm de L_{T} , desviación estándar= 6.03) fue ligeramente menor que en las hembras (65.68 cm de L_{T} , desviación estándar= 7.43). La L_{m50} estimada en el norte de la costa occidental de BCS fue de 67.08 cm de L_{T} (desviación estándar= 9.8) (Fig. 7) (Tabla I), ligeramente mayor a la de L_{50} para hembras como se esperaba.



Figura 7. Talla media de madurez para machos y hembras de *Mustelus henlei* y talla de maternidad.

El aparato reproductor de las hembras estuvo conformado por un solo ovario funcional (ovario izquierdo), dos glándulas oviducales y dos úteros (Fig. 8). Las hembras inmaduras presentaron glándulas oviducales de 3–8 mm de largo y un ancho <10 mm; mientras que en las hembras maduras tuvieron una glándula oviducal de 10–15 mm de largo y 10–20 mm de ancho. No se encontró una relación entre el crecimiento de la glándula oviducal con respecto a la $L_{\rm T}$ en cada estadio de madurez (inmaduro, maduro y preñada) (r^2 = 0.27, 0.07 y 0.008 respectivamente; p<0.05).



Figura 8. Aparato reproductor de hembras de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur; a) Inmaduro, b) Maduro.

El análisis histológico del ovario en hembras inmaduras mostró las primeras fases de la ovogénesis por la presencia de oocitos con un diámetro promedio de 2 mm delimitados por el epitelio folicular y capa granulosa poco diferenciado (Fig. 9). Las hembras maduras presentaban oocitos con un diámetro de 6–12 mm, con un promedio de 9 mm de diámetro, el epitelio folicular se encontraba diferenciado en las cuatro capas que lo conforman (de adentro hacia afuera): zona pelúcida, capa granulosa, lámina basal y las células de la teca (Fig. 10). El diámetro máximo de los oocitos se registró en abril.



Figura 9. Corte histológico del ovario en hembras inmaduras de *Mustelus henlei* mostrando ovocitos delimitados por epitelio folicular poco diferenciado. Técnica de tinción de Mallory; Aumento a 12X.



Figura 10. Corte histológico del ovario en hembras maduras de *Mustelus henlei* presentando ovocitos con epitelio folicular completamente desarrollado en las cuatro capas que lo conforman (de adentro hacia afuera): zona pelúcida, capa granulosa, lámina basal y las células de la teca. Técnica de tinción de Mallory; Aumento a) 10X; aumento b) 40X.
En la estructura histológica de la glándula oviducal se identificaron con claridad las cuatro zonas características: zona club, zona papilar, zona baffle y zona terminal (Fig. 11) (Hamlett *et al.* 2002; Hamlett, 2005); las cuales presentan un epitelio columnar simple ciliado con invaginación del lumen, mostraron acinos conformados por células secretoras y células ciliadas. La presencia de esperma se identificó durante el mes de abril en la zona terminal, formando conglomerados en el centro de los acinos (Fig. 12).



Figura 11. Panorámica de la glándula oviducal de *Mustelus henlei* mostrando las cuatro zonas que lo conforman (de ovario hacia útero): Zona club, Zona papilar, Zona bafle, Zona terminal. Técnica de tinción Ácido periódico de Schiff; Aumento 2.5X.



Figura 12. Almacenamiento de esperma en la zona terminal de la glándula oviducal de *Mustelus henlei*. Técnica de tinción Ácido periódico de Schiff; Aumento 40X

La especie *Mustelus henlei* presento una reproducción vivípara placentaria, en las primeras fases del desarrollo embrionario presenta una etapa aplacentaria donde el embrión se alimenta exclusivamente de vitelo (fig. 16) y después se establece una conexión con la madre a través de la formación del cordón umbilical siendo su alimentación a partir de la madre hasta terminar su desarrollo (fig. 14). El número de embriones encontrados por hembra varió entre 1–20 embriones (promedio = 9, desviación estándar= 5.021, n= 41), encontrándose una relación lineal (y = a + bL_T) con la talla de las hembras (r^2 = 0.57, n= 41; p>0.05) (Fig. 13 y 14) (Tabla I). La proporción sexual embrionaria fue de 0.76H:1M, sin diferencias significativas respecto a la proporción 1:1 (X² = 0.92; p>0.05).



Figura 13. Relación entre el número de embriones y longitud total de hembras de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

Tabla I. Parámetros de maternidad y madurez para hembras y machos de Mustelushenlei en la costa occidental de Baja California Sur.

Variable	Estimación	Error estándar		
a (fecundidad)	-22.34	3.60		
b (fecundidad)	0.396	0.042		
L50 hembras (cm)	65.68	0.76		
L95 hembras (cm)	73.67	1.29		
L50 machos (cm)	63.84	0.57		
L95 machos (cm)	74.46	1.14		
L50 maternidad (cm)	67.08	0.97		
L95 maternidad (cm)	77.03	2.18		



Figura 14. A) Anatomía interna de la cavidad abdominal de hembra de *Mustelus henlei*; b) Embriones de en *Mustelus henlei.*

Los primeros estadios embrionarios (15–25 mm de L_T) fueron observados en hembras capturadas en la región norte, en agosto, donde el 95% de las hembras capturadas en ese mes se encontraron preñadas; el máximo tamaño de embriones (25.5 cm de L_T , promedio= 19.83 cm desviación estándar= 6.03) fue registrado en la región sur en abril. Se estimó una talla de nacimiento de 35.2 cm de L_T y un ciclo embrionario de 10–11 meses a partir del desarrollo de los embriones, probablemente iniciando su desarrollo antes de agosto, cuando ya son visibles en el útero, y lo completan en mayo-junio; los organismos neonatos fueron encontrados en agosto (Fig. 15 y 16).



Figura 15. Variación temporal de la longitud del embrión y diámetro del ovocito en hembras de *Mustelus henlei* para la costa occidental de BCS. El número arriba del símbolo representa el tamaño de muestra mensual, la flecha continua muestra el mes dónde los embriones presentaron la mayor talla y la flecha punteada el mes donde los embriones ya eran visibles en el útero.



Figura 16. Primeros estadios embrionarios de *Mustelus henlei* registrados en la zona norte de la costa occidental de Baja California Sur (Bahía Tortugas), durante el mes de Agosto.

El aparato reproductor en machos estuvo conformado por ambos testículos funcionales, epidídimos pareados y vesícula seminal (Fig. 17). En machos inmaduros los testículos presentaron un largo <5 cm y ancho de 1.0 cm en promedio; mientras que en los machos maduros se registró un largo de 6.5 cm y ancho de 1.4 cm en promedio. Se encontró una relación entre el largo del testículo y la L_T ($r^2 = 0.52$, n=54; p>0.05) (Fig. 18).



Figura 17. Anatomía del aparato reproductor de machos de Mustelus henlei.



Figura 18. Relación entre la longitud del testículo y la longitud total de machos de *Mustelus henlei* para la costa occidental de Baja California Sur.

Los gonopterigios de los machos inmaduros midieron <8 cm de longitud y no se encontraban calcificados; mientras que los organismos maduros presentaron gonopterigios de 6–14 cm de longitud (promedio = 8 cm). No se encontró una relación entre la longitud del gonopterigio y la L_T ($r^2 = 0.28$; p<0.05).

A partir del análisis histológico en los testículos, las primeras fases de la espermatogénesis fueron identificados en organismos inmaduros (\leq 51.0 cm T_L), se observó el epitelio germinativo, espermatogonias y espermatocistos (Fig. 19a). Se encontraron espermatozoides completamente desarrollados en los testículos de machos maduros (>63.0 cm de L_T) (Fig. 19b), agrupados en manojos compactos organizados, dirigiéndose hacia la periferia del espermatocisto y asociados con las células de Sertoli, listos para ser expulsados del testículo y pasar por el epidídimo, ductos deferentes y ser depositados en la vesícula seminal, donde son almacenados. Se observó almacenamiento de esperma en machos dentro de la vesícula seminal en forma de espermatozeugmata (Fig. 20).



Figura 19. Análisis histológico del testículo en machos de *Mustelus henlei*. a) Primeras fases de la espermatogénesis; 1: espermatogonias, 2: luz del espermatocisti; Técnica de tinción de Feulgen; Aumento 20X; b) Estados avanzados de la espermatogénesis mostrando paquetes de espermatozoides completamente desarrollados. Técnica de tinción de Feulgen; Aumento 40X.



Figura 20. Almacenamiento de esperma en la vesícula seminal formando espermatozeugmata. Técnica de tinción de Feulgen; Aumento a) 10X; b) 40X.

Discusión

A pesar de que *M. henlei es* importante en las capturas del Noroeste de México, las investigaciones de la reproducción de la especie en el Pacífico mexicano, han tenido poca atención y solo existe publicado el trabajo de Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki (2008), de la zona norte del Golfo de California. En las costas de Costa Rica existe un segundo estudio para la especie en el ámbito reproductivo (Clarke *et al.* 2014).

Durante el presente estudio se registró una talla máxima mayor (153 cm) a la reportada en diferentes estudios de *M. henlei* en el Golfo de California (90.5 cm de L_T) (Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008), California, EEUU (100 cm de L_T) (Yudin & Cailliet, 1990) y Costa Rica (66.5 cm of L_T) (Clarke *et al.* 2014).

Las diferencias de tallas en las diferentes regiones estudiadas podrían atribuirse a diferencias poblacionales o a la selectividad del arte de pesca empleada y la zona de captura. La especie *Mustelus henlei* es capturada en la costa occidental de Baja California Sur mediante el uso de redes, con luz de malla de hasta 15 cm y colocadas a profundidades de hasta 100 m; mientras que en el norte del GC la captura se realiza con palangres de fondo, redes de arrastre y redes de enmalle con una luz de malla de menor tamaño (10 cm) a profundidades entre 80-100 m (Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008). En California, *M. henlei* se captura por medio de redes de enmalle, redes de trasmallo y redes de arrastre, pero puestas a profundidades menores a los 38.1 m (Yudin & Cailliet, 1990).

En el presente estudio las hembras presentaron tallas más grandes que los machos en el área de estudio, similar a lo reportado para la especie en GC (Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008), California (Yudin & Cailliet, 1990) y Costa Rica (Clarke *et al.* 2014); como ha sido reportado para todos los mustélidos como *M. antarcticus* (Walker, 2007), *M. canis* (Conrath & Musick, 2002), *M. lenticulatus* (Francis & Mace, 1980), *M. mustelus* y *M. palumbres* (Smale & Compagno, 1997) y *M. manazo* (Tanaka & Mizue, 1979). Las diferencias en tamaño podrían estar relacionadas a la estrategia reproductiva, si se considera que las hembras alcanzan un mayor tamaño al mantener a los embriones en desarrollo dentro de su cuerpo (Walmsley-Hart *et al.* 1999).

La estacionalidad en la abundancia de *M. henlei* dentro de las capturas a lo largo de la costa occidental de BCS pueden atribuirse a un comportamiento migratorio, asociado a factores reproductivos o de alimentación (Campos *et al.* 2009). En la Bahía de Tomales, California, se han registrado movimientos migratorios de 15.3 km/día en promedio, durante verano e invierno, mostrando un cierto grado de fidelidad al sitio (Campos *et al.* 2009). Se ha sugerido que la especie puede viajar grandes distancias (Sandoval-Castillo & Beheregaray, 2015).

Esta capacidad de movimiento ha sido reportada para otros Mustelidos, como *M. lenticulatus*, los cuales pueden recorrer distancias mayores a 1,000 km en un mes en las costas de Nueva Zelanda (con un máximo de 21 km por día) (Francis, 1988) ó *M. antarticus,* del cual se han registrado movimientos de hasta 2,200 km en las costas de Australia (Francis, 1988); Para varias especies del género *Mustelus* se han reportado patrones de movimiento estacional, relacionados con cambios en la temperatura del agua, como sucede con *M. canis* en el norte de Carolina y la Bahía de Cape Cod (Bigelow & Schroeder, 1948), *M. norrisi* en Florida (Bigelow & Schroeder, 1948; Clark & Von Schmidt, 1965), *M. californicus* en California (Compagno, 1984) y M. *antarcticus* en Australia (Francis, 1988).

Se ha sugerido que los patrones de movimiento podrían estar relacionados con la reproducción, para que los embriones estén expuestos a temperaturas favorables durante su desarrollo (Francis, 1988); Asimismo, la búsqueda de alimento por parte de las hembras, al necesitar acumular reservas de energía para la nutrición de los embriones durante su desarrollo, ha sido sugerido también como una explicación para la migración de *M. lenticulatus* (Francis & Mace, 1980; Francis, 1988). La costa occidental de BCS se caracteriza por una alta productividad en diferentes regiones y temporadas. Lo que propicia que diferentes especies de elasmobranquios puedan realizar migraciones en toda la península en busca de sus presas con mayor abundancia (Block *et al.* 2011). Sin embargo, la falta de estudios de telemetría limita el conocimiento de las causas de migración para *M. henlei.*

En el presente estudio para *M. henlei* se estimó por primera vez la talla de madurez, basada en un modelo logístico para la costa occidental de BCS, que representa la talla a la cual el 50% de la población ha alcanzado su madurez. Además, las etapas de madurez fueron determinadas y validadas mediante análisis histológico. Por otra parte, se estimó por primera vez L_{m50} para la especie, la talla en la cual el 50% de hembras maduras están preñadas y contribuirán a la siguiente cohorte (Walker, 2005a).

La estimación de L_{m50} permitió validar *que M. henlei* presenta un ciclo reproductivo anual en Bahía Tortugas (al norte de la costa occidental de BCS). Aunque en el sur y centro de la costa occidental de BCS no pudo ser validado, la presencia de embriones completamente desarrollados así como oocitos grandes (hasta 12 mm) indica que podrían ser similares a lo encontrado en Bahía Tortugas.

En el presente estudio el análisis histológico fue realizado por primera vez como una herramienta complementaria que contribuyó a validar el conocimiento de la reproducción de la especie; mientras que en investigaciones anteriore solo se realizarón de observaciones macroscópicas (Yudin & Cailliet, 1990; Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008; Clarke et al. 2014). Se observó que tanto machos como hembras de la costa occidental de BCS alcanzan la madurez a mayores tallas que las poblaciones del GC (Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008), California (Yudin & Cailliet, 1990) y Costa Rica (Clarke *et al.* 2014) (Tabla II).

En el presente estudio se utilizaron los análisis histológicos del testículo y la longitud y condición de los gonopterigios (libre rotación y calcificación completa) para machos, y la presencia de embriones, oocitos >6 mm de diámetro y los análisis histológicos de ovario y glándula oviducal para hembras como criterios para determinar la madurez.

Estudios anteriores utilizaron diferentes criterios para determinar la madurez. Yudin y Cailliet (1990) utilizaron la relación entre la longitud de los gonopterigios y L_T para machos, y la presencia de embriones y oocitos> 10 mm de diámetro; mientras que Pérez-Jiménez y Sosa-Nishizaki (2008) utilizaron la longitud y condición de los gonopterigios (libre rotación) para machos, y el diámetro de los oocitos, el tamaño

30

de la glándula oviducal y el ancho del útero (>8.1 mm, >11 mm, >12 mm respectivamente) para hembras; y Clarke *et al.* (2014) utilizaron la longitud y condición de los gonopterigios (calcificación) para machos, y ovocitos presentes en el ovario y el desarrollo de la glándula oviducal para hembras.

Tabla II. Comparación de los parámetros reproductivos de poblaciones de *Mustelus henlei* en el Pacífico Oriental. L_T = longitud total.

Parámetros reproductivos	California (Yudin & Cailliet, 1990)	Golfo de California (Pérez-Jiménez & Sosa- Nishizaki, 2008)	Costa Rica (Clarke <i>et</i> <i>al.</i> 2014)	Costa occidental de Baja California Sur (este estudio)
Ciclo reproductivo	-	Anual	-	Anual
Talla de madurez (cm de L_T) machos	51–63	55–56	37.2	63.5
Talla de madurez (cm de L_T) hembras	52–66	57–66	39.7	65.8
Talla de nacimiento (cm de L_T)	19–30	28	-	35.2
Fecundidad	1–10	1–21	1–12	4–20
Periodo de gestación (meses)	10–11	10	-	10–11
Periodo de nacimiento	_	Enero-Abril	_	Mayo-Junio

Asimismo se encontraron diferencias con la fecundidad reportada para las poblaciones de la costa de California, GC y Costa Rica (Tabla II) (Yudin & Cailliet, 1990; Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008; Clarke *et al.* 2014). Las diferencias en los parámetros reproductivos (por ejemplo talla de madurez y fecundidad) podrían ser atribuidas a las variaciones en la temperatura del agua de cada zona de estudio; en la zona norte del GC, la temperatura superficial del mar varía de 18–28°C (Escalante *et al.* 2013); mientras que en las costas de California la temperatura varió de 18 a 20°C (Nezlin *et al.* 2004), dichas temperaturas son

considerablemente diferentes a las que se pueden registrar para la costa occidental de BCS (12–30 °C) (Sicard-González *et al.* 2012).

El número de embriones que puede producir una hembra es ampliamente variable entre las diferentes especies de elasmobranquios. Una relación entre el número de embriones y la L_T , como lo encontrado para *M. henlei* en el presente estudio, ha sido reportado para otros elasmobranquios, por ejemplo *M. antarcticus* (Walker, 2007), *M. schmitti* (Siider *et al.* 2005), *M. lunulatus* y *M. californicus* (Perez-Jimenez & Sosa-Nishizaki, 2010). Esta relación sugiere que las hembras más grandes pueden tener un tamaño de camada más grande (Clarke *et al.*, 2014), lo cual podría relacionar la capacidad de la población para aumentar en tamaño con el número de hembras más grandes presentes.

La proporción sexual 1:1 en embriones de *M. henlei* encontrada en este estudio es comparable a la reportada para varias poblaciones de tiburones como *M. antarcticus* (Walker, 2007), *Galeorhinus galeus* (Walker, 2005a), *Squalus acanthias* (Hanchet, 1988), *Squalus megalops* (Braccini *et al.* 2006) y *Triakis semisfaciata* (Ebert & Ebert, 2005).

El periodo de nacimiento se estimó de mayo a junio para el área estudiada; basado en el registro de embriones en abril con talla cercana a la talla de nacimiento reportada (28 cm de L_T) en el norte del GC; aunque en esta zona se estimó el periodo de nacimiento de enero a abril (Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008). Esta diferencia podría atribuirse a las condiciones ambientales. Variaciones de temperatura han sido asociadas al periodo de alumbramiento observado en *M. antarcticus* (Walker, 2007) y *M. manazo* (Yamaguchi *et al.* 2000).

Diferentes especies de Mustelidos presentan un ciclo anual como sucede en *M. antarticus* en el oeste del sur de Australia (Walker, 2007); *M. lenticulatus* en Nueva Zelanda (Francis & Mace, 1980), *M. canis* en el noroeste del Océano Atlantico (Conrath & Musick, 2002) y *M. manazo* en Japón (Yamaguchi *et al.* 2000). Considerando el máximo tamaño de los folículos para *M. henlei* y el completo desarrollo simultáneamente en abril, es posible proponer que esta especie presente un ciclo reproductivo anual continuo en BCS. Sin embargo, se ha demostrado que

32

algunas poblaciones pueden presentar diferentes periodicidades, relacionadas con las condiciones ambientales (Walker, 2007).

El aparato reproductor de los elasmobranquios presenta modificaciones y/o adaptaciones como estrategias evolutivas (Hamlett, 2005); algunas especies presentan dos ovarios funcionales como *Squalus acanthias, Squalus brevirostris Notorynchus masculatus* y *Carcharhinus anguineus* (Lutton *et al.* 2005); Otras especies, como sucede con *M. henlei*, presentan solo un ovario funcional; en el cual sucede el proceso de ovogénesis, al igual que la síntesis y secreción de hormonas (Lutton *et al.* 2005). Esta condición se presenta también en otras especies del género *Mustelus* (Carrier *et al.* 2004) como *M. antarcticus* (Walker, 2007), *M. lunulatus* y *M. californicus* (Observación Personal).

En elasmobranquios se ha registrado que la ovogénesis se presenta a una edad temprana de las hembras; las oogonías sólo se observan durante el desarrollo embrionario (McMillan, 2007; Serra-Pereira *et al.* 2011), de tal manera que las hembras inmaduras pueden presentar algún estado inicial de desarrollo de la ovogénesis (Serra-Pereira *et al.* 2011). Esto fue corroborado por las imágenes histológicas obtenidas de las primeras etapas de desarrollo de los folículos previtelogénicos, encontradas en hembras inmaduras de *M. henlei,* donde se observa el desarrollo inicial de la ovogénesis.

En el desarrollo de los oocitos, las primeras fases durante el crecimiento del oocito, el epitelio folicular cambia progresivamente su organización y se convierte en varias capas con la presencia de tres tipos de células: células pequeñas, intermedias y piriformes (Andreuccetti, 1999). Esta organización tiene una duración hasta el final del crecimiento de los oocitos, y en el transcurso su actividad cambia significativamente (Prisco *et al.* 2007). Las células piriformes se conectaran con el oocito mediante la formación de un puente intercelular, a través del cual los componentes citoplasmáticos serán transferidos (Andreuccetti, 1999).

En las fases avanzadas de las hembras maduras, tanto las células piriformes así como las pequeñas células del epitelio folicular, participan en la síntesis de vitelogenina, que se transfiere al oocito (Prisco *et al.* 2007). En esta etapa de

desarrollo inicia la vitelogénesis, cuando se presenta la pseudoestratificación del epitelio folicular y un aumento de la vascularización periférica entre las capas de la teca y el epitelio folicular. La vascularización periférica está relacionada con el transporte de los precursores de vitelo en el oocito (Andreuccetti *et al.* 1999).

En machos el desarrollo de los testículos está caracterizado por la diferenciación y maduración celular asociada con cambios en la composición y diámetro de los espermatocistos (Maruska *et al.* 1996). Los machos inmaduros presentaron los primeros estadios de la espermatogénesis, que consiste en el epitelio germinativo, células poco organizadas y/o espermatogonias primarias. Las espermatogonias primarias se encuentran en multiplicación activa por mitosis y están alineadas en la membrana basal, presentando gránulos de heterocromatina en el nucleosoma y un citoplasma con reducida presencia de organelos (en donde predominan las mitocondrias), los núcleos de las células de Sertoli se encuentran alineados hacia el lumen del espermatocisto.

Mientras que en los organismos maduros se encontraron espermatozoides completamente desarrollados, agrupados en paquetes compactos organizados, dirigiéndose hacia la periferia del espermatocisto y asociados con las células de Sertoli, listos para ser expulsados del testículo y pasar por el epidídimo, ductos deferentes y ser depositados en la vesícula seminal, donde son almacenados y cuando ocurre la cópula, el esperma pasa a la hembra vía los gonopterigios.

En el presente estudio se confirmó el almacenamiento de esperma ocurre en las glándulas oviducales de *M. henlei*; Este fenómeno ha sido reportado para otras especies de Mustelidos como *M. antarcticus*, que presenta un periodo corto de almacenamiento comprendido entre el final del periodo de parto y el siguiente periodo de ovulación (Walker, 2007). Otros tiburones en los cuales se ha reportado almacenamiento de esperma son *lago omanensis* (Hamlett *et al.* 2002), *Prionace glauca, Lamna nasus, Carcharhinus obscurus, C. plumbeus, Galeocerdo cuvier, Sphyrna lewini y S. tiburo* (Pratt, 1993).

La fertilización en los elasmobranquios es interna, sucede en la glándula oviducal donde el esperma puede ser almacenado por días, meses o años en la zona

terminal, en paquetes densos o de forma libre dependiendo de la especie (Hamlett *et al.* 2005). Esto permite que la hembra pueda garantizar la fertilización y controlar el momento de la fecundación, en consideración de las condiciones ambientales óptimas para la supervivencia de las crías (Maruzka *et al.* 1996). Esta estrategia es utilizada principalmente por especies altamente migratorias o que presenten una marcada segregación por sexo (Pratt, 1993).

La glándula oviducal presenta cuatro zonas diferentes; todas estas vistas a partir de un corte sagital y descritas para elasmobranquios por Hamlett *et al.* (1999). Esta organización dentro de la glándula oviducal es característica en todos los elasmobranquios. La relevancia de cada región glandular se correlaciona con las adaptaciones reproductivas de cada especie (Hamlett, 2005); Estas zonas tienen una función definida y presentan diferentes secreciones, las cuales son llevadas de las zonas de producción hacia el lumen de la glándula por medio de laminillas características de cada zona.

Los espermatozoides fueron localizados en acinos de la periferia de la zona terminal de la glándula oviducal, asociados a la mucosa de las células ciliadas. Pratt (1993) determinó que el tiempo de almacenamiento depende de la posición del esperma en la glándula oviducal. La actividad de los acinos en la zona terminal está relacionada con el almacenamiento, transporte y mantenimiento (nutrición) de los espermatozoides dentro de la glándula oviducal hasta el momento de la fertilización (Hamlett *et al.* 2002). Debido a que los espermatozoides estaban de forma libre en los túbulos con la cabeza lejos del lumen, podemos inferir que *M. henlei* presenta un almacenamiento a corto plazo.

El almacenamiento del esperma en los machos se localiza en la vesícula seminal (Pratt & Tanaka, 1994). En *M. henlei* se encontró el almacenamiento de esperma agrupado en espermatozeugmata, estas estructuras consisten de masas organizadas de esperma libre unidas con una matriz cohesiva formando masas ovoides o esféricas (Pratt & Tanaka, 1994). Este tipo de agregación del esperma ya ha sido reportado para otras especies de tiburones como *S. lewini, P. glauca y C. falciformis* (Pratt & Tanaka, 1994). Este empaquetamiento del esperma puede

considerarse como un mecanismo de mayor eficiencia al ser transferido a las hembras, con menor perdida durante el proceso de cópula en comparación con el esperma completamente fluido (Matthews, 1950).

Los parámetros reproductivos estimados para *M. henlei* en el presente estudio (fecundidad relativamente alta, ciclo reproductivo anual y una temprana maduración), permiten proponer que la especie tiene una productividad biológica relativamente alta entre los elasmobranquios, como en otros Mustelidos (Walker, 2005b). Asimismo fue posible establecer diferencias en algunos parámetros poblacionales con otras poblaciones presentes en el Pacífico Mexicano y Estados Unidos, resaltando la necesidad de la regionalización de las medidas de protección o manejo pesquero para la especie con base en los aspectos reproductivos que presentan cada población.

Las restricciones implementadas en 2012 para la pesquería mexicana de elasmobranquios, incluida la temporada de no pesca (veda) del 1 de mayo al 31 de julio de cada año (GACETA OFICIAL, 2007), parecen proteger el período reproductivo de *M. henlei* en la costa occidental de BCS. Sin embargo, el presente estudio proporciona nueva información sobre la biología reproductiva de M. henlei para diferentes regiones de la costa occidental de BCS, lo que podría contribuir a mejorar las medidas de manejo pesquero tendientes a lograr su uso sostenible. Nuestros resultados mostraron que la parte norte de la costa occidental de BCS es un área de reproducción importante, donde hasta el 95% de las capturas de M. henlei son hembras preñadas durante el mes de agosto, por lo que se podría proponer una extensión de la temporada de veda para esta área. Por otra parte, en la parte sur de la costa occidental de BCS es posible encontrar hembras con embriones próximos a nacer durante el mes de abril, lo cual sería importante para la protección. Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de la regionalización de las medidas de conservación y manejo basadas en esta nueva información reproductiva disponible, considerando tanto la distribución espacial como temporal de la especie.

36

CAPITULO 2. EDAD Y CRECIMIENTO

Introducción

La estimación de la edad y el crecimiento individual es de gran importancia para entender la dinámica de una población, permite calcular otros parámetros poblacionales o de historia de vida esenciales como la mortalidad natural, longevidad, crecimiento poblacional y rendimiento por recluta (Campana, 2001). Conocer los parámetros de historia de vida son útiles para el desarrollo de medidas de protección y manejo eficaces, en particular para especies consideradas vulnerables como los elasmobranquios (Ismen, 2003; Cailliet & Goldman, 2004).

La edad máxima, edad de madurez y los parámetros de crecimiento han sido calculados para las poblaciones de *M. henlei* en California (Yudin & Cailliet, 1990) y el norte del GC (Méndez-Loeza, 2008) a partir del conteo de bandas de crecimiento en sus vértebras y el ajuste del modelo tradicional de crecimiento de von Bertalanffy. Sin embargo, para la población de BCS no han sido estudiados, siendo necesario ya que estudios genéticos han demostrado que en aguas mexicanas existen al menos tres poblaciones de la especie, una dentro del GC y dos más distribuidas en la costa occidental de los estados de Baja California (BC) y BCS respectivamente (Sandoval-Castillo & Beheregaray, 2015). A la vez se ha demostrado la variación de los parámetros de crecimiento de algunas especies de tiburones entre sus poblaciones (Branstetter *et al.* 1987; Lombardi-Carlson, 2003), en particular para algunas especies del mismo género como *M. manazo* o *M. californicus* (Cailliet *et al.*, 1990), ya sea por diferencias en las metodologías utilizadas como por variables ambientales como el caso de *M. antarcticus* (Walker *et al.*, 1998), haciendo necesario este estudio.

El conteo de las bandas de crecimiento en vértebras es el método más utilizado para estimar la edad de los elasmobranquios (Ismen, 2003; Cailliet, 2006; Campana, 2014) y el modelo de von Bertalanffy es el más usado para estimar su crecimiento (Cailliet *et al.* 2006). El enfoque multimodelo es una tendencia reciente

en los estudios de crecimiento que ayuda a evaluar diferentes modelos y seleccionar el que mejor describa el crecimiento de una especie evitando posibles sesgos al seleccionar alguno a *priori* (Katsanevakis, 2006; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014), sin embargo, este enfoque nunca se ha adoptado para *M. henlei*.

Los estudios previos para describir el crecimiento de *M. henlei* han utilizado únicamente el modelo de von Bertalanffy, desconociéndose la conveniencia de otro tipo de modelos. Por lo que se evalúa la conveniencia en el uso de distintos modelos para describir el crecimiento de *M. henlei* a partir de la estimación de edades mediante el conteo de las bandas de crecimiento en vértebras, generando así los parámetros de crecimiento necesarios para realizar los análisis demográficos.

Objetivo General

Determinar el crecimiento de *Mustelus henlei* a partir de edades estimadas mediante el conteo de bandas de crecimiento en vértebras cervicales, de individuos provenientes de la costa occidental de Baja California Sur.

Objetivos Específicos

Analizar la relación entre la vértebra y la longitud total.

Determinar la periodicidad de formación de las bandas de crecimiento.

Establecer la edad de los organismos por medio del conteo de las bandas de crecimiento.

Describir la estructura por edades de Mustelus henlei.

Evaluar y comparar cuatro modelos de crecimiento (von Bertalanffy y Gompertz de tres y dos parámetros) para machos y hembras de *M. henlei*.

Definir el modelo de crecimiento que mejor se ajuste a los datos de edadlongitud.

Comparar si existe diferencia en el crecimiento entre sexos.

Estimar la edad de primera madurez

Materiales y Métodos

Se extrajeron de dos a ocho vértebras de la zona cervical de cada ejemplar, las cuales se congelaron para su posterior análisis en el laboratorio (Fig. 21). El arco neural, las apófisis y el tejido conjuntivo circundante fueron removidos con un bisturí y agua caliente. Las vértebras ya limpias se colocaron en alcohol al 70% durante una semana, posteriormente se secaron a la sombra.



Figura 21. Representación de la columna vertebral y la zona de extracción (recuadro rojo) de las vértebras utilizadas en *Mustelus henlei*. Tomado de Méndez-Loeza (2008).

Se realizaron cortes longitudinales de las vértebras con una cortadora de baja velocidad con cuchilla con borde de diamante Isomet (Buehler), con grosor de 0.3–0.4 mm. A partir de los cortes se midió el radio de la vértebra (RV) hasta la décima de mm más cercano, desde el foco hasta el margen distal del *corpus calcareum* (Fig. 22), utilizando el programa Sigma Scan Pro5. El RV se correlacionó con la L_T de los organismos usando un análisis de regresión lineal simple:

$$RV = a + b(L_T)$$

donde b y a son la pendiente y la ordenada al origen respectivamente.

Se probaron tres métodos para mejorar la visibilidad de las bandas de crecimiento en los cortes, que consistieron en la visualización sin tinción y con tinción usando fucsina ácida, cristal violeta y verde claro (Pearse, 1968; Modificado de Humason, 1979). La solución de fucsina ácida fue preparada mezclando 1.0 gr de fucsina ácida con 100 ml de etanol al 70%, mientras que las soluciones de verde claro y cristal violeta mezclando 1.0 gr de cada soluto en 100 ml de agua destilada. Todas las soluciones fueron filtradas y guardadas en frascos ámbar. Después de cada tinción se hicieron dos lavados en etanol al 70% para eliminar la sobre exposición al colorante.

Las bandas de crecimiento fueron visualizadas con un microscopio estereoscópico con luz reflejada. Las imágenes fueron digitalizadas con una cámara Zeiss Axiocam ICc1 de 1.4 megapíxeles de resolución. Para el conteo sólo se tomaron en cuenta aquellas bandas visualizadas en ambas partes del *corpus calcareum*, ya que en la intermedialia no se distinguían completamente (Fig. 22).



Figura 22. Corte transversal de una vértebra de *Mustelus henlei*. Bn = banda de nacimiento; R = radio de la vértebra; Rb = radio de la última banda translúcida completamente formada; Rb-1 = radio de la penúltima banda translúcida; Cc = *corpus calcareum*; i= intermedialia.

Dos lectores realizaron dos conteos independientes no consecutivos de las bandas de crecimiento, sin saber el sexo, mes de captura y talla del organismo para evitar posibles sesgos. La precisión de los conteos de cada lector (intralector) y entre ambos lectores (interlector), se estimó mediante el coeficiente de variación (CV) (Chang, 1982) y el índice de error promedio porcentual (APE) (Beamish & Fournier, 1981):

$$CV = \left\{ \frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N} \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^{R} \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R - 1}}}{X_j} \right\} \times 100$$
$$APE_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N} \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^{R} \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right] \times 100\%$$

donde *N* es el número de muestras, *R* es el número de veces que se leyó la muestra, X_{ij} es la edad *i* determinada para el organismo *j* y X_j es el promedio de las edades determinadas para el organismo *j*.

Se realizaron gráficos de sesgo para determinar posibles sesgos sistemáticos entre los conteos de cada lector y ambos lectores (Campana, 2001).

La periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento se validó de manera indirecta mediante el análisis de tipo de borde, calculando el porcentaje mensual de vértebras con borde translúcido y opaco durante los meses muestreados. La correlación entre la temperatura superficial del mar (TSM) promedio en el área de estudio con respecto a la periodicidad de formación de las bandas de crecimiento fue analizada gráficamente utilizando las temperaturas registradas en la zona por Sicard-González *et al.* (2012) e INAPESCA (2014). También se utilizó el método del incremento marginal (IM) para estimar el tiempo de formación:

$$IM = \frac{(RV - r_b)}{(r_b - r_{b-1})}$$

donde *RV* es el radio de la vértebra, r_b es el radio de la última banda translúcida completamente formada y r_{b-1} es el radio de la penúltima banda. Se analizó cuantitativamente la formación de bordes translucido u opaco por mes con el método de Okamura y Semba (2009) ajustándose tres modelos de formación: anual, bianual y acíclica. Este método utiliza el Criterio de Información de Akaike (AIC) para comparar modelos de ajuste a los datos y determinar la periodicidad de formación. De igual manera se aplicó el método de Okamura *et al.* (2013) a los datos de IM para analizar la periodicidad de formación de las bandas de crecimiento, utilizando el AIC para determinar el modelo de mejor ajuste (anual, bianual o acíclica).

La edad de los organismos fue estimada a partir del conteo de las bandas translúcidas menos uno, asumiéndose que la primera banda correspondía a la marca de nacimiento. Se realizaron histogramas de frecuencia para analizar la estructura de edades de las capturas por sexo, los cuales fueron comparadas por medio de una t de student.

Se ajustaron cuatro modelos de crecimiento a los datos de longitud-edad de machos y hembras para determinar el que mejor describía el tipo de crecimiento de *M. henlei*, incluyendo el modelo tradicional de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros (1938) (Ec. 1) y su versión de dos parámetros (Ec. 2) propuesta por Fabens (1965):

$$L_T = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$
(Ecuación 1)
$$L_T = L_{\infty} (1 - be^{-kt}), b = (L_{\infty} - L_0/L_{\infty})$$
(Ecuación 2)

Con el fin de comparar modelos que describen el crecimiento de manera distinta se utilizó el modelo Gompertz, también en sus versiones de tres (Ec. 3) y dos parámetros (Ec. 4) (Ricker, 1979):

$$L_T = L_{\infty} e^{-e^{(-k(t-t_0))}}$$
 (Ecuación 3)
$$L_T = L_0 e^{G(1-e^{-kt})}, G = ln(L_{\infty}/L_0)$$
 (Ecuación 4)

En todos los modelos L_T es la longitud a la edad t, L_{∞} es la longitud asintótica, k es la velocidad a la cual se alcanza L_{∞} . En los modelos de dos parámetros L_0 es la longitud de nacimiento (352 mm de L_T , a partir del capítulo de reproducción) y en los de tres parámetros t₀ es la edad teórica a la longitud cero. Los parámetros de los modelos de crecimiento fueron estimados minimizando la suma de cuadrados para cada sexo mediante el programa R. Para comparar los parámetros de crecimiento entre hembras y machos se utilizó la prueba de razón de máxima verosimilitud de Kimura (1980).

Para determinar el modelo de crecimiento que mejor se ajusta a los datos se utilizó el AIC, la diferencia de AIC (Δ AIC) y el peso de Akaike (*w*_i) (Akaike, 1998; Burnham & Anderson, 2002):

$$AIC = n x ln(MSE) + 2K$$
$$\Delta AIC = AIC_i - minAIC$$
$$w_i = \frac{\exp(-\frac{\Delta AIC}{2})}{\sum_{r=1}^{R} \exp(\frac{\Delta AIC}{2})}$$

donde n es el número de total de muestras; MSE es el cuadrado medio de los residuales; K es el número de parámetros del modelo; AICi es el valor de AIC del modelo i; minAIC es el valor de AIC del mejor modelo; R es el número de funciones de crecimiento analizadas.

A partir de la selección del mejor modelo, se obtuvo la edad media de madurez sustituyéndose los valores de los parámetros de crecimiento determinados y la talla media de madurez estimada previamente en el apartado de reproducción (63.5 cm de L_T para los machos y 65.8 cm de L_T para las hembras).

Resultados

Se analizaron las vértebras de 301 organismos (102 machos y 199 hembras) capturados de febrero a noviembre durante los años de 2018 a 2016, excepto mayo y julio. No se registraron tampoco organismos en las capturas durante enero y diciembre.

El intervalo de tallas estuvo entre 45.0 y 109.4 cm de L_T ; el grupo de las hembras tuvieron una longitud máxima significativamente mayor (longitud máxima observada= 109.4 cm de L_T) que los machos (longitud máxima observada = 85.8 cm de L_T) (t_{0.05, 294}=6.42; p<0.05) (Fig. 23).



Figura 23. Distribución de tallas utilizadas en el análisis de edad y crecimiento de *Mustelus henlei* capturado por la pesca artesanal en la costa occidental de Baja California Sur.

Una fuerte correlación entre RV y L_T fue encontrada cuando se conjuntaron los datos de ambos sexos (RV = $0.0055L_T - 0.7222$, r² = 0.60; p<0.05, p=2.2E-16), no habiendo diferencias significativas entre sexos(Fig. 24).





La tinción con fucsina ácida resultó ser el método más conveniente para visualizar las bandas de crecimiento en los cortes de las vértebras, presentando los valores menores de error en los conteos de las bandas (APE y CV intralector= 2.82% y 3.99%, interlector= 7.46% y 10.6% respectivamente). La tinción con cristal violeta produjo valores ligeramente mayores de error en los conteos de las bandas de crecimiento (APE y CV intralector= 3.76% y 5.32%, interlector= 12.66% y 17.91% respectivamente) pero también aceptables, mientras que con la tinción con verde claro y sin usar tinción no se observaron las bandas de crecimiento (Fig. 25). No se observaron sesgos sistematicos entre los conteos inter e intra lector usando la tinción de fucsina ácida (Fig. 26).



Figura 25. Pruebas de visualización de las bandas de crecimiento en cortes transversales de vértebras de *Mustelus henlei*. a) Sin tinción; b) Tinción con verde claro; c) Tinción con cristal violeta; d) Tinción con fucsina ácida.





El análisis de tipo de borde de las vértebras indicó que las bandas de crecimiento translúcidas se forman principalmente durante la primera mitad del año (febrerojunio) cuando la TSM promedio varía de 15 a 20°C; no obstante, en febrero el número de observaciones fue menor (Fig. 27a). Por su parte las bandas opacas se forman principalmente en la segunda mitad del año (agosto y noviembre) cuando la TSM promedio incrementa de 20 a 25°C (Fig. 27). El modelo de formación anual fue el que mejor se ajustó al porcentaje de bordes opacos durante el año (AIC = 356.37), en comparación a los modelos de formación acíclica (AIC = 406.79) y bianual (AIC = 377.69).

El IM indicó también que la formación de las bandas opacas se incrementa hacia finales del año (Fig. 27b). El análisis de Okamura *et al.* (2013) mostró un mayor soporte de la hipótesis de formación de las bandas anual (AIC = 43.2804), en comparación a la formación acíclica o bianual (AIC = 61.20 y 62.12 respectivamente).







La edad máxima estimada fue de 12 años para las hembras (para un organismo de 99 cm de L_T) y ocho años para los machos (para un organismo de 84.0 cm de L_T .), sin embargo, no se registraron hembras de 10 y 11 años de edad, ni machos de un año de edad (Fig. 28). Se encontraron diferencias significativas entre las edades de ambos sexos (t_{0.05, 301}=3.29).



Figura 28. Estructura de edades de *Mustelus henlei* capturados en la pesquería artesanal de la costa occidental de Baja California Sur.

De acuerdo al AIC, el modelo de von Bertalanffy de tres parámetros fue el que mejor se ajustó a los datos de longitud-edad de los machos, de igual manera, el modelo de Gompertz de tres parámetros mostró tener un buen soporte (Tabla III, Fig. 29a); por otra parte, el modelo de von Bertalanffy de dos parámetros fue el que tuvo un mejor ajuste a los datos de las hembras, al igual el modelo de Gompertz de dos parámetros mostró también un buen soporte (Tabla III, Fig. 29b).



Figura 29. Curvas de crecimiento para machos (a) y hembras (b) de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

Tabla III. Parámetros de crecimiento de hembras y machos de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur, estimados mediante cuatro modelos de crecimiento. vB3 = von Bertalanffy de 3 parámetros; vB2 = von Bertalanffy de 2 parámetros; G3 = Gompertz de 3 parámetros; G2 = Gompertz de 2 parámetros; los valores en negro representan los mejores pesos de AIC (w_i).

	V	B3	vB2		G3		G2	
Parámetro	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
L∞	86.0	99.7	79.0	99.9	85.2	97.1	77.9	95.6
Error estándar	6.12	3.44	1.0	2.42	5.37	2.65	0.82	1.64
k	0.23	0.25	0.53	0.25	0.26	0.34	0.68	0.38
Error estándar	0.11	0.04	0.04	0.02	0.11	0.04	0.04	0.02
t_O	-4.23	-1.65	_	_	-3.03	-0.22	_	-
Error estándar	2.17	0.48	_	_	1.40	0.26	_	_
AIC	735.48	1564.95	735.65	1562.96	738.41	1564.31	741.47	1563.15
ΔAIC	0	1.99	2.93	0	0.17	1.35	5.99	0.19
Wi	0.46	0.13	0.10	0.35	0.42	0.18	0.02	0.32

Se encontraron diferencias significativas entre las curvas de crecimiento de machos y hembras para todos los modelos de crecimiento utilizados (p>0.05 en todos los casos) (Fig. 30), siendo ligeramente mayor *k* para las hembras en los modelos de tres parámetros de von Bertalanffy y Gompertz con respecto a los machos, y viceversa en los modelos de dos parámetros; por otra parte, la L_{∞} fue mayor para las hembras en todos los modelos.





La edad de madurez estimada para hembras (2.55 años) con el modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros (L_T =99.9*(1-0.64*e^{-0.25*t}) fue mayor al de los machos (1.59 años) a partir del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros. La longitud de madurez de las hembras correspondió al 60% de la L_T máxima observada y la edad de madurez al 20.5% de la edad máxima estimada; mientras que para los machos correspondieron a 74% de la L_T máxima observada y 19.9% de la edad máxima registrada.

Discusión

Mustelus henlei presenta una longevidad media (12 años a tallas de 109.4 cm de L_T) entre las especies del género *Mustelus*, observando que las especies de mayor talla alcanzan mayores edades (Francis & Maolagáin, 2000), por ejemplo *Mutelus mustelus*, que puede alcanzar tallas de 173.2 cm de L_T y 24 años de edad (Goosen & Smale, 1997) o *M. higmani* con tallas de 71 cm de L_T y 5 años de edad (Garcia-Riveiro, 2015).

Una marcada estacionalidad de *M. Henlei* fue observada en las capturas analizadas en el presente estudio. La especie estuvo presente en las capturas a principios de año (primavera) en la zona sur de la costa occidental de BCS y a finales de año (verano) tiende a estar presente en zonas al norte, sugiriendo una migración de sur a norte. Estudios de hábitos alimentarios han reportado una diferencia espacial en los hábitos de alimentación de la especie, alimentándose principalmente de cefalópodos en la zona sur de la costa occidental de BCS (Espinoza-García, 2012) y de crustáceos en la zona norte (Sánchez, 2016). Este cambio de alimentación podría estar influyendo también en la formación del tipo de bandas de crecimiento como se ha encontrado en estudios previos (Yudin & Cailliet, 1990), además de los parámetros oceanográficos como la salinidad y la TSM, la cual puede variar en promedio de 18.7°C en la zona norte (Sicard-González *et al.* 2012) a 20-22°C en la zona sur (INAPESCA, 2014).

Los meses de formación de las bandas translucidas y opacas en las vértebras determinados en el presente estudio concuerdan con lo reportado para las poblaciones de California y el norte del GC (Yudin & Cailliet, 1990; Méndez-Loeza, 2008), dando soporte a la formación anual de solamente un par de bandas por año como ha sido encontrado para otras especies del género *Mustelus* (Yamaguchi *et al.* 1996; Goosen & Smale, 1997). Yudin y Cailliet (1990) reportaron que la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras de *M. henlei* en California puede estar relacionada con cambios en la dieta y la salinidad del agua; sugiriendo que la formación de las bandas traslucidas ocurre durante el periodo que los

individuos realizan migraciones alejándose de la costa y su alimentación es más oceánica, mientras que las bandas opacas se forman durante el periodo del año cuando su estancia es cerca de la costa, en condiciones oceanográficas y dieta diferente (Yudin & Cailliet, 1990).

En la costa occidental de BCS, las hembras de *M. henlei* presentaron una edad máxima de 12 años que resulta ligeramente menor a lo reportado en las dos poblaciones previamente estudiadas (13 años para California y 14 años para el norte del Golfo de California); por otra parte, en machos, la longevidad estimada para la costa occidental de BCS (ocho años) estuvo dentro del intervalo de edades estimadas en esas dos poblaciones (7 y 9 años respectivamente) (Tabla IV). La mayor longevidad de las hembras es una condición común en los elasmobranquios, incluidas otras especies del género *Mustelus* (Moulton *et al.* 1992; Yamaguchi *et al.* 1996; Goosen & Smale, 1997; Francis & Maolagán, 2000). Esta condición podría atribuirse a las diferencias en la dieta o a las condiciones ambientales (Goosen & Smale, 1997). Una mayor longevidad de las hembras implica también una mayor contribución al reclutamiento de la población, siendo necesario evaluar sus efectos en las tasas de crecimiento poblacional mediante modelos demográficos.

La comparación de diferentes modelos de crecimiento es de gran importancia para seleccionar el modelo que mejor se ajusta a los datos de longitud-edad y describa el crecimiento de una especie sin seleccionar *a priori* alguno (Cailiet *et al.* 2006, Farrel *et al.* 2010). Los modelos usados en el presente estudio fueron seleccionados con base en su amplio uso para describir el crecimiento de elasmobranquios (Cailliet & Goldman 2004).

El modelo de von Bertalanffy (1938) se basa en dos procesos fisiológicos opuestos (anabolismo y catabolismo). Aunque esté modelo ha sido el más utilizado en estudios sobre elasmobranquios y generalmente resulta en una buena aproximación a la descripción del proceso de crecimiento longitud, su selección *a priori* puede provocar una estimación sesgada si no resulta ser el que mejor describe este proceso (Araya & Cubillos, 2006; Katsanevakis & Maravelias, 2008). Para otras especies de *Mustelus* se ha visto también que el modelo de von Bertalanffy de tres
parámetros describe adecuadamente el crecimiento en machos, como en *M. asterias* (Farrel *et al.* 2010) ó *M. mustelus* (Goosen & Smale, 1997). De igual manera en el presente estudio, este modelo mostró un buen ajuste a los datos de longitud-edad de machos.

La modificación del modelo de von Bertelanffy de dos parámetros se ha utilizado comúnmente en elasmobranquios, utilizando la talla de nacimiento (L₀) (Fabens, 1965) como un parámetro fijo reduciendo la incertidumbre de un parámetro extra sin sentido biológico, (t₀), pero basados en los mismos principios. Para hembras de *M. henlei* este modelo mostró tener un mayor ajuste que la versión de tres parámetros. Para *M. mustelus* se observó que ambas versiones del modelo de crecimiento de von Bertalanffy describen adecuadamente el crecimiento (Goosen & Smale, 1997), mostrando la importancia de comparar distintos modelos.

Considerando que los procesos de anabolismo y catabolismo pueden variar espacial y temporalmente entre los individuos, no siendo constantes como lo supone el modelo tradicional de von Bertalanffy (Vincenzi et al. 2014; Smart et al. 2016), ha sido necesario la comparación de modelos que describen otra forma de crecimiento, como el modelo de Gompertz. Este modelo es explicado por una curva de tipo sigmoidal que asume una disminución exponencial de la tasa de crecimiento con respecto al tamaño (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis & Maravelias, 2008), siendo usado a menudo para explicar el crecimiento en los primeros años de vida en peces (Goldman, 2005). En elasmobranquios este modelo ha sido empleado principalmente para estimar el crecimiento en batoideos (Neer & Cailliet, 2001; Neer & Thompson, 2005; Matta & Gunderson, 2007; Ainsley et al., 2011); en el presente estudio mostró tener buen soporte al crecimiento de machos en su versión de tres parámetros(Δ_i < 2), en el caso de las hembras la versión de dos parámetros mostró un mejor soporte, resultando este modelo una opción alterna para la descripción del crecimiento en M. henlei. La conveniencia de este modelo fue analizado también para *M. asterias* (Farrel et al. 2010).

Hasta el momento solo se había usado el modelo de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros para estimar el crecimiento de *M. henlei* (Yudin & Cailliet, 1990;

Méndez-Loeza, 2008), siendo la primera vez que se aplican modelos alternativos. Al no generalizar el uso de un mismo modelo para machos y hembras y tomando en cuenta que el crecimiento puede diferir, tal como resulto en el presente análisis, reafirma el uso de un enfoque de inferencia multimodelo como una herramienta en la estimación de los parámetros de crecimiento, permitiendo una estimación del crecimiento con mayor confiabilidad para la especie.

Las diferencias encontradas entre las curvas de crecimiento de ambos sexos en este estudio concuerda con lo reportado para la población del norte del GC (Méndez-Loeza, 2008), pero difieren de la población de California donde machos y hembras no presentan un crecimiento diferente (Yudin & Cailliet 1990), aunque el tamaño de muestra utilizado fue bajo (15 machos y 50 hembras). Diferencias en las curvas de crecimiento de ambos sexos ya han sido reportadas para otras especies de *Mustelus* como *M. canis* (Conrath *et al.* 2002), *M. antarcticus* (Moulton *et al.* 1992) o *M. manazo* (Cailliet *et al.* 1990); lo cual podría ser atribuido, en este caso, al mayor costo energético por parte de las hembras durante el periodo reproductivo, de acuerdo con la etapa del desarrollo embrionario (Farrel *et al.* 2010), por lo que enfocan toda su energía al proceso reproductivo y tienden a crecer de manera más lenta después de alcanzar la madurez.

Se encontraron diferencias gráficas entre las curvas de crecimiento estimadas en el presente estudio, utilizando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros para machos y hembras, y estudios previos para la especie en las costas de California y en el norte del GC. Las curvas de crecimiento de la costa occidental de BCS fueron, sin embargo, más cercanas a las de California que a las del norte del GC, especialmente para las hembras (Fig. 31).



Figura 31. Comparación de las curvas de crecimiento para machos y hembras a partir del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros (vB3) para las poblaciones de California (Yudin & Cailliet, 1990), norte del Golfo de California (Méndez-Loeza, 2008) y en la costa occidental de Baja California Sur (este estudio).

La L_{∞} del modelo de von Bertalanffy de tres parámetros estimada para machos resultó diferente a lo obtenido para el norte del GC (Méndez-Loeza, 2008), pero similar a la de los machos de California, dada las diferencias en el tamaño de muestras para ambos estudios (Yudin & Cailliet, 1990) (tabla IV), en cambio la L_{∞} del presente estudio resulto cercana a la longitud máxima reportada en cada uno de los estudios. La estimación de los parámetros de crecimiento puede estar influenciada por varios factores, como la selectividad del arte de pesca empleado en cada una de las zonas y la profundidad de pesca. En California la pesca de la especie se realiza a no más de 38.1 m (Yudin & Cailliet, 1990), mientras que en BCS y en el norte del GC la pesca ocurre a profundidades de 100 metros. Diferencias en el tamaño de la luz de malla también existen entre ambos lados de la península de Baja California, en el norte del GC menor a 10 cm (Pérez-Jiménez & Sosa-Nishizaki, 2008) y en la costa occidental de BCS de 15 cm. Estas diferencias

permiten que en la costa occidental de BCS se tenga una mayor representatividad de organismos de tallas mayores.

Tabla IV. Parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy (L_{∞} , k y t₀) estimados para *Mustelus henlei* en California, Norte del Golfo de California y costa occidental de BCS (presente estudio); L_{max} = longitud máxima, Edad_{mat} = edad de madurez; Edad_{max} = edad máxima.

			Costa occidental
	California	Golfo de California	de Baja California
Parametro		(Méndez-Loeza, 2008)	Sur
	Cannet, 1990)		(este estudio)
Machos			
n	15	66	102
L_{∞} (cm)	86.1	72.3	86.0
k	0.285	0.28	0.23
t _o	-1.086	-1.35	-4.23
L _{max} (cm)	79.5	81.0	85.8
Edad _{mat} (años)	2 – 4		1.59
Edad _{max} (años)	7	9	8
Hembras			
n	50	256	199
L_{∞} (cm)	97.6	95.4	99.7
k	0.225	0.14	0.25
t ₀	-1.375	-2.38	-1.65
L _{max} (cm)	100.0	93.0	109.4
Edad _{mat} (años)	2 – 3		2.46
Edad _{max} (años)	13	14	12

La L_{∞} a partir del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros para hembras resulto ligeramente mayor a lo estimado para los individuos de California y del Norte del GC (tabla IV); haciéndose notar que en la costa occidental de BCS las hembras aparentemente llegan a alcanzar tallas mayores que estas poblaciones; probablemente influenciado por la selectividad por pesca, relacionándose una mayor capacidad reproductiva para la especie en esta zona. En algunos elasmobranquios se relaciona que un mayor tamaño implica un mayor número de crías (Walmsley-Hart *et al.* 1999); estas diferencias de fecundidad se ha visto entre la población de California y el presente estudio (capítulo de reproducción).

El parámetro *k* para machos no presento variación notable entre las tres poblaciones (Tabla IV), estando también entre los intervalos de *k* para otras especies de *Mustelus* como *M. mediterraneus* (Francis 1981) o *M. manazo* (Cailliet *et al.* 1990). Por otra parte la *k* de las hembras de California si bien resultó similar a la de BCS, fue diferente a la del norte del GC, con casi la mitad de la estimación obtenida, sugiriendo que las hembras del lado del Pacífico crecen más rápido que la población del GC.

La edad de madurez estimada para diversas especies del género *Mustelus* varía de mucho, de uno a tres años en *M. californicus* (Yudin & Cailliet, 1990) hasta 15 años en *M. mustelus* (Goosen & Smale, 1997). *Mustelus henlei* presenta una edad de madurez inferior a todos los *Mustelus* estudiados previamente (Francis, 1981; Yudín & Cailliet, 1990); La edad de madurez estimada para hembras de *M. henlei* por Yudin y Cailliet (1990) en California fue entre 2 a 3 años dentro del mismo intervalo obtenido en el presente estudio. Sin embargo, la edad de madurez estimada para machos en el presente estudio fue casi la mitad de lo estimado en ese estudio.

Las proporciones de madurez con respecto a la longitud máxima y edad registrada, fueron similares en el caso de las hembras de California, pero la mitad de las estimaciones para los machos, lo que podría inferir que los machos para la costa occidental de BCS alcanzan la madurez a edades más tempranas.

60

Las diferencias encontradas en este estudio en comparación con trabajos previos para otras poblaciones de la especie a lo largo de su distribución, puede ser atribuidas a diferentes factores; Un factor puede ser la variación de la longitud para organismos de la misma edad, lo cual es adjudicado a diferencias en el crecimiento individual consecuencia de la variabilidad biológica algo reportado para otras especies de tiburones (Stevens, 1975). En la costa occidental de BCS se presentan surgencias, lo que conlleva a que esta zona se caracterice por una alta productividad (Block *et al.* 2011). Asimismo presenta una temperatura superficial del mar promedio de 20.89°C (Sicard-González *et al.* 2012); mientras que en la zona norte del GC se presenta una temperatura promedio de 23.24°C (Escalante *et al.* 2013) y en California la temperatura promedio es de 16.9°C (Nezlin *et al.* 2004). Estas diferencias de temperatura y la disponibilidad de alimento podrían ser las que determinan el tipo de crecimiento que podría presentar la población de M. *henlei* en cada una de las zonas.

Otro factor que pudiese haber causado las diferencias en las curvas de crecimiento de las distintas poblaciones de *M. henlei* probablemente se explica por la diferencia en los métodos utilizados para estimar el crecimiento y la ubicación anatómica de las vértebras utilizadas (cervicales o dorsales), lo cual pueden influir en el proceso de visualización de las bandas de crecimiento y estimación de la edad a partir del conteo de estas (Tanaka et al. 1990; Campana, 2001). Tanto en el presente estudio como en el de Méndez-Loeza (2008) se utilizaron las vértebras de la región cervical para la estimación del crecimiento, mientras que, Yudin y Cailliet (1990) utilizaron las vértebras ubicadas debajo de la primera dorsal, este es un factor que podría influir en dichas diferencias. Cailliet et al. (1983) y Goldman (2005) encontraron que las vértebras situadas debajo de la primera aleta dorsal poseen el radio más grande a lo largo de la columna vertebral lo que facilita la lectura de las bandas de crecimiento; sin embargo, Piercy et al. (2006) no encontraron diferencias significativas en los conteos entre vértebras cervicales y dorsales. Se requiere evaluar en un futuro para *M. henlei* el efecto del uso de vértebras de distintas parte de la columna vertebral para la estimación de la edad.

El uso de diferentes técnicas de tinción para mejorar la visualización de las bandas de crecimiento provee de una mejor opción para aquellas especies de elasmobranquios que no se observa bien el contraste entre bandas traslucidas y opacas en las vértebras. Para diferentes especies de *Mustelus* varios métodos se han utilizado como radiografías, tinciones con hematoxilina de Mayer, rojo de alizarina, verde claro, nitrato de plata (Yudin & Cailliet, 1990; Yamaguchi *et al.* 1996; Goose & Smale, 1997; Francis & Maolagáin, 2000), permitiendo una mejor visualización y precisión en el conteo de las bandas de crecimiento.

El empleo de técnicas de tinción aplicadas ayudaron a mejorar la mejor visualización de las bandas crecimiento, de igual manera estudios previos para la especie han utilizado diferentes técnicas de visualización, en el norte del GC se ha utilizado la tinción con cristal violeta con buenos resultados en la visualización de las bandas de crecimiento (Méndez-Loeza, 2008); mientras que en las costas de California se emplearon radiografías mostrando que aun cuando se podría distinguir las bandas crecimiento, estas carecían de una buena calidad de visualización (Yudin & Cailliet, 1990). Estas diferencias en las técnicas de visualización podrían ser un factor que puede influir en las diferencias encontradas con respecto al presente estudio.

Se ha observado que especies de *Mustelus* generalmente se caracterizan por un crecimiento moderado a rápido, con longevidad mediana a corta respecto a otros elasmobranquios (Francis & Maolagáin, 2000). Estas especies puedan ser consideradas con alta productividad biológica y potencial para un manejo sustentable; en consideración que las especies con características opuestas (madurez tardía y baja fecundidad) tienden a ser más susceptibles a la sobreexplotación (Smith *et al.*, 1998). El presente estudio confirma para *M. henlei* un crecimiento relativamente rápido, madurez temprana y baja longevidad en BCS, siendo además el primer análisis en aplicar el enfoque multimodelo para la descripción de su crecimiento produciendo gran confiabilidad en los parámetros de crecimiento estimados.

62

CAPITULO 3. DEMOGRAFIA

Introducción

En años recientes ha aumentado la preocupación por la sustentabilidad de las pesquerías de tiburón en el mundo (Bonfil, 1994), a consecuencia de la creciente demanda de algunos de sus subproductos (principalmente las aletas en Asia). En comparación con otros peces (e.g. teleósteos), los elasmobranquios tienen productividad biológica relativamente baja (Walker, 2005b). Sin embargo, entre las especies de elasmobranquios existe una gran variedad de capacidades para resistir o recuperarse de la explotación pesquera (Smith *et al.*, 1998; Walker, 1998; Walker, 2005b). El éxito de la pesquería de alguna especie de tiburón se debe a su amplio conocimiento biológico.

En general se ha planteado que los elasmobranquios no soportan grandes presiones pesqueras, debido a que tienen camadas pequeñas, tienen una madurez sexual tardía, crías bien desarrolladas y son muy longevos (Holden, 1974). Es de suma importancia por lo tanto evaluar el potencial reproductivo y la sobrevivencia de las especies comerciales, mediante técnicas demográficas que permitan hacer una estimación de su potencial pesquero.

La dificultad de evaluar las poblaciones de tiburones consiste en que la pesca objetivo de especies es limitado, y es mayor la captura de estos por pesca artesanales o pesca de acompañamiento las cuales no siempre es reportado el número o la especie capturada; esta falta de información es lo que implica que no se tengan datos para la evaluación de las pesquerías de todas las especies tan solo unas cuantas (Walker, 1998).

Cortés (2007) confirmó la utilidad del uso de modelos demográficos como una alternativa para evaluar el efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional, particularmente cuando se carece de datos pesqueros (captura, esfuerzo, selectividad) para emplear otros métodos tradicionales de evaluación poblacional.

Los parámetros poblacionales necesarios para realizar los análisis demográficos son: la fecundidad (número de crías que produce cada hembra por camada), la proporción de sexos (con énfasis en el número de hembras que nacen), la longevidad, así como edad de madurez y mortalidad natural. Los modelos demográficos permiten crear distintos escenarios en los cuales la población puede comportarse, incorporándose incertidumbre a los parámetros de entrada en el modelo, a fin de determinar qué tan productiva es la especie, a través de las tasas de crecimiento poblacional, al igual que tanta capacidad tiene de crecer la población y ser explotadas.

La información biológica de la edad, crecimiento y reproducción de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur (BCS) puede ayudar a estimar los parámetros demográficos de la especie, la cual es una especie de las más importantes en la pesca artesanal de tiburones en la costa occidental de BCS, y proyectar su vulnerabilidad a la pesca con la finalidad de obtener elementos de juicio que permitan recomendar las primeras bases para evaluar la capacidad de explotación de esta especie. No existen estudios demográficos de este tiburón a lo largo de su distribución en aguas mexicanas, que ayuden a identificar acciones de regulación para ésta especie dentro de la pesquería de tiburones en la costa occidental de BCS.

Objetivo General

Determinar la capacidad de crecimiento poblacional del tiburón cazón pardo *M. henlei* en la costa occidental de Baja California Sur y su capacidad para alcanzar un manejo sustentable a partir del análisis demográfico.

Objetivos Específicos

Estimar la mortalidad natural para la población de Mustelus henlei en BCS.

Determinar la tasa neta reproductiva, tiempo de duplicación poblacional, la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y la tasa finita de crecimiento poblacional de la población de *Mustelus henlei* en BCS.

Construcción de escenarios incorporando la mortalidad por pesca y la selectividad por el arte de pesca en la población de *Mustelus henlei* para BCS.

Materiales y Métodos

El análisis demográfico y la construcción de escenarios se obtuvieron mediante el empleo de los datos recabados de los capítulos de reproducción y crecimiento del presente trabajo.

Los valores iniciales de los parámetros de entrada para la construcción de la tabla de vida y generación de los diferentes escenarios fueron los siguientes (Tabla V):

Tabla V. Valores iniciales de los parámetros poblacionales de Mustelus henlei en lacosta occidental de Baja California Sur. VB2: von Bertalanffy de dos parámetros.

Variable	Estimación	Error estándar
a (parámetro de fecundidad)	-22.34	3.60
b (parámetro de fecundidad)	0.396	0.042
L50 (cm)	65.68	0.76
L95 (cm)	73.67	1.29
L_{∞} (VB2) (cm)	99.9156	2.4268
k (VB2)	0.2576	0.0204
Temperatura (°C)	20.89	2.26
Edad máxima registrada (años)	12	
Edad de madurez (VB2) (años)	2.46	

En el caso de los parámetros de crecimiento de los modelos de von Bertalanffy los valores para el parámetro k presentaron variación de 0.22 a 0.29 y para el parámetro L_{∞} de 95.10 a 104.78 cm (Fig. 32).



Figura 32. Variación de los parámetros k y L_∞ para la generación de los escenarios demográficos para la población de M. henlei en la costa occidental de Baja California Sur.

Se construyeron tablas de vida y matrices de Leslie a partir de los distintos parámetros de entrada: fecundidad, ciclo reproductivo, edad de madurez y edad máxima estimada de las hembras de *M. henlei* (ya que estas son las que contribuyen al crecimiento de la población). Para estimar la mortalidad natural (M), y la sobrevivencia a partir de esta, se utilizaron los parámetros k y L_{∞} del modelo de von Bertalanffy, así como la temperatura superficial del mar promedio reportada por Sicard-González *et al.* (2012) para la costa occidental de BCS, empleando cinco ecuaciones distintas (Tabla VI).

Autor	Ecuación de mortalidad
Hoenig (1983)	$M = at_{max}^b$
Modificada de Hoenig (Then <i>et al.</i> 2015)	$M = 4.899 t_{max}^{-0.916}$
Jensen A (1996)	M = 1.5k
Jensen B (1996)	$M = \frac{1.65}{X_m}$
Pauly (1980)	$M = 0.9849 * L_{\infty}^{-0.279} * k^{0.6543} * T^{0.4634}$

Tabla VI. Ecuaciones empleadas para calcular la mortalidad natural.

Las ecuaciones de Hoenig (1983) y la modificada de Hoenig (Then *et al.* 2015) utilizan la edad máxima registrada (t_{max}), siendo, a y b parámetros de la ecuación de Hoenig (1983) los cuales se usaron los valores para peces (a=1.46, b=-1.01) y para cetáceos (a=0.941, b=-0.873) al presentar similitud en la historia de vida de los tiburones al ser estrategas k (Hoenig & Gruber, 1990) ; Jensen A (1996) el parámetro de crecimiento de von Bertalanffy (*k*) y Jensen B (1996) la edad de madurez (X_m)mientras que la ecuación de mortalidad por Pauly (1980) utiliza los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy (*k* y L_{∞}) y el valor promedio de la temperatura superficial del mar.

A partir de los resultados en el capítulo de reproducción se estableció que *M. henlei* presenta un ciclo reproductivo anual, una proporción sexual embrionaria de 1H:1M y la fecundidad está dada por la ecuación y = $-22.34 + 0.396L_T$.

Para incorporar la incertidumbre en los parámetros de entrada de los modelos se realizó una simulación de Monte Carlo, la cual consistió en extraer al azar valores posibles de cada uno de los parámetros poblacionales y calcular los parámetros demográficos incluyéndose sus intervalos de confianza al 95%. La simulación de Monte Carlo consistió en diez mil iteraciones.

La edad máxima estimada fue de 25 años con base al modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros, se tomó en cuenta la L_{∞} del análisis de edad y

crecimiento, ésta edad fue el límite de longevidad dentro de la simulación de Monte Carlo para obtener los parámetros demográficos; presento variación desde los 12 años, la máxima edad registrada, hasta la edad estimada (Fig. 33).





Para la simulación de Monte Carlo la temperatura presentó variación de los 12.4 a los 28.87°C, la media de 20.89°C (Fig. 34), a partir de las temperaturas registradas por Sicard-González *et al.* (2012) e INAPESCA (2014).



Figura 34. Variación de la temperatura para la creación de los escenarios para la población de *M. henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

La edad de madurez de las hembras se estimó mediante la ecuación inversa de von Bertalanffy de dos parámetros de la siguiente manera:

$$T_m = -\frac{1}{k} \ln \left(\frac{1 - \frac{L_m}{L_\infty}}{\frac{L_\infty - L_0}{L_\infty}} \right)$$

donde T_m es la edad de madurez, L_m es la talla de madurez para las hembras y t_0 , k, L_0 y L_∞ son los parámetros establecidos por la ecuación de von Bertalanffy.

La productividad biológica de la población de *M. henlei* se examinó primero generando un primer set de parámetros demográficos donde solo la mortalidad natural está presente, a partir de resolver la tabla de vida y la matriz de Leslie, mostrándose los valores de la tasa neta reproductiva (R_0), la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y el tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}) junto con los intervalos que podrían estar fluctuando al aplicar la simulación de Monte Carlo; definiéndose de la siguiente manera (Krebs, 1978):

La tasa neta reproductiva (R_0) representa el total de hembras producidas por cada individuo (hembra) en una cohorte:

$$R_0 = \sum_0^\infty l_x m_x$$

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) fue calculada a partir de la ecuación de Euler–Lotka, la cual muestra la capacidad de crecimiento de la población:

$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x e^{-rx} m_x = 1$$

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) se define como la tasa de incremento por individuo y por unidad de tiempo (número de descendientes que deja en promedio un individuo durante un intervalo de tiempo t) que resulta de resolver la matriz de Leslie y se relaciona con la tasa intrínseca de crecimiento poblacional a través de la relación:

$$\lambda = e^r$$

El tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}) se refiere al tiempo teórico que necesitaría la población para duplicar el número de organismos:

$$t_{x2} = \frac{ln2}{r}$$

Donde x es la clase de edad, I_x es la proporción de individuos que sobreviven a la clase de edad x y m_x es el número de hembras que nacen por hembra por clase de edad.

Un segundo set de parámetros demográficos se obtuvo a partir de la incorporación del efecto de la selectividad por pesca en la población, registrándose el impacto que la selectividad tiene hacia la población dentro de diferentes escenarios de captura; estos escenarios fueron basados en las tallas de captura en las cuatro zonas de muestreo y en las condiciones hipotéticas de una selectividad hacia todas las clases de edades:

Selectividad Uniforme: Los organismos de todas las tallas tienen la misma probabilidad de ser capturados desde que nacen (Fig. 35).

Selectividad BCS: Considerando las tallas de captura registradas en la zona de estudio (Fig. 35).

Por otra parte, como un análisis de comparación entre la relación que tienen los organismos juveniles y adultos al crecimiento de la población, se crearon dos escenarios alternativos, el primero cuando la selectividad por pesca es dirigida a organismos juveniles y un segundo cuando la selectividad es dirigida hacia organismos adultos, estos escenarios mostrarían las clases de edad o talla que contribuyen en mayor medida al crecimiento de la población, aun cuando son sujetos a pesca, y por ende prioridad a proteger:

Selectividad juveniles: la pesca está dirigida a organismos juveniles, con tallas menores a la talla de madurez (<65 cm de LT) (Fig. 35).

Selectividad adultos: la pesca está dirigida a organismos adultos, con talla mayor a la talla de madurez (>65 cm de LT) (Fig. 35).





A los cuatro escenarios propuestos dada la selectividad por pesca, se incorporó la mortalidad por pesca (F) con valores de 0.05, 0.1, 0.15, 0.2, 0.25 y 0.3 por año, estos valores fueron tomados teniendo como límite el valor que puede alcanzar la mortalidad natural.

Para los escenarios donde se incorpora la mortalidad y selectividad por pesca, la productividad de la población de *M. henlei* se evaluó a partir de dos parámetros demográficos, la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y la tasa finita de crecimiento poblacional, los cuales sirvieron como base de comparación con otras poblaciones de *Mustelus* y tiburones ya que estos reflejan el potencial de crecimiento de la población.

Todos los análisis demográficos y escenarios se realizaron en la plataforma R Lenguaje de programación estadística (R Development Core Team, 2006). Para la presentación de resultados, además de los límites de confianza del 95%, se reportan los valores de la mediana de los parámetros al no mostrar una distribución normal los datos.

A partir de la matriz de Leslie se aplicó un análisis de sensibilidad el cual permite estimar y comparar los efectos de los cambios en la sobrevivencia, crecimiento o reproducción de cierto estado de vida en la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), para esto se generó la matriz de elasticidad mostrando la contribución proporcional de las clases de edades al crecimiento poblacional λ , así permitió identificar las clases de edad que contribuyen en mayor proporción y hacia donde se debe dirigir la protección; la matriz de elasticidad se generó en el programa Excel 2010 mediante la herramienta PopTools versión 3.2.

Resultados

Productividad de la población de *Mustelus henlei* a partir de la mortalidad natural.

Los parámetros estimados indicaron que la población de *Mustelus henlei* presenta una tasa neta reproductiva de 4.06 individuos por generación, un tiempo de duplicacion poblacional de 4.55 años y la tasa intrinseca de crecimiento de 0.15 por año sugiriendo que la población podría incrementarse un 16.4% por año en ausencia de la pesca; a la vez, al realizar la simulación de Monte Carlo mostró la capacidad que tiene la población de alcanzar un máximo incremento poblacional del 23.1% por año, pudiendo duplicar su tamaño poblacional en un lapso de tiempo de 3.33 a 7.36 años (Tabla VII, Fig. 36).

 Tabla VII. Parámetros demográficos a partir del modelo de crecimiento de von

 Bertalanffy de 2 parámetros para la población de *M. henlei* en la costa occidental de

 Baja California Sur.

Variable	Lower 95%	Mediana	Upper 95%
r	0.094	0.15	0.208
λ	1.098	1.164	1.231
t _{x2}	3.33	4.55	7.36
R_0	0	4.06	5.03
k	0.22	0.25	0.29
L∞	95.10	99.88	104.78
Fecundidad	0	13.66	17.97
Longitud total (cm)	35.2	91.28	101.04
Temperatura (°C)	16.63	20.96	25.25
Mortalidad natural	0.35	0.39	0.45
Edad máxima (años)	12	15	22
Edad de madurez (años)	2.27	2.49	2.75
Sobrevivencia	0.0017	0.037	0.865



Figura 36. Variación de los parámetros demográficos tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*), tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y el tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}) para la población de *M. henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

Los intervalos de variación que pueden estar tomando los parámetros poblacionales de longitud total, número de embriones, mortalidad natural y proporción de madurez con base a la edad para la población de *M. henlei* en ausencia de la pesca se muestran en la figura 37. Se observa por una parte que la cantidad de embriones aumenta conforme se tiene una mayor edad, se detecta que a partir de los siete años de edad las hembras son capaces de tener un minimo de 10 embriones por periodo de gestación, y en edades anteriores el número de embriones resulta

variable de 0 a 12 embriones. Por otra parte, la mortalidad natural disminuyó conforme alcanzan una edad mayor siendo el punto de disminución a partir de los 12 años de edad. En el caso de la edad de madurez el 75% de la población se considera madura a partir de los tres años, llegando al 100% de madurez dentro de la población a la edad de 5 años.





La sobrevivencia de la población presentó un comportamiento de tipo III que representa una alta sobrevivencia en los primeros años de vida seguido de un periodo de baja y relativamente constante sobrevivencia (Pearl, 1928) (Fig.38).



Figura 38. Sobrevivencia para la población de *M. henlei* en la costa occidental de Baja California Sur a partir de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy de dos y tres parámetros.

El análisis de sensibilidad mostró que los individuos de uno y dos años de edad contribuyen en mayor proporción al crecimiento de la población, 57.84% en conjunto (en condiciones de mortalidad natural), con respecto a las demás clases de edad que contribuyen en conjunto el 42.16% al crecimiento de la población (Tabla VIII).

Tabla VIII. Matriz de elasticidades para la población de *Mustelus henlei,* muestra la contribución proporcional de cada clase de edad al crecimiento poblacional, los valores en negro son las clases de edad que muestran mayor contribución.

Edad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	0	0	0.1982	0.0626	0.0195	0.0060	0.0018	0.0005	0.0001	5.42E- 05	1.65E- 05	5.03E- 06
2	0.2892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0.2892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0.0910	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0.0283	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0.0027	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0.0008	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0.0002	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	7.57E- 05	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.15E- 05	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.03E- 06	0

Productividad de la población de *Mustelus henlei* a partir de la mortalidad y selectividad por pesca.

A partir de las selectividades por las pesca utilizadas, r presentó un patrón de decremento conforme la F aumenta para los casos donde la selectividad por pesca es uniforme, dirigida hacia los adultos y la pesca actual. Demuestran que para F mayor a 0.20 r presenta valores negativos para la pesca realizada actualmente en BCS, con un patrón de decremento de 0.031 unidades en r por cada aumento de 0.05 unidades en F. En el caso de una selectividad uniforme para valores de F mayores 0.15 r tiende a ser negativa con un decremento de 0.050 unidades por cada aumento de F, y con la selectividad hacia los adultos presentó valores negativos de r cuando F es mayor a 0.25, igualmente presentan un patrón de decremento en r de 0.027 unidades por cada aumento de F en 0.05 unidades; por otra parte, los juveniles no presentaron en ningún valor de F valores negativos de r (Tabla IX, Fig. 39, Anexo II).

Tabla IX. Valores arrojados para la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) según el modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros para las diferentes selectividades y mortalidades por pesca.

Mortalidad	BCS	Uniforme	luvonilos	Adultas	
por pesca	BC3	Onnonne	Juvenines	Auditos	
F=0.05	0.121	0.102	0.141	0.125	
F=0.10	0.090	0.052	0.129	0.098	
F=0.15	0.059	0.002	0.118	0.071	
F=0.20	0.028	-0.048	0.106	0.044	
F=0.25	-0.003	-0.098	0.095	0.018	
F=0.30	-0.034	-0.148	0.084	-0.009	



Figura 39. Valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) para las diferentes selectividades y niveles de mortalidad por pesca (F) en los dos escenarios establecidos para la población de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

En el caso de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) se pudo observar que el crecimiento de la población disminuye del 12.9 % a 2.8 % con el aumento de F de 0.05 a 0.20 para la pesquería a la que es sometida actualmente en BCS; tomándose en cuenta los escenarios implementados, el crecimiento de la población

puede disminuir de un 15 a 8.8%, si la pesca fuera dirigida hacia organismos juveniles (Tabla X, Fig. 40, Anexo III), para una selectividad hacia adultos el crecimiento de la población disminuye del 13 a 1.8% conforme F aumenta hasta 0.25; ningún tipo de selectividad presentó algún patrón de decremento de λ con respecto al aumento en el valor de F, cómo lo encontrado en la relación de *r* con respecto al valor de F.

Tabla X. Valores obtenidos para la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) por medio del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros para las diferentes selectividades y mortalidades por pesca.

Mortalidad por pesca	BCS	Uniforme	Juveniles	Adultos
F=0.05	1.129	1.107	1.151	1.133
F=0.10	1.094	1.054	1.138	1.103
F=0.15	1.061	1.002	1.125	1.074
F=0.20	1.028	0.953	1.112	1.045
F=0.25	0.997	0.907	1.100	1.018
F=0.30	0.967	0.863	1.088	0.991





La probabilidad que *r* sea negativa implicando que en esos casos la población ya no está creciendo y empieza a ver un declive en la población bajo los diferentes niveles de F se muestran en la tabla XI. Para la selectividad por pesca empleada actualmente en BCS mostró una probabilidad del 50% que *r* sea negativa para valores de F de 0.25, con un 84% de probabilidad de que la población decrezca cuando F es igual a 0.30. En el caso de los adultos la probabilidad del 59% de que la población empiece a decrecer llega cuando F es igual a 0.30, por otra parte, si la

selectividad llegara a ser uniforme el 47% de probabilidad de que decrezca la población se alcanza con un valor de F de 0.15 siendo casi del 100% cuando F aumenta a 0.20.

Gráficamente podemos ver estas probabilidades en la figura 41, donde es posible ver como la probabilidad que *r* sea negativa es menor para el caso de organismos juveniles con respecto a los demás escenarios dados por la selectividad por pesca (Fig. 37).

Tabla XI. Probabilidad de ser negativa la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) para las diferentes selectividades y niveles de mortalidad por pesca (F) para la población de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

Mortalidad por pesca	BCS	Uniforme	Juveniles	Adultos
F=0.05	0	0	0	0
F=0.10	5e-04	0.0434	0	1e-04
F=0.15	0.0275	0.4748	0	0.0069
F=0.20	0.2198	0.9456	0	0.0896
F=0.25	0.5321	1	0	0.3165
F=0.30	0.8423	1	7e-04	0.5978



Figura 41. Probabilidad negativa de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) para los diferentes niveles de mortalidad por pesca (F).

El tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}) presentó valores de 4.92 a 14.44 años para duplicarse la población bajo las diferentes selectividades y niveles de mortalidad por pesca, mostrando que dado la selectividad actual de la pesca la población de *M. henlei* podría tardar de 5.71 a 14.44 años para duplicarse con un valor máximo de F de 0.20, con un lapso similar cuando la selectividad es dirigida hacia organismos adultos pero con un nivel más alto de F de 0.25. El escenario a partir de la selectividad por pesca hacia juveniles fue el que menor tiempo mostró para la duplicación de la población estando en un intervalo de 4.92 a 8.2 años (Tabla XII, Fig. 42, Anexo IV).

Tabla XII. Valores obtenidos para el tiempo de duplicación poblacional en la población de *M. henlei* en la costa occidental de Baja California Sur para las diferentes selectividades y mortalidades por pesca.

Mortalidad por pesca	BCS	Uniforme	Juveniles	Adultos
F=0.05	5.71	6.77	4.92	5.53
F=0.10	7.67	12.34	5.36	7.05
F=0.15	11.28	11.94	5.88	9.62
F=0.20	14.44	-13.09	6.49	13.23
F=0.25	-11.21	-7.09	7.25	14.41
F=0.30	-14.05	-4.69	8.20	-13.14





Se estimó la proporción de sobrevivencia por clase de edad bajo los diferentes niveles de mortalidad por pesca y para las diferentes selectividades por parte de la pesca, indicando que juveniles son capaces de alcanzar una mayor sobrevivencia en el caso de que fueran seleccionados por la pesca, y dado el tipo de curva de sobrevivencia que presenta la población de *M. henlei*, indica una alta probabilidad de sobrevivencia durante los primeros años de vida y esta disminuye conforme se alcanzan edades mayores (Pearl, 1928) (Fig. 43).



Figura 43. Proporción de sobrevivencia bajo los diferentes niveles de mortalidad por pesca (F) y las diferentes selectividades por parte de la pesca para la población de *Mustelus henlei* en la costa occidental de Baja California Sur.

Discusión

Las tablas de vida muestran la tasa de mortalidad que está afectando a una población por clases de edad (Krebs, 1978) y ayudan a interpretar el comportamiento de la población ante el efecto de la mortalidad natural y por pesca. Es posible usar diferentes datos para determinar las tablas de vida, entre ellos está la estructura de edad directamente observada; en este caso se puede determinar el número de individuos de cada clase de edad que viven en la población, asumiendo una distribución constante por edad (Krebs, 1978).

Considerando la información limitada que existe sobre la mortalidad por pesca y los parámetros de historia de vida en elasmobranquios, el uso de las tablas de vida en los análisis demográficos llegan a ser difíciles de construir en algunos casos (Gedamke *et al.* 2007); Sin embargo, los análisis demográficos son una herramienta que ayuda a determinar si una población podría crecer o decrecer y a su vez da un diagnostico si la población podría ser susceptible a una sobreexplotación (Cailliet, 1992), además de dar el seguimiento de una cohorte desde el momento que nace hasta que muere (Cortes, 2002).

A partir de los análisis demográficos empleándose una tabla de vida estática, en el presente estudio se mostró que con los niveles actuales de pesca, *M. henlei* puede llegar a tener un incremento del 16.4% al año en la costa occidental de BCS, lo que la cataloga como una especie de alta productividad entre los elasmobranquios costeros como *Rhizoprionodon terraenovae* (Chen & Yuan, 2006) y *C. falciformis* (Chen & Yuan, 2006), al igual que con especies de su misma familia como *Triakis semisfasciata* (Cailliet, 1992) o *Mustelus californicus* (Chen & Yuan, 2006) (tabla XIII).

Un estudio previo para esta misma especie en las costas de California (EEUU) mostró valores similares para los parámetros demográficos de *r* y t_{x2} , reflejando la capacidad de crecimiento de la población así como un período corto de duplicación de la misma (Chen & Yuan, 2006). Al igual, los valores observados en la mortalidad natural resultaron similares para ambas poblaciones (Tabla XIII); lo cual podría

86

confirmar la capacidad de crecimiento poblacional que tiene ésta especie y por lo tanto, ser considerada de alta productividad, ya que ambas poblaciones cercanas presentan valores similares. Debido a que son los primeros trabajos de esta índole para *M. henlei* es necesario realizar estudios en otras poblaciones para corroborar la alta productividad de la especie, ya que se ha observado en otras especies de tiburones, que la variación en los parámetros demográficos entre poblaciones cercanas resultan ser mínimas como el caso de *Sphyrna tiburo* en las costas de Florida (r = 6.4 y 6.8%, Cortes & Parsons, 1996).

Tabla XIII. Parámetros demográficos comparativos de diferentes especies de elasmobranquios costeros y de la familia Triakidae. M = mortalidad natural, T_{λ} = Longevidad, Edad_{mat} = edad de madurez, *r* = tasa intrínseca de crecimiento poblacional, R_0 = tasa neta reproductiva, t_{x2} = tiempo de duplicacion poblacional.

Especie	М	T _λ (años)	Edad _{mat} (años)	r	R_0	<i>t</i> _{x2}
<i>M. henlei</i> (costas de California EEUU)(Chen & Yuan, 2006)	0.383	11	3	0.143	1.92	4.84
<i>Triakis semifasciata</i> (costas de California EEUU) (Chen & Yuan, 2006)	0.108	38	12	0.184	21.23	3.767
<i>M. californicus</i> (costas de California EEUU) (Chen & Yuan, 2006)	0.253	17	5	0.118	2.43	5.874
Rhizioprionodon terraenovae (Bahía de México) (Chen & Yuan, 2006)	0.573	7	2	0.114	1.41	6.080
<i>C.falciformis</i> (Sureste de EEUU) (Chen & Yuan, 2006)	0.155	27	8	0.136	5.00	5.097
<i>M. henlei</i> (presente estudio VB2)	0.39	12	2.49	0.15	4.06	4.55

En el caso de la curva de sobrevivencia para *M. henlei*, Pearl (1928) describe que este tipo de curva corresponde a la curva de vida que implica una alta mortalidad selectiva en los primeros años de vida llegando a un periodo de una mortalidad más baja y constante, la cual pueden presentarla diferentes peces, invertebrados

marinos y parásitos, contrario a lo que otro tipo de organismos podrían presentar, como las aves, donde el tipo de curva de sobrevivencia es de tipo diagonal implicando una constante tasa de mortalidad independiente de la edad; o del tipo de muy poca mortalidad durante la mayor parte de la vida y luego una gran mortalidad de organismos más viejos (Pearl, 1928). La especie *Mustelus henlei* igual podría presentar este comportamiento, no solo por la mortalidad natural dada por la depredación o enfermedad, sino también por la selectividad por pesca que opera en la zona de estudio, donde la pesca es dirigida principalmente hacia organismos adultos o de tallas mayores a los 45 cm de L_T , esto implica una mortalidad mayor en las clases de edades avanzadas con respecto a edades tempranas.

Cuando la mortalidad por pesca y la selectividad por el arte de pesca son incorporadas dentro de los modelos demográficos, ayudan a tener una visión más aplicable al manejo de la pesquería ya que esto refleja la capacidad de la población a resistir los niveles de pesca empleados en el momento de su evaluación como en prospecciones a futuro.

En el caso de *M. henlei* se emplearon diferentes niveles de mortalidad por pesca y diferentes escenarios hipotéticos a fin de ver la relación de la selectividad por pesca hacia una clase dada de organismos y el crecimiento de la población a partir de la evaluación del modelo de crecimiento de von Bertalanffy en su versión de dos parámetros, ya que este mostró ser el que mejor describe el crecimiento de las hembras y sin tomar *a priori* el uso del mismo modelo en su versión de tres parámetros, mostrando resultados similares con estudios previos para la especie en la modelación del comportamiento de la población.

El poder evaluar el uso de diferentes modelos que mejor se ajusten al crecimiento que presenta *M. henlei* permitió apoyar el empleo del modelo de crecimiento de von Bertalanffy en los análisis demográficos como descriptor de crecimiento para las poblaciones de elasmobranquios, para las especies de este género, utilizándose en los análisis demográficos de otras especies del mismo género como *M. antarcticus* (Walker, 1992) o *M. californicus* (Chen & Yuan, 2006).

88

Bajo los diferentes escenarios un incremento del valor de F hasta 0.10 resulta un límite de tolerancia de la población para lograr una pesca sustentable, tomándose de referencia la selectividad por parte de la pesca actualmente empleada y la selectividad hacia organismos adultos, ya que con estos niveles de F la población podría crecer de 9.4 a 10.3% anualmente; niveles más altos de F influiría negativamente en el crecimiento de la población provocando que la población tienda a decrecer incluso hasta niveles de sobreexplotación, por lo tanto, dando un enfoque precautorio sobre esto se recomienda que los valores de F no sobrepasen de 0.10 dada las condiciones con las que se opera la pesquería de *M. henlei* en la costa occidental de BCS actualmente y siendo precavidos a un cambio de selectividad por parte de la pesca hacia organismos adultos, los cuales implican una mayor ganancia económica dentro de la pesquería.

La implementación de las selectividades hipotéticas permitió visualizar la afectación de la pesca hacia ciertos grupos de organismos, demostraron que si la pesca fuera dirigida hacia organismos juveniles la población de *M. henlei* podría seguir soportando los niveles actuales de pesca; por otra parte, se evidenció que los organismos que más contribuyen al crecimiento de la población son los organismos adultos.

Este resultado llega a ser contrario a diversos estudios en elasmobranquios donde los organismos juveniles resultan ser los que más contribuyen al crecimiento poblacional, como el caso del tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* en el Golfo de México (Cortes, 1995) o *Prionace glauca* en el atlántico Norte (Aires da Silva & Galluci, 2007), sin embargo, en las poblaciones antes mencionadas no se evaluó el efecto de la pesca por grupos separados de organismos, lo cual podría influir en la tendencia de crecimiento de la población, siendo el ejercicio empleado en el presente estudio una forma de evaluar el efecto de la mortalidad por pesca hacia grupos definidos de la población con respecto al crecimiento poblacional.

Contrario a lo que se pensaría, aun cuando la pesca pueda ser dirigida hacia organismos juveniles de *M. henlei*, es posible tener valores positivos en la tasa de crecimiento poblacional, llegando a crecer hasta un 14.1% con niveles bajos de F

(0.05) hasta del 8.4% con valores de F de 0.3; tal como ocurre con *Carcharhinus obscurus* en las costa del suroeste de Australia, donde Simpfendorfer (1999) obtuvo los parámetros poblacionales mediante el análisis demográfico de esta población, registrando que la captura está dirigida principalmente a los organismos juveniles o neonatos y que la población incrementa un 4.3% anualmente demostrándose que es posible remover el 64.6% de los organismos de clase de edad más jóvenes sin disminuir la población, ya que la pesca no incide en otras clases de edad.

Por otra parte, a partir de la comparación entre escenarios de selectividad, se observa que el dirigir la pesca hacia organismos adultos y con la selectividad actual de la pesca los valores de t_{x2} resultan similares con un intervalo de 5.53 a 14.44 años para que *M. henlei* pueda duplicar su población con mortalidades por pesca no mayores a 0.20; Así mismo, si la pesca fuera dirigida hacia organismos juveniles t_{x2} presenta tiempos menores a los demás escenarios con un lapso máximo de 8.20 años, avalándose la hipótesis de dirigir la pesca hacia organismos jóvenes tendría un menor impacto en el crecimiento de la población, si por el contrario es dirigida hacia organismo adultos; esto concuerda con los valores obtenidos de *r* hacia uno u otro grupo de organismos, encontrándose una relación inversa entre estos dos parámetros, a valores altos de *r* corresponde valores bajos de t_{x2} y viceversa.

El potencial de crecimiento de la población y su permanencia en la pesca se refleja por el valor de r, valores altos de r implican la aceptación de valores altos de mortalidad; por otra parte, t_{x2} refleja la capacidad de recuperación de la población, valores altos de t_{x2} implica un mayor tiempo en incrementar al doble la población y menor capacidad de recuperación de la población (Chen & Yuan, 2006). Smith *et al.* (1998) pudieron observar un patrón en las especies de tiburones, donde las especies con valores bajos de r tienden a una maduración tardía, ser tiburones de tamaño mediano a grandes, mientras que las especies con un rango medio de rfueron especies pelágicas de tamaños medianos a grandes con bajas edades de madurez; por otro lado valores altos de r se encuentran en especies costeras pequeñas y de maduración temprana como es el caso de *M. henlei.* Se ha observado una tendencia a que las especies de menor tamaño, como *M. henlei*, presentan una maduración temprana y tienden a tener una mayor tasa de crecimiento poblacional que las especies más grandes, esto es aunado a su estrategia ecológica y evolutiva debido a que por su pequeño tamaño estas especies tienden a ser vulnerables a la depredación durante toda su vida por lo que han contrarrestado esto teniendo tiempos generacionales cortos para producir más reclutas que los perdidos por acción de los depredadores, al igual que al presentar una maduración temprana beneficia teniendo una mayor probabilidad de alcanzar la madurez y producir descendencia (Smith *et al.* 1998).

Dadas las características de las artes de pesca empleadas en la zona de pesca de *M. henlei* en la costa occidental de BCS, los organismos adultos se encuentran en mayor proporción dentro de la pesca, ya que solo el 14.2% de la captura total está conformada por organismos juveniles mientras que el 85.8% restante se trata de organismos adultos.

A partir de los resultados obtenidos en el presente estudio, implicaría que la población estaría afectada por la extracción de organismos adultos por parte de la pesquería, ya que estos contribuyen en mayor proporción al crecimiento de la población, sin embargo, la población se encuentra con un crecimiento del 16.4% anual y dada las medidas de protección actualmente implementadas para el Pacífico Mexicano han coadyuvado a que se mantenga la población presente en de la pesquería al proteger el periodo reproductivo, aunado a la capacidad de recuperación que presenta *M. henlei*.

Al igual que para *M. henlei*, Powter & Gladstone (2008) establecieron que para *H. portusjacksoni* en Nueva Gales del sur, Australia, los organismos adultos son los que tienen un mayor impacto para el crecimiento poblacional, por lo que una acción de manejo para esta especie consistió en la protección de los adultos reproductivos como una prioridad, corroborándose que las acciones de protección empleadas en la actualidad en aguas mexicanas permiten la protección de los organismos adultos que pueden contribuir al crecimiento de la población.

91
Smith *et al.* (1998) mencionan que las especies costeras tienden a ser más productivas, aunque debido a su fácil acceso a la pesquería, es necesario tener un manejo adecuado para no llegar a niveles altos de mortalidad que comprometan la sustentabilidad del recurso y el crecimiento de la población, recalcando la necesidad de tener más estudios para alcanzar una mayor precisión en los parámetros poblacionales.

La utilidad de los modelos demográficos en ausencia de datos pesqueros (captura, esfuerzo, selectividad) resultan de una buena alternativa para evaluar el efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional en elasmobranquios a partir de cambios en los parámetros biológicos (Cortes, 2007). El supuesto utilizado es que la pesca incide en clases de edades específicas y este debe ser el objetivo en la gestión del recurso; ya que incluso pequeñas capturas en un amplio intervalo de clases de edad podría volver insostenible la pesquería (Simpfendorfer, 1999).

A partir de los diversos escenarios utilizados en el presente estudio indican el efecto que la pesca estaría haciendo hacia el crecimiento de la población y el tiempo que ésta tardaría en poder incrementar de tamaño. Así, se concluyó que por el tipo de crecimiento que presenta *M.henlei* podría llegar a soportar una pesquería estableciendo límites de captura. Resulta de una valiosa información para los administradores del recurso en la implementación de medidas de manejo. El presente estudio es el primero en abordar la demografía de la especie *M. henlei* distribuida en las costas del Pacífico Mexicano, aportando información de medidas más adecuadas en el manejo de este recurso.

CONCLUSIONES GENERALES

- Las capturas de *M. henlei* en la costa occidental de BCS estuvieron representadas en su mayoría por organismos adultos de ambos sexos.
- Mustelus henlei puede ser considerada una especie de talla y edad mediana y de alta productividad biológica entre los elasmobranquios, por tener hasta 20 crías por periodo reproductivo con un ciclo reproductivo anual, madurando a talla y edad temprana.
- Las hembras presentaron almacenamiento de esperma, por periodo cortos de tiempo dado su posición de almacenamiento dentro de la glándula oviducal, mostrando una estrategia reproductiva para garantizar la fertilización.
- Mustelus henlei mostró diferencias en fecundidad con respecto a la población de California y los parámetros reproductivos talla media de madurez y periodo de nacimiento mostraron diferencias con respecto a la población del norte del Golfo de California.
- Existe un crecimiento diferente entre machos y hembras. Las hembras son más longevas, similar a las poblaciones de California y el norte del Golfo de California.
- El modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos y tres parámetros describió mejor el crecimiento en hembras y machos (respectivamente).
- Mustelus henlei soporta actualmente su explotación en la costa occidental de Baja California Sur y en ausencia de pesca la población tiene una capacidad de crecimiento del 16.4%.
- Un incremento en la mortalidad por pesca de 0.10 indica el límite entre el crecimiento de la población y la sobreexplotación de este recurso.
- Los organismos adultos son los que más contribuyen al crecimiento de la población, y los prioritarios a proteger.

RECOMENDACIONES

- Las medidas de protección empleadas para la pesca de tiburones y rayas en las costas del Pacífico Mexicano, ayudan a la protección del periodo reproductivo de las especies, sin embargo para poder crear un manejo integral de la pesca de esta especie, podría ser complementada con la implementación de tallas de captura o el cambio de arte de pesca.
- Con base en los resultados obtenidos en el apartado de reproducción, si se quisiera proteger a las hembras preñadas de la especie y con base en la presencia de estas en las capturas, se propone que la veda en la zona norte debería ir de mayo a agosto y en la zona sur de abril a junio.
- Realizar estudios de análisis de riesgo para la especie, ya que con los análisis demográficos ayudan en las medidas de manejo para la especie ya que permiten identificar un punto de referencia crítico que podría guiar la gestión preventiva.
- Se propone hacer estudios de telemetría en la especie con el fin de establecer la posibilidad de detectar migraciones a lo largo de la costa occidental de BCS.
- Se recomienda hacer un esfuerzo para muestrear hembras preñadas en la zona centro y sur (San Lázaro, San Ignacio y Punta Lobos) de la costa occidental de Baja California Sur durante todo el año para la estimación de la talla de maternidad en dichas zonas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aires da Silva, A. M. & V. F. Gallucci. 2007. Demographic and risk analyses applied to management and conservation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. <u>Marine and Freshwater Research</u>, 58:570-580.
- Ainsley, S. M., D. A. Ebert & G. M. Cailliet. 2011. Age, growth, and maturity of the whitebrow skate, *Bathyraja minispinosa*, from the Eastern Bering Sea. ICES <u>Journal of Marine Science</u>, 68:1426–1434.
- Akaike, H. 1998. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, 199-213. <u>En</u>: Parzen, E., K. Tanabe & G. Kitagawa (Eds.) <u>Selected</u> <u>Papers of Hirotugu Akaike</u>. Springer, New York. 434 p.
- Ali, K. 2015. National Plan of Action for the Conservation and Management of Sharks in the Maldives. Published by: <u>Ministry of Fisheries and Agriculture</u> <u>Marine Research Centre</u>, Hussain Sinan. 45 p.
- Andreuccetti, P., M. Iodice, M. Prisco & R. Gualtieri. 1999. Intercellular bridges between granulosa cells and the oocyte in the elasmobranch *Raya asterias*. <u>The Anatomical Record</u>. 255:180–187.
- Araya, M. & L. A. Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. <u>Enviromental Biology of Fishes</u>. 77: 293-300.
- Barnett, L.A.K., M.V. Winton, S.M. Ainsley, G.M. Cailliet & D.A. Ebert. 2013. Comparative Demography of Skates: Life-History correlates of productivity and impplications for management. <u>Plos One</u> 8(5): e65000.
- Beamish, R. J. & D. A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. <u>Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences</u>, 38:982-983.

- Beerkircher, L., M. Shivji & E. Cortes. 2003. A Monte Carlo demographic analysis of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*): implications of gear selectivity. <u>Fishery Bulletin</u>. 101: 168-174.
- Bensley, N., J. Woodhams, H.M. Patterson, M. Rodgers, K. McLoughlin, I. Stobutzki
 & G.A. Begg. 2009. Shark Assessment Report for the Australian National
 Plan of Action for the Conservation and Management of Sharks, final report
 to the Department of Agriculture. <u>Fisheries and Forestry, Bureau of Rural</u>
 <u>Sciences</u>, Canberra.
- Bigelow, H. B. & W. C. Schroeder. 1948. Sharks. <u>Memoir of the Sears Foundation</u> for Marine Research. 1: 59–546.
- Block, B. A., I. D. Jonsen., S. J. Jorgensen., A. J. Winship., S. A. Shaffer., S. J.
 Bograd., E. L. Hazen., D. G. Foley., G. A.Breed., A. L. Harrison., J. E.
 Ganong., A. Swithenbank., M. Castleton., H. Dewar., B. R. Mate., G. L.
 Shillinger., K. M. Schaefer., S. R. Benson., M. J. Weise, R. W. Henry. & D.
 P. Costa. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. <u>Nature.</u> 475: 86–90.
- Bonfil, R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. <u>FAO Fish</u>. <u>Tech</u>. <u>Pap.</u> <u>341</u>, 119 pp.
- Braccini, J. M., B. M. Gillanders. & T. I. Walker. 2006. Determining reproductive parameters for population assessments of chondrichthyan species with asynchronous ovulation and parturition: piked spurdog (*Squalus megalops*) as a case study. <u>Marine and Freshwater Research</u>. 57: 105–119.
- Branstetter, S. 1993. Conservation Biology of Elasmobranchs. <u>NOAA Technical</u> <u>Report NMFS</u>. 115p.
- Branstetter S., Musick J. A. & Colvocoresses J. A. 1987. A comparison of the age and growth of Tiger shark, *Galeocerdo cuviere*, from of Virginia and from the Northwestern Gulf of Mexico. <u>Fishery Bulletin</u>. 85(2): 269-279.

- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. <u>Model Selection and Multimodel Inference:</u> <u>A practical informtacion-tehoretic aproach</u>. Editorial Springer. 488p.
- Cailliet, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review. <u>NOAA Tech. Rep. NMFS, 90</u>. 157–165.
- Cailliet, G. M.1992. Demography of the Central California Population of the Leopard Shark (*Triakis semifasciata*). <u>Aust. J.Mar. Freshwater Res</u>. 43:183-193.
- Cailliet, G. M., L. K. Martin, D. Kusher, P. Wolf & B. A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs, 157-165. <u>En:</u> Prince, E. D. & L. M. Pulos (Eds.) <u>Proceedings of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks.</u> U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 8.
- Cailliet, G. M., R. L. Radtke & B. A. Welden. 1986. Elasmobranch Age Determination and Verification: A Review, 345-360. <u>En</u>: Uyeno T. R. Arai, T. Taniuchi y K. Matsuura (Eds) <u>Indo- Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second</u> <u>International Conference on Indo – Pacific Fishes</u>. Ichtyological Society of Japan. Tokyo.
- Cailliet, G. M., K. G. Yudin, S. Tanaka, & T. O. R. U. Taniuchi., 1990. Growth characteristics of two populations of *Mustelus manazo* from Japan based upon cross-readings of vertebral bands. <u>NOAA Tech. Rep. NMFS, 90</u>. 167-176.
- Cailliet, G. M., H. F. Mollet, G. G.Pittenger, D. Bedford & L. J. Natanson. 1992. Growth and Demography of the Pacific Angel Shark (*Squatina califórnica*), based upon tag returns off California. <u>Aust. J. Mar. Freshwater Res.</u> 43:1313-1330.
- Cailliet, G. M. & K.J. Goldman. 2004. Age and determination and validation in condrichthyans fishes, 399-447. En: Musick J., Carrier J.C. y Heithaus M. R.

(Eds.) <u>Biology of Sharks and their relatives.</u> 1edn. CRC Press, Boca Ration FL.

- 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. <u>Environmental Biology of Fishes</u> 77:211-228.
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision, and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. <u>Journal</u> <u>of Fish Biology</u>. 59: 197–242.
- Campana, S. E. 2014. <u>Age determination of elasmobranchs, with special reference</u> <u>to Mediterranean species: a technical manual.</u> Studies and Reviews. General Fisheries Commission for the Mediterranean, 94. Rome, FAO 2014. 38 p.
- Campos, B. R., M. A. Fish, G. Jones, R. W. Riley, P. J. Allen, P. A. Klimley, J. J. Cech & J. T. Kelly. 2009. Movements of brown smoothhounds, *Mustelus henlei*, in Tomales Bay, California. <u>Environmental Biology of Fishes</u>. 85: 3– 13.
- Canadá. 2007. <u>National Plan of Action for the Conservation and Management of</u> <u>Sharks.</u> Communications Branch Fisheries and Oceans Canada Ottawa, Ontario. 30 p.
- Carrier, J.C., H.L. Pratt, J.I. Castro. 2004. Reproductive Biology of Elasmobranchs, 269-286. <u>En</u>: Carrier J.C., J.A. Musick, Heithaus MR (Eds.), <u>Biology of</u> <u>Sharks and their Relatives</u>. CRC Press. LLC. Boca Raton, Florida.
- Carlson, J.K., E. Cortes & D. M. Bethea. 2003. Life history and population dynamic of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. <u>Fishery Bulletin</u>, 101:281-292.
- Carson, F. L. & C. Hladik. 2009. <u>Histotechnology A self-Instructional</u>, Text. 3rd. edn, American Society for Clinical Pathology Press. 400 p.

- Castillo-Géniz, L. & J. Tovar-Ávila. 2016. <u>Tiburones mexicanos de importancia</u> <u>pesquera en la CITES</u>. Instituto Nacional de Pesca. México. 96 p.
- Castro, J. I. 1996. <u>The Sharks of North American Waters</u>. Texas A. & M. University Press. College Station. Segunda Edición. Texas, USA. 180 p.
- Castro, J. I. 2011. <u>The Sharks of North America</u>. Oxford University Press, 1st edn USA.
- Chang, W.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determinations. <u>Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences</u> 39: 1208–1210.
- Chen, P. & W. Yuan. 2006. Demographic analysis based on the growth parameter of sharks. <u>Fisheries Research</u> 78: 374 379.
- Clark, E. & K. Von Schmidt. 1965. Sharks of the Central Gulf coast of Florida. <u>Bulletin of marine science</u> 15: 13–83.
- Clarke, T.M., M. Espinoza, I.S. Wehrtmann. 2014. Reproductive ecology of demersal elasmobranchs from a data-deficient fishery, Pacific of Costa Rica, Central America. <u>Fisheries Research</u>, 157: 96-105.
- Compagno, L. J. V. 1984. <u>Sharks of the World: an annotated and illustrated</u> <u>catalogue of the shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes.</u> FAO, Rome.
- Compagno, L. J., F. Krupp & W. Schneider. 1995. Tiburones, 730-743 p. <u>En</u>: Fischer,W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem (Eds.) <u>Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la</u> <u>pesca. Pacífico centro - oriental.</u> Roma. Volumen II. Vertebrados - Parte 1, 1200 p.
- Compagno. L.J., M. Dando & S. Fowler. 2005. <u>Sharks of the world</u>. Princeton Field Guides, 368 p.

- Compagno. L., M. Dando & S. Fowler. 2006. <u>Guía de campo de los tiburones del</u> <u>mundo</u>. Ed. Omega. 369 p.
- CONAPESCA-INP. 2004. <u>Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación</u> <u>de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México. Comisión Nacional de</u> <u>Acuacultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de</u> <u>Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación</u>. Mazatlán, México. 80 p.
- Conrath, C. L. & J. A. Musick. 2002. Reproductive biology of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, in the northwest Atlantic Ocean. <u>Environmental Biology of</u> <u>Fishes 64</u>: 367–377.
- Conrath, C. L., J. Gelsleichter & J. A. Musick. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. <u>Fishery Bulletin</u>. 100(4): 674-682.
- Cortes, E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. <u>Fishery Bulletin</u>. 93:57-66.
- Cortes, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. <u>Fisheries Research</u>. 39:199-208.
- Cortes, E. 2002. Incorporating Uncertainty into Demographic Modeling: Application to Shark Populations and Their Conservation. <u>Conservation Biology</u>. 16(4):1048-1062.
- Cortes, E. 2007 Chondrichthyan demographic modelling: an essay its use, abuse and future. <u>Marine and Freshwater Research</u>. 58:4-6.
- Cortés, E. & G. Parsons. 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). <u>Can. J. Fish. Aquat. Sci</u>. 53:709-718.
- Department of Agriculture, Forestry and Fisheries. 2013. <u>National Plan of Action for</u> <u>the Conservation and Management of Sharks (NPOA-Sharks)</u>. Sur Africa. 67p.

- Department of Fisheries Malaysia. 2014. <u>Malaysia National Plan of Action for the</u> <u>Conservation and Management of Shark (Plan 2)</u>. Ministry of Agriculture and Agrobased Industry Malaysia, Putrajaya, Malaysia. 50p.
- DOF. 2007. Norma Oficial Mexicana nom-029-pesc-2006, pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Diario oficial de la Federación. Mexico. 14 de febrero de 2007.
- Downton, H. C. 2007. <u>Biología del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856) <u>en Baja California Sur, México</u>. Tesis de Doctorado CICIMAR-IPN 215 p.</u>
- Durazo, R. & T. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. Prog. Oceanogr. 54: 7-31.
- Durazo, R., G. Gaxiola-Castro, B. Lavaniegos, R. Castro-Valdez, J. Gómez & A. Mascarenhas. 2005. Oceanographic conditions west of the Baja California coast, 2002-2003: A weak El Niño and Subartic water enhancement. <u>Cienc.</u> <u>Mar.</u>, 31(3): 537-552.
- Ebert, D. A. 2003. <u>Sharks, rays, and chimaeras of California</u>. University of California Press, Berkeley, California, USA. 284 p.
- Ebert, D. A. & Ebert T. B. 2005. Reproduction, diet and habitat use of leopard sharks, *Triakis semifasciata* (Girard), in Humboldt Bay, California, USA. <u>Marine and Freshwater Research</u>, 56:1089–1098.
- Escalante, F., J. E. Valdez-Holguín, S. Alvarez-Borrego & J. R. Lara-Lara 2013. Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophylla, and primary productivity in the Gulf of California. <u>Ciencias Marinas</u>, 39(2): 203– 215.
- Espinoza-García, S. 2012. <u>Hábitos alimenticios del tiburón mamón *Mustelus henlei* (Gil, 1863) en relación al sexo, la talla y la temporada en Punta Lobos, Baja <u>California Sur, México</u>. Tesis de licenciatura, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 80 p.</u>

- Fabens, A. J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. <u>Growth</u>, 29: 265-289.
- FAO. 1999. Dirección electrónica
- FAO. 2015-2016. IPOA SHARKS Web site. Los tiburones. FI Institutional Websites. In: Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO [en línea].
 Roma. Actualizado 17 October 2014. http://www.fao.org/fishery/topic/166336/es
- Farrell, E.D., S. Mariani & M. W. Clarke. 2010. Age and growth estimates for the starry smoothhound (*Mustelus asterias*) in the Northeast Atlantic Ocean. <u>ICES Journal of Marine Science</u>, 67:931-939.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico-oriental. Volumne II. Vertebrados-Parte 1. Roma. FAO, 1200 p.
- Fowler, S., C. B. Mogensen & T. Blasdale. 2004. <u>Plan of Action for the</u> <u>Conservation and Management of Sharks in UK Waters</u>. JNCC Report No. 360, 66p.
- Francis, M. P. 1981. Von Bertalanffy growth rates in species of *Mustelus* (Elasmobranchii: Triakidae). <u>Copeia</u> 1:189-192.
- Francis, M. P. 1988. Movement patterns of rig (*Mustelus lenticulatus*) tagged in southern New Zealand. <u>New Zealand Journal of Marine and Freshwater</u> <u>Research</u>, 22:259–272.
- Francis, M. P. & J. T. Mace 1980. Reproductive biology of *Mustelus lenticulatus* from Kaikoura and Nelson. <u>New Zealand Journal of Marine and Freshwater</u> <u>Research</u>, 14:303–311.

- Francis, M. P. & C. O. Maologáin. 2000. Age, growth and maturity of a New Zealand endemic shark (*Mustelus lenticulatus*) estimated from vertebral bands. <u>Marine and Freshwater Research</u>. 51:35-42.
- Furlong-Estrada, E., F. Galván-Magaña & J. Tovar-Ávila. 2017. Use of the productivity and susceptibility analysis and a rapid management-risk assessment to evaluate the vulnerability of sharks caught off the west coast of Baja California Sur, México. <u>Fisheries Research</u>. 194: 197-208.
- GACETA OFICIAL. 2007. <u>Norma Oficial Mexicana nom-029-pesc-2006</u>, pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. SAGARPA Diario oficial de la Federación. Mexico. 14 febrero 2007.
- Galíndez, E. J., M. C. Días-Andrade, M. S. Avaca & S. Estecondo. 2010. Morphological study of the oviductal gland in the smallnose fanskate Sympterygia bonapartii (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae). Brazilian Journal of Biology. 70(2): 325–333.
- Galván-Magaña, F. (2009). La pesquería de tiburones en Baja California Sur, 351-361. <u>En</u>: Urciaga G.J., M. L. F. Beltrán & B.D. Lluch. (Eds) <u>Recursos</u> <u>marinos y servicios ambientales en el desarrollo regional</u>, México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR).
- Garcia-Riveiro, L. Y. 2015. <u>Parámetros demográficos del cazón Viuda amarilla</u>, <u>Musteus higmani</u> (Springer y Lowe, 1963)(Elasmobranchii:Triakidae), de la <u>region nororiental de Venezuela</u>. Tesis de Licenciatura, Universidad Central de Venezuela (Facultad de Ciencias, Escuela de Biología). 54 p.
- Gedamke, T., J. M. Hoenig, J. A. Musick, W. D. DuPaul & S. H. Gruber. 2007. Using demography models to determine intrinsic rate of increase and sustainable fishing for elasmobranchs: pitfalls, advances, and applications. North American Journal of Fisheries Management 27: 605-618

- Goldman, K. J. 2005. Age and Growth of Elasmobranch Fishes, 251-261. <u>En</u>: Musick, J.A. y Bonfil, R. (Eds) Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Documento técnico de pesquerías, Roma. 474 p.
- Gómez, G. O., L. A. Zapata, R. A. Franke & G. E. Ramos. 2003. Hábitos alimentarios de *Mutelus lunulatus* y *M. henlei* (Pisces: triakidae) colectados en el parque nacional natural Gorgona, Pacífico Colombiano. <u>Boletín de</u> <u>Investigaciones Marinas y Costeras</u>. 32: 219–229.
- Goosen, A. J., & M. J. Smale. 1997. A preliminary study of age and growth of the smooth-hound shark, *Mustelus mustelus* (Triakidae). <u>South African Journal of Marine Science</u>. 18:85-91.
- Gulland, J. A. 1974. <u>The management of marine fisheries</u>. <u>University of Washington</u> Press. Seattle. W.A. 198 p.
- Guzman-Castellanos, A. B., E. Moralez-Bojórquez & E. F. Balart. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranquios: la inferencia con modelos multiples. <u>Hidrobiología</u>. 24(2): 137-150.
- Haeseker, S.L. & J.J. Cech 1993. Food habits of the brown smoothhound shark (*Mustelus henlei*) from two sites in Tomales Bay. <u>California Fish and Game.</u> 79(3): 89–95.
- Hamlett, W. C. 2005. <u>Reproductive biology and phylogeny of chondricthyes. Shark,</u> <u>Batoids and Chimeras</u>, Sience Publisher, USA, 562 p.
- Hamlett, W.C., M. Hysell, M. Jezior, T. Rozycki, N. Brunette & K. Tumilty. 1999.
 Fundamental zonation in elasmobranchs oviducal glands, 271–280. En:
 Seret, B. & J.Y. Sire (Eds.) <u>Indo-Pacific fish biology: Proceedings of the 5th</u> <u>Indo-Pacific Fisheries Conference, Noumea, 1997</u>, Ichthyological Society of France, Paris.
- Hamlett, W. C., L. Fishelson, A. Baranes, A. K. Hysell & D. M. Server. 2002. Ultrastructural analysis of sperm storage and morphology of the oviducal

gland in the Oman shark, *lago omanensis* (Triakidae). <u>Marine Freshwater</u> <u>Research</u>. 53:601–613.

- Hamlett, W. C., G. Kormanik, M. T. Storrie, B. Stevens & T. I. Walker. 2005. Chapter
 13. Chondrichthyan parity, lecithotrophy and matrotrophy, 395–434. <u>En</u>:
 Hamlett, W. C. (Ed.). <u>Reproductive Biology and Phylogeny of</u>
 <u>Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras.</u> Science Publishers:
 Enfield, NH. 562 p.
- Hanchet, S. 1988. Reproductive biology of Squalus acanthias from the east coast, South Island, New Zealand. <u>New Zealand Journal of Marine and Freshwater</u> <u>Research.</u> 22:537–549.
- Hoenig, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. <u>Fishery Bulletin</u> 81: 898–903.
- Hoenig, J. M. & S. H. Gruber. 1990. Life-Histpry Patterns in the Elasmobranchs: Implications for Fisheries Management, 1-16. <u>En</u>: Pratt Jr,. H. L., S. H. Gruber and T. Taniuchi (Eds.) <u>Elasmobranchs as Living Resources:</u> <u>Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the</u> <u>Fisheries</u>. NOAA Technical Report 90. 518 p.
- Holden, M.J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions, 117–137. <u>En:</u> Jones, E. H. (Ed.) Sea fisheries research. Logos Press, London. 510 p.
- Horie, T. & S. Tanaka. 2002. Geographical variation of maturity size of the cloudy catshark, *Scyliorhinus torazame*, in Japan. <u>Journal of the School of Marine</u> <u>Science and Technology Tokai University</u>. 53:111-124.
- Humason, G.L. 1979. <u>Animal Tissue Techniques</u>. 4ta. Edition Freeman and Company. United States of America. 661 p.
- INAPESCA. 2014. Boletin hidrometeorologico febrero 2014. http://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/BOLETINES/

hidroclimatico/TEMPERATURA/boletin-hidrometeorologico-febrero-2014temperatura-OK.pdf

- Ismen, A. 2003. Age, growth, reproduction and food of common stingray (*Dasyatis pastinaca* L., 1758) in Iskenderum Bay, the Eastern Mediterranean. <u>Fisheries Research</u>. 60: 169-176.
- Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. <u>Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences</u> 53: 820–822.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. Fisheries Research. 81:229-235.
- Katsanevakis, S. & C. D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. <u>Fish and Fisheries</u>. 9:178-187.
- Kimura, M. A. 1980. Simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. <u>Journal</u> <u>of Molecular Evolution</u>, 1980; 16: 111–120.
- Krebs, C. J. 1978. <u>Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and</u> <u>Abundance. 2nd edn</u>. Harper and Row: New York. 677 p.
- Lluch-Belda, D., J. Elourdoy-Garay, S. E. Lluch-Cota & G. Ponce-Días. 2000. <u>Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano</u>. Centro de Investigaciones Biologicas del Noreste S. C. México.
- Lombardi-Carlson, L. A., E. Cortes, G. R. Parsons & C. A. Marine. 2003. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, (Carcharhiniformes:Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. <u>Marine and Freshwater Research</u>. 54: 875-883.
- Lutton, B., St. George, J. Murrin, C. L. Fileti & I. Callard. 2005. The Elasmobranch Ovary, 237 – 282. En: Hamlett, W. C. (Ed.). <u>Reproductive Biology and</u>

<u>Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras.</u>, Science Publishers, Inc. Plymouth, UK. 562 p.

- Lynn, R. & J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. <u>Journal of Geophysical Research</u>, 92(C12): 12947- 12966.
- Malcolm, P.M. 1988. Movement patterns of rig (*Mustelus lenticulatus*) tagged in southern New Zealand. <u>New Zealand Journal of Marine and Freshwater</u> Research 22: 259–272.
- Malcolm, P.M. & J. T. Mace. 1980. Reproductive biology of *Mustelus lenticulatus* from Kaikoura and Nelson. <u>New Zealand Journal of Marine and Freshwater</u> <u>Research.</u> 14: 303–311.
- Matta, M. E. & D. R. Gunderson. 2007. Age, growth, maturity, and mortality of the Alaska skate, *Bathyraja parmifera*, in the eastern Bering Sea. Environmental Biology of Fishes. 80:309–323.
- Márquez, F. J. 2007 <u>Demografía del pez guitarra Rhinobatos productus (Ayres,</u> <u>1854)</u>, <u>del Golfo de California</u>. Tesis de Doctorado Centro de Investigaciones Biológicas del Norte 197 pp.
- Márquez-Farías, J. F. & L. Castillos-Geniz. 1998. Fishery biology and demography of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the southern Gulf of Mexico. <u>Fisheries Research</u>. 39:183-198.
- Márquez-Farías, J.F., L. Castillo-Geniz & M. C. Rodriguez 1998. Demografía del cazon pech Sphyrna tiburo (Linnaeus, 1758) en el sureste del Golfo de México. <u>Ciencias Marinas.</u> 24(1):13-34.
- Maruska, K.P., E.G. Cowie & T.C. Tricas 1996. Periodic gonadal activity and protracted mating in elasmobranch fishes. <u>The Journal of Experimental</u> <u>Zoology</u>. 276: 219–232.

- Maruska, K. P., E.G. Cowie & T. C. Tricas 1996. Periodic gonadal activity and protracted mating in elasmobranch fishes. <u>The Journal of Experimental</u> <u>Zoology.</u> 276: 219–232.
- Matthews, L. H. 1950. Reproduction in the basking shark, *Cetorhinus maximus* (Gunner). <u>Philosophical Transactions of the Zoological Society of London</u> 234: 247–316.
- McMillan, D.B. 2007. Ovarian follicles, 67–208. <u>En</u>: McMilan, D.B. (Ed.). <u>Fish</u> <u>histology: female reproductive system</u>. Springer-Verlag, New York.
- Méndez-Loeza, I. 2008. Edad y crecimiento del cazón pardo, *Mustelus henlei* (Gill, <u>1863)</u>, en la región norte del Golfo de California. Tesis de Maestría CICIMAR-IPN. 65 p.
- Ministry for primary industries 2013. <u>National plan of action for the conservation and</u> <u>management of sharks</u>. Publications logistics officer. Nueva Zelanda 36 p.
- Mollet, H. F. & G. M. Cailliet. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices stage-based matrix models. <u>Mar. Freshwater Res.</u> 53:503-516.
- Mollet, H., J. Cliff, H. L. Pratt & J. Stevens 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of Lamnoids. <u>Fishery Bulletin</u>. 98(2): 299–318.
- Moulton, P. L., T. I. Walker & S. R. Saddlier. 1992. Age and growth studies of gummy shark, *Mustelus antarcticus* Günther, and school shark, *Galeorhinus* galeus (Linnaeus), from southern Australian waters. <u>Australian Journal of</u> <u>Marine and Freshwater Research</u> 43:1241-1267.
- Moura, T., B. Serra-Pereira, L. S. Gordo & I. Figueiredo. 2011. Sperm storage in males and females of the deep water shark Portuguese dogfish with notes on oviducal gland microscopic organization. <u>Journal of Zoology</u>. 283(3): 210–219.

- Musick, J. A. 1999. Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long- Lived Marine Animals, 1–9. En: Musick, J.A. (Ed.), <u>'Proceedings of the Symposium</u> <u>Conservation of Long-Lived Marine Animals Held at Monterey, California,</u> <u>USA, 24 August 1997'.</u> American Fisheries Society: Bethesda, MD.
- Nezlin, N. P., J. J.Oram, P. M. DiGiacomo & N. Gruber. 2004. Sub-seasonal to interannual variations of sea surface temperature, salinity, oxygen anomaly, and transmissivity in Santa Monica Bay, California from 1987 to 1997. Continental Shelf Research. 24:1053–1082.
- Neer, J.A. & G. M. Cailliet. 2001. Aspects of the life history of the Pacific electric ray, *Torpedo californica* (Ayers). <u>Copeia</u>, (3): 842–847.
- Neer, J. A., & B. A. Thompson. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. <u>Environmental Biology of Fishes</u>, 73(3): 321–331.
- Nezlin, N.P., J.J. Oram, P.M. DiGiacomo & N. Gruber. 2004. Sub-seasonal to interannual variations of sea surface temperature, salinity, oxygen anomaly, and transmissivity in Santa Monica Bay, California from 1987 to 1997. <u>Continental Shelf Research</u>. 24: 1053–1082.
- NOM-029-PESC-2006. Norma Oficial Mexicana de pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. Diario Oficial de la Federación, Secretaría de Gobernación, México.
- NPOA. 2001. <u>United States National Plan of Action for the Caonservation and</u> <u>Management of Sharks</u>. Department of Commerce. National Oceanic and Atmospheric Adminisration. National Marine Fisheries Service Silver Spring. http://www.nmfs.noaa.gov/sfa/Final%20NPOA.February.2001.htm
- NPOA. 2015. <u>National Plan of Action for the Conservation and Management of</u> <u>Sharks on the High Seas – Belize</u>. High Seas Fisheries Unit. 18 p.

- 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. <u>Canadian Journal of fisheries and aquatic sciences</u>. 53: 1765-1777.
- Okamura, H. & Y. Semba. 2009. A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes. <u>Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences</u>. 66:771-780
- 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(4):1239-1249.
- Parson, L. S. 1993. Management of marine fisheries in Canada. <u>Canadian Bulletin of</u> <u>Fisheries and Aquatic Sciences</u>, 225-273.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. <u>Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer</u> 39: 175–192.
- Pearl, R. 1928. The Rate of Living. Knopf, New York. 226 p.
- Pearse, A. G. E.1968. <u>Histochemistry, theorical and applied</u>. London. Churchill Livingstone. 1215 p.
- Pérez-Jiménez, J. C. 2008. <u>Biología y taxonomía de los tiburones del género</u> <u>Mustelus (Elasmobrranchii) de la región norte del Golfo de California</u>. Tesis de Doctorado CICESE 188 p.
- Pérez-Jiménez, J. C. & O. Sosa-Nishizaki. 2008. Reproductive biology of the Brown smoothhound shark. *Mustelus henlei*, in the northern Gulf of California, México. Journal of Fish Biology. 73:782-792.
- Pérez-Jiménez, J. C. & O. Sosa-Nishizaki 2010. Determining reproductive parameters for population assessments of two smoothhounds (*Mustelus*

californicus and *Mustelus lunulatus*) from the northern Gulf of California, México. <u>Bulletin of Marine Science</u> 86(1): 3–13.

- Piercy, A N., T. S. Ford, Levy, L. M. & F. F. Snelson. 2006. Analysis of variability in vertebral morphology and growth ring counts in two Carcharhinid sharks. <u>Environmental Biology of Fishes</u>, 77:401-406.
- Pitcher, T. J. & P. Hat 1982. Fisheries Ecology. Chapman and Hall, London. 408 p.
- Powter, D. M. & W. Gladstone. 2008. Demographic analysis of the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* in the coastal waters of Eastern Australia. <u>Marine and Freshwater Research</u>.59:444-455.
- Pratt, H. L. (1993). The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks. <u>Environmental Biology of Fishes</u>. 38:139–149.
- Pratt, H.L. & S. Tanaka 1994. Sperm Storage in Male Elasmobranch: A Description and Survey. Journal of Morphology. 219: 297-308.
- Prisco, M., A. Liguoro, L.Ricchiari, G. Del Giudice & P. Andreuccetti 2007. Oogenesis in the spotted ray *Torpedo marmorata*. <u>Reviews in Fish Biology</u> <u>and Fisheries</u>. 17:1–10.
- R Development Core Team. 2006. R: A language and environment for statistical computing. <u>RFoundation for Statistical Computing</u>, Vienna, Austria. Available online at: http://www.r-project.org
- Ramírez-Amaro, S. R., D. Cartamil, F. Galvan-Magaña, G. Gonzalez-Barba, J. B. Graham, M. Carrera-Fernandez, O. Escobar-Sanchez, Sosa- O. Nishizaki & A. Rochin-Alamillo. 2013. The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California Sur, México, management implications. <u>Scientia</u> <u>Marina</u> 77(3): 473-487.
- Ricker, W. E. 1979. Growth rates and models. Cap II: 677-743. En: Hoar, W. S.;
 D. J. Randall & J.R. Brett (Eds.), <u>Fish Physiology. Vol. 8. Bioenergetics</u> and Growth. Academic Press, Inc. Orlando, Florida, E.U.A.

- Roden, G.I. 1971. Aspects of the transition zone in the northeastern Pacific. <u>Journal</u> <u>of Geophysical Research</u>, 76: 3462-3475.
- Rodríguez-Romero, J., E. Álvarez-Bauman, M. R. Ochoa-Díaz, J. López-Martínez & M. Maldonado-García. 2013. Feeding habits of *Mustelus henlei* on the western coast of Baja California Sur, México. <u>Revista de Biología Marina y Oceanografía.</u> 48(2):261–271.
- SAGARPA. 2011.<u>Anuario estadístico de acuacultura y pesca. Comisión Nacional de</u> <u>Acuacultura y Pesca</u>. 311p.
- Saïdi, B., B. M. Nejmeddine & A. Bouain 2009. Reproductive biology and diet of *Mustelus punctulatus* (Risso, 1826) (Chondrichthyes: Triakidae) from the Gulf of Gabès, Central Mediterranean Sea. <u>Scientia Marina</u> 73:249-258.
- Sánchez, C. J. A. 2016. <u>Hábitos alimentarios de tres especies del género Mustelus</u>, <u>Mustelus californicus</u>, <u>Mustelus henlei y Mustelus lunulatus</u>, en Bahía <u>Tortugas</u>, <u>Baja California Sur</u>, <u>México</u>. Tesis de Licenciatura</u>, Universidad Autónoma de Baja California Sur. 79 p.
- Sandoval-Castillo, J. & L. B. Beheregaray 2015. Metapopulation structure informs conservation management in a heavily exploited coastal shark (*Mustelus henlei*). <u>Marine Ecology Progress Series</u> 533:191–203.
- Serra-Pereira, B., I. Figueiredo & L. G. Serrano 2011. Maturation of the gonads and reproductive tracts of the thornback ray *Raja clavata*, with comments on the development of a standardized reproductive terminology for oviparous elasmobranchs. <u>Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science.</u> 3(1):160–175.
- Seychelles. 2007. <u>Seychelles national plan of action for the conservation and</u> <u>management of sharks.</u> Seychelles Fishing Authority. Victoria. Seychelles. 59p.

- Shepherd, S. A., S. A. Guzmán-del-Proo, J. Turrubiates, J. Belmar, J. I. Baker & P. R. Sluczanowski. 1991. Growth, Size at Sexual Maturity, and Egg-Per-Recruit Analysis of the Abalone Hialotis fulgens in Baja California. <u>The</u> <u>Veliger</u>. 34(4):324-330.
- Sicard-González, M. T., M. A. Tripp-Valdéz, L. Ocampo, A. N Maeda-Martínez. & S. E. Lluch-Cota 2012. Coastal sea surface temperature records along the Baja California península. <u>CICIMAR Oceánides</u> 27(2):65–69.
- Sidders, A. M., L.L. Tamini, E. J. Pérez & E. G. Chairamonte. 2005. Biología reproductiva del gatuzo *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Triakidae) en el área del Puerto de Quequén Provincia de Buenos Aires. <u>Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales</u>. 7(1):89–101.
- Silva-Santos, J. 2012. <u>Biología reproductiva del tiburón mamón pardo Mustelus</u> <u>henlei (gill, 1863) en la costa occidental de Baja California Sur, México.</u> Tesis de Maestría. Centro interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). México. 110 pp.
- Simpfendorfer, C. A. 1999. Demographic Analysis of the Dusky Shark Fishery in Southwestern Australia. <u>American Fisheries Society Symposium</u> 23:149-160.
- Simpfendorfer, C. A. 2005. Demographic models: Life tables, matrix models and rebound potential, 187-204. <u>En</u>: Musick J. A. y R. Bonfil (Eds.). <u>Management techniques for elasmobranchs fisheries</u>. APEC. Singapore. 270 p.
- SL-NPOA-SHARKS. 2013. Sri Lanka National Plan Of Action For The Conservation And Management Of Sharks. Ministry Of Fisheries And Aquatic Resources Development. Department Of Fisheries And Aquatic Resources National Aquatic Resources Research And Development Agency. Sri Lanka. 33 p.
- Smale, M. J. & L. J. V. Compagno. 1997. Life history and diet of two SouthAfrican smoothhound sharks, *Mustelus mustelus* (Linnaeus, 1758) and *Mustelus*

palumbres Smith, 1957 (Pisces: triakidae). <u>South African Journal of Marine</u> <u>Science</u>. 18:229–248.

- Smith, S. E., D. W. Au & C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. <u>Australian Journal of Marine and Freshwater Research</u>. 49:663-678.
- Smith, W.D. G. M. Cailliet & E. Cortes. 2008. Demography and elasticity of the diamond stingray, *Dasyatis dipterura*: parameter uncertainty and resilience to fishing pressure. <u>Marine and Freshwater Research</u>, 59: 575-586.
- Stevens, J. D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 55:657-665.
- Talent, L.G. 1982. Food habits of the grey smooth-hound, *Mustelus californicus*, the brown smooth-hound, *Mustelus henlei*, the shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus*, and the bat ray, *Myliobatis californica*, in Elkhorn Slough, California. <u>California Fish and Game.</u> 68 (4):224–234.
- Tanaka, S. & K. Mizue. 1979. Studies on sharks XV: age and growth of Japanese dogfish *Mustelus manazo* Bleeker in the East China Sea. <u>Bulletin of the</u> <u>Japanese Society of Scientific Fisheries</u> 45:43–50.
- Tanaka, S., G. M. Cailliet & K. G. Yudin. 1990. Differences in growth of the blue shark, Prionace glauca: Technique or population?, 1-16.. <u>En</u>: Pratt, H. L., Jr. S. H. Gruber & T. Taniuchi (Eds.). <u>Elasmobranchs as a living resources:</u> <u>advances in the Biology, Ecology, Systematics and the status of Fisheries</u>. US Dept. Commerce, NOAA Technical Report NMFS 90. 518 p.
- Taniuchi, T., H. Tachikawa & M. Shimizu 1993. Geographical variation in reproductive parameters of shortspine spurdog in the North Pacific. <u>Nippon</u> <u>Suisan Gakkaishi.</u> 59:45-51.
- Then, A. Y., Hoenig, J. M., Hall, N. G., & Hewitt, D. A. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of naturalmortality rate using

information on over 200 fish species. <u>ICES Journal of Marine Science</u>, 72: 82–92.

- Tonga Fisheries Division. 2013. <u>Kingdom of Tonga National Plan of Action (NPOA)</u> <u>Shark Plan (2014-2016)</u>.Tonga Fisheries Division & Pacific Islands Forum Fisheries Agency. Kingdom of Tonga. 19p.
- Vanuatu Department of Fisheries. 2015. <u>Vanuatu National Plan of Action on Sharks</u> <u>(2015–2018): A National Policy for the Management of Sharks in</u> <u>Vanuatu</u>.Vanuatu Fisheries Department & Pacific Islands Forum Fisheries Agency 24p.
- Vincenzi, S., M. Mangel, A. J. Crivelli, S. Munch & H. J. Skaug 2014. Determining Individual Variation in Growth and Its Implication for Life-History and Population Processes Using the Empirical Bayes Method. <u>PLOS</u> <u>Computational Biology</u> 10(9): e1003828.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). <u>Human Biology</u> 10: 181–213.
- Walker, T. I. 1992. A fishery simulation model for sharks applied to the gummy shark, *Mustelus antarcticus* Günther, from southern Australian waters. <u>Australian Journal of Marine and Freshwater Research</u> 43:195-212.
- Walker, T. I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. <u>Marine and Freshwater Research</u>, 49: 553-572.
- Walker, T. I. 2005a. Management measurements, 216–242. <u>En</u>: Musick, J.A. & R.
 Bonfil (Eds.). <u>Management techniques for elasmobranch fisheries</u>. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia. 336 p.
- Walker, T. I. 2005b. Reproduction in fisheries science, 81–127. <u>En</u>: Hamlett, W. C.,
 (Ed.) <u>Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks,</u> <u>Batoids and Chimaeras</u>, Science Publishers: Enfield, NH. 562 p.

- Walker, T. I. 2007. Spatial and temporal variation in the reproductive biology of gummy shark *Mustelus antarcticus* (Chondrichthyes: Triakidae) harvested off southrn Australia. <u>Marine and Freshwater Research.</u> 58: 67–97.
- Walker, T. I., B. L. Taylor, R. J. Hudson & J. P. Cottier. 1998. The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarcticus*) harvested off southern Australia. <u>Fisheries Research</u>, 39 (2): 139–163.
- Walmsley-Hart, S. A., W. H. H. Sauer & C. D. Buxton. 1999. The biology of the skates *Raja wallacei* and *R. pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the Agulhas Bank, South Africa. <u>South African Journal of Marine Science</u>. 21: 165-179.
- Weigmann, S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoid and chimaeras (Chondrichthhyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. <u>Journal of Fish Biology</u>. 88:837-1037.
- Yamaguchi, A., T. Taniuchi & M. Shimizu 1996. Age and growth of the starspotted dogfish *Mustelus manazo* from Tokyo Bay, Japan. <u>Fisheries Science</u>. 62:919-922.
- 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. <u>Environmental Biology of Fishes.</u> 57: 221–233.
- Yudin, K. G. & G. M. Cailliet. 1990. Age and growth of the gray soothhound, *Mustelus californicus*, and the Brown smoothhound, *M. henlei*, sharks from central California. <u>Copeia</u>, 1990: 191-204.
- Zar, J. H. 1984. <u>Biostatistical Analysis</u>, 4th edn. Upper Saddle River, NJ: Prentice, 620 p.

ANEXOS

Anexo I

A continuación se describen las diferentes técnicas de tinción empleadas en la diferenciación de las diferentes estructuras celulares en las gónadas de machos y hembras de *Mustelus henlei*, referencia a las sustancias y los tiempos empleados en cada una, se hace mención que los tiempos pueden variar dependiendo de la calidad de los reactivos.

 La técnica tricómica de Mallory identifica componentes del tejido conjuntivo como el colágeno y las fibras de reticulina; mostrando el citoplasma de color rosa, los gránulos de vitelo de color violeta o rojo y el colágeno de color azul.

Sustancia		Tiempo empleado	
Fucsina ácida al 0.25% destilada	en	agua	5 segundos
Lavar en agua destilada			2 veces
Ácido fosfomolíndico (diferencia y fija la fucsina)	al	1%	3 minutos
Lavar en agua destilada			Enjuague rápido
Mezcla de Mallory			10 minutos
Lavar en alcohol 96%			Enjuague rápido
Alcohol absoluto			2 minutos
Acetona			2 minutos
Acetona – Xilol (1:1)			2 minutos
Xilol			2 minutos

 La técnica del ácido periódico de Schiff (PAS) permite la identificación de polisacáridos, mucopolisacáridos, mucoproteínas, glicoproteínas y mucinas. La reacción es positiva en las estructuras teñidas en color magenta en varios tonos en relación con la cantidad y tipo de carbohidratos presentes. Los núcleos en color azul y el citoplasma en color amarillo.

Sustancia	Tiempo empleado
Solución de ácido peryódico al 0.6%	10 minutos
Lavar en agua destilada	Enjuague rápido
Reactivo de Schiff (A obscuras y temperatura ambiente)	10 minutos
Agua sulfurosa	1 minuto
Lavar en agua destilada	Enjuague rápido
Hematoxilina de Harris	7 minutos
Lavar en agua corriente	Enjuague rápido
Amarillo de metanilo	30 segundos
Lavar en agua acética	Enjuague rápido
Lavar en alcohol 96%	Enjuague rápido
Alcohol absoluto	2 minutos
Acetona	2 minutos
Acetona – Xilol (1:1)	2 minutos
Xilol	2 minutos

 La técnica de Feulgen identifica la presencia del ADN en los núcleos, estos se tiñen de color magenta, el citoplasma y otras estructuras subcelulares se tiñen de color verde.

Sustancia	Tiempo empleado		
Ácido clorhídrico 1N			1 minuto
(a temperatura ambiente)			
Ácido clorhídrico 1N a (temperatura constante)	а	60°c	10 minutos
Lavar con agua destilada			Enjuague rápido
Reactivo de Schiff			10 minutos
Agua sulfurosa			10 minutos
Lavar con agua destilada			Enjuague rápido
Contrastar con verde luz			Enjuague rápido
Lavar con agua destilada			Enjuague rápido
Lavar en alcohol 96%			Enjuague rápido
Alcohol absoluto			2 minutos
Acetona			2 minutos
Acetona – Xilol (1:1)			2 minutos
Xilol			2 minutos

Anexo II

Valores para el parámetro *r* a partir del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros usando diferentes selectividades por pesca:

* Selectividad BCS

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	0.062	0.120	0.177	0.121
F=0.10	0.30	0.089	0.147	0.090
F=0.15	-0.001	0.058	0.116	0.059
F=0.20	-0.032	0.027	0.085	0.028
F=0.25	-0.064	-0.003	0.055	-0.003
F=0.30	-0.096	-0.034	0.025	-0.034

* Selectividad Uniforme

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	0.044	0.101	0.158	0.102
F=0.10	-0.005	0.051	0.108	0.052
F=0.15	-0.55	0.001	0.058	0.002
F=0.20	-0.105	-0.048	0.008	-0.048
F=0.25	-0.155	-0.098	-0.041	-0.098
F=0.30	-0.205	-0.148	-0.091	-0.148

* Selectividad Juveniles

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	0.082	0.140	0.196	0.141
F=0.10	0.071	0.128	0.184	0.129
F=0.15	0.059	0.117	0.173	0.118
F=0.20	0.048	0.105	0.161	0.106
F=0.25	0.037	0.094	0.150	0.095
F=0.30	0.026	0.083	0.139	0.084

* Selectividad Adultos

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	0.066	0.124	0.181	0.125
F=0.10	0.038	0.097	0.155	0.098
F=0.15	0.010	0.070	0.129	0.071
F=0.20	-0.016	0.043	0.102	0.044
F=0.25	-0.044	0.017	0.076	0.018
F=0.30	-0.072	-0.009	0.051	-0.008

Anexo III

Valores para el parámetro λ a partir del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros usando diferentes selectividades por pesca:

* Selectividad BCS

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	1.064	1.128	1.194	1.129
F=0.10	1.031	1.094	1.158	1.094
F=0.15	0.999	1.061	1.124	1.061
F=0.20	0.968	1.028	1.089	1.028
F=0.25	0.937	0.997	1.057	0.997
F=0.30	0.908	0.967	1.025	0.967

* Selectividad Uniforme

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	1.045	1.107	1.171	1.107
F=0.10	0.994	1.053	1.114	1.054
F=0.15	0.946	1.002	1.059	1.002
F=0.20	0.899	0.953	1.008	0.953
F=0.25	0.856	0.907	0.959	0.907
F=0.30	0.814	0.862	0.912	0.863

* Selectividad Juveniles

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	1.086	1.151	1.217	1.151
F=0.10	1.074	1.138	1.208	1.138
F=0.15	1.062	1.125	1.189	1.125
F=0.20	1.049	1.112	1.176	1.112
F=0.25	1.038	1.099	1.162	1.100
F=0.30	1.027	1.088	1.149	1.088

* Selectividad Adultos

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	1.069	1.133	1.199	1.133
F=0.10	1.039	1.103	1.168	1.103
F=0.15	1.011	1.074	1.138	1.074
F=0.20	0.983	1.045	1.108	1.045
F=0.25	0.957	1.018	1.079	1.018
F=0.30	0.931	0.991	1.052	0.991

Anexo IV

Valores para el parámetro t_{x2} a partir del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros usando diferentes selectividades por pesca:

* Selectividad BCS

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	3.90	6.22	11.13	5.71
F=0.10	4.70	9.31	22.66	7.67
F=0.15	-32.10	10.89	94.18	11.28
F=0.20	-254.85	14.18	249.57	14.44
F=0.25	-306.72	-7.13	313.38	-11.21
F=0.30	-222.33	37.40	200.44	-14.05

* Selectividad Uniforme

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	4.38	7.68	15.70	6.77
F=0.10	-74.84	20.44	127.0	12.34
F=0.15	-282.3	60.44	298.62	11.94
F=0.20	-151.74	22.27	104.65	-13.09
F=0.25	-16.52	-7.96	-4.44	-7.09
F=0.30	-7.53	-4.89	-3.36	-4.69

* Selectividad Juveniles

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	3.53	5.22	8.38	4.92
F=0.10	3.75	5.75	9.72	5.36
F=0.15	4.00	6.41	11.59	5.88
F=0.20	4.28	7.26	14.24	6.49
F=0.25	4.60	8.44	18.46	7.25
F=0.30	4.96	9.67	25.77	8.20

* Selectividad Adultos

Mortalidad por pesca	Lower 95	Media	Upper 95	Mediana
F=0.05	3.81	5.98	10.45	5.53
F=0.10	4.45	8.16	18.06	7.05
F=0.15	5.23	15.80	50.26	9.62
F=0.20	-143.64	21.51	175.16	13.23
F=0.25	-261.33	36.62	266.06	14.41
F=0.30	-300.28	47.37	269.8	-13.14