



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**ESTIMACIÓN DE CRECIMIENTO DEL TIBURÓN MAKO (*Isurus
oxyrinchus*) EN EL PACÍFICO MEXICANO MEDIANTE INFERENCIA
MULTIMODAL Y DISTINTOS MÉTODOS PARA ESTIMAR LA EDAD**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA:

BIOL. JOSÉ ALBERTO RODRÍGUEZ MADRIGAL

TUTOR PRINCIPAL:

**DR. JAVIER TOVAR ÁVILA
CRIP BAHÍA DE BANDERAS-INAPESCA**

COMITÉ TUTOR:

**DR. JOSÉ LEONADO CASTILLO GÉNIZ
CRIP ENSENADA-INAPESCA
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
CICIMAR-IPN
DRA. ELAINE ESPINO BARR
CRIP MANZANILLO-INAPESCA
DR. JUAN CARLOS PÉREZ JIMÉNEZ
ECOSUR**

MÉXICO, CD.MX., MAYO, 2018.



**ESTIMACIÓN DE CRECIMIENTO DEL TIBURÓN MAKO (*Isurus
oxyrinchus*) EN EL PACÍFICO MEXICANO MEDIANTE INFERENCIA
MULTIMODAL Y DISTINTOS MÉTODOS PARA ESTIMAR LA EDAD**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
BIOL. JOSÉ ALBERTO RODRÍGUEZ MADRIGAL

TUTOR PRINCIPAL:
DR. JAVIER TOVAR ÁVILA
CRIP BAHÍA DE BANDERAS-INAPESCA

COMITÉ TUTOR:
DR. JOSÉ LEONADO CASTILLO GÉNIZ
CRIP ENSENADA-INAPESCA
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
CICIMAR-IPN
DRA. ELAINE ESPINO BARR
CRIP MANZANILLO-INAPESCA
DR. JUAN CARLOS PÉREZ JIMÉNEZ
ECOSUR

MÉXICO, CD.MX., MAYO, 2018.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad nacional Autónoma de México (UNAM) y el Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (PCMyL) por la oportunidad otorgada para realizar mis estudios de maestría en su sede en la Ciudad de México. Así mismo, por el apoyo otorgado (CEP/PCMyL-01255/16) para participar en el "Congreso V Encuentro Colombiano sobre Condrictios" en octubre de 2016 en Bogotá, Colombia.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar estudios de Maestría (CVU/Becario: 708335/587958), y la Beca Mixta 2017 Movilidad en el Extranjero (291212) para la estancia realizada en el Instituto Nacional de Investigación de Pesquerías de Alta Mar (NRIFSF), en Shimizu, Japón en mayo-junio de 2017.

Al Dr. Javier Tovar Ávila del Centro Regional de Investigaciones Pesqueras (CRIP) de Bahía de Banderas, Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA), por la oportunidad que me brindó de trabajar con el tiburón mako, por los aportes al presente trabajo, y por ser mi sensei en las artes de evaluación de las pesquerías de elasmobranchios desde hace ya varios años.

A todos los integrantes de mi Comité Tutoral, Drs. José Leonardo Castillo Géniz del CRIP Ensenada-INAPESCA, Felipe Galván Magaña del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del Instituto Politécnico Nacional (IPN), Elaine Espino Barr del CRIP Manzanillo-INAPESCA y Juan Carlos Pérez Jiménez de ECOSUR, por sus aportes y enseñanzas durante el trayecto y el producto final de esta investigación. En especial a los Drs. Leonardo Castillo y Felipe Galván, por su amabilidad y atención en las visitas que realice a los centros de investigación donde ellos trabajan, así como las muestras de tiburón mako obtenidas de sus respectivos proyectos de investigación y proporcionadas para este estudio.

Al INAPESCA, UNAM, CICIMAR-IPN y a la Facultad de Ciencias del Mar (FACIMAR) de la Universidad Autónoma de Sinaloa (UAS) por el financiamiento del proyecto, incluyendo la colecta de muestras, material y equipo de laboratorio para poder terminar este proyecto con éxito. En particular a los Drs. David Corro Espinosa del CRIP-Mazatlán-INAPESCA y Fernando Márquez Farías de la FACIMAR-UAS, por compartir sus muestras de tiburón mako para completar el estudio.

Al Instituto Nacional de Investigación de Pesquerías de Alta Mar (NRIFSF) por facilidades y apoyos económicos otorgados para realizar las estancias de investigación en sus instalaciones en

Shimizu, Japón de mayo–junio y en octubre de 2017. En especial a los Drs. Yasuko Semba-san, Mikihiko Kai-san y Hideki Nakano-san (Director General del NRIFSF); gracias por las enseñanzas, pláticas y su sincera amabilidad.

A la Dres. Suzanne Kohin y Mike Kinney por aceptarme para hacer una estancia de trabajo en su laboratorio y enseñarme la técnica de rayos X en el Centro de Ciencias Pesqueras del Suroeste (SWFSC) del Servicio Nacional de Pesquerías Marinas (NMFS), Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA) en la Jolla, California, EUA.

A Nachig Kramsky por las tertulias en el semestre intenso en Ciudad de México.

A mis amigos del posgrado Gabriela Castillo Marbella González y Jacqueline Rivera por su ayuda, compañía y pláticas.

A Stephany Morán y Sherlock por encontrarnos al azar y haber sido tan buenos roomies conmigo en mi estancia en la Ciudad de México.

A Leonora Mondragón por introducirme a los modelos de crecimiento.

A Edith Zárate por su ayuda en prestarme libros y debates estadísticos.

A los estudiantes del CRIP Bahía de Banderas por su tiempo, pláticas y actividades extracurriculares.

A Fabián Cervantes y Katherine Soto del CICIMAR-IPN por su amabilidad durante mi estancia en La Paz, BC, y por la amistad que surgió después.

A mi familia mis mejores deseos siempre, por ayudarme y permitirme terminar esta etapa de mi vida. Gracias por todo.

"Size is a state, growth is a process"
Enberg *et al.* (2011)

"La memoria tiene fuerza de gravedad, siempre nos atrae. Los que tienen memoria son capaces de vivir en el frágil tiempo presente. Los que no tienen, no viven en ninguna parte."
Patricio Guzmán.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS	I
ÍNDICE DE TABLAS	III
RESUMEN	IV
ABSTRACT	V
INTRODUCCIÓN	1
Estimación de edad y crecimiento	4
Validación de la periodicidad y edad	6
Modelos de crecimiento e inferencia multimodal (MMI)	7
Retrocálculo	8
ANTECEDENTES	10
Edad y crecimiento	10
Validación de Edad	12
JUSTIFICACIÓN	15
HIPÓTESIS	16
OBJETIVOS	17
MATERIALES Y MÉTODOS	18
Área de estudio	18
Obtención de muestras	18
Procesamiento de vértebras	20
Identificación de bandas de crecimiento y lecturas	21
Estimación de precisión y sesgo	21
Retrocálculo de longitudes pretéritas	23
Verificación de la periodicidad en las bandas de crecimiento	24
Determinación de edad	24
Modelos de crecimiento	25
Longevidad	27
RESULTADOS	28
Precisión y sesgo	28
Validación de la periodicidad	34
Estimación de edad y crecimiento	36
DISCUSIÓN	41

Composición de tallas	41
Precisión y sesgo	41
Relaciones longitud-tamaño de la vértebra	43
Validación de la periodicidad	43
Edad, crecimiento e inferencia multimodal	46
Retrocálculo	50
CONCLUSIONES	53
REFERENCIAS	55
ANEXOS	65

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Distribución geográfica de *Isurus oxyrinchus*. 1
- Figura 2.** Morfología de *Isurus oxyrinchus* o tiburón mako de aletas cortas. 2
- Figura 3.** Diagrama de dos cortes planos que se pueden utilizar en los centros vertebrales (a) y fotografía de espinas de la segunda aleta dorsal de *Squalus acanthias* mostrando los anillos (b). 5
- Figura 4.** Diagrama que representa la ubicación del foco, cuerpo calcáreo y la marca o banda de nacimiento en una vértebra completa (izquierda) y un corte transversal (derecha). 6
- Figura 5.** Área de pesca y localidades de muestreo de *Isurus oxyrinchus* por diversas pesquerías y flotas en el Pacífico mexicano 2000–2003 y 2008–2016. 19
- Figura 6.** Ilustración de las medidas tomadas en la vértebra entera (lado izquierdo) y corte sagital (lado derecho). 23
- Figura 7.** Frecuencias de tallas de *I. oxyrinchus* por sexos analizadas en el presente estudio, capturados durante 2000–2003 y 2008–2016 en el Pacífico mexicano. 28
- Figura 8.** Gráficos de sesgo entre los conteos (a) intra, y (b) inter-lector de bandas de crecimiento en vértebras enteras con nitrato de plata, de *I. oxyrinchus* del Pacífico mexicano. 29
- Figura 9.** Gráficos de sesgo entre los conteos (a) intra y (b) inter-lector de bandas de crecimiento en cortes con luz transmitida, de *I. oxyrinchus* del Pacífico mexicano. 30
- Figura 10.** Gráficos de sesgo comparando el promedio (puntos negros) e intervalo (líneas) de las diferencias entre las lecturas de las bandas de crecimiento vistas en cortes con luz transmitida vs vértebras (a) con nitrato de plata, (b) cortes con luz transmitida vs cortes con rayos X y (c) vértebras con nitrato de plata vs cortes con rayos X, para *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. 32
- Figura 11.** Relaciones entre el radio del centrum (a) y el radio de la vértebra (b) con la longitud total de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. 33

Figura 12. Frecuencia mensual de bordes traslúcidos (barras blancas) y opacos (barras negras) en vértebras enteras de juveniles de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. Los números dentro de cada columna indican el tamaño de muestra. 34

Figura 13. Incremento marginal promedio mensual para vértebras de juveniles (1 a 10 bandas de crecimiento) de *Isurus oxyrinchus*. 35

Figura 15. Frecuencias de edades por sexos de *I. oxyrinchus* capturados en el Pacífico mexicano. 36

Figura 16. Curvas de crecimiento ajustadas con los modelos candidatos para: (a) hembras y b) machos de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. 38

Figura 17. Curvas de crecimiento de la función de crecimiento de von Bertalanffy ajustada al conjunto de datos observados (FCVB-Ob) y retrocalculados (FCVB-Rc) para: a) hembras y b) machos de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. 40

Figura 17. Conteos de par de bandas de crecimiento por individuo en relación con su tamaño, para la muestra de vértebras enteras con nitrato de plata. 45

Figura 18. Comparación de las curvas de crecimiento reportadas para: a) hembras y b) machos de *Isurus oxyrinchus* en el norte del Océano Pacífico. 47

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de las funciones de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB) y Gompertz, edades (años) y tallas totales estimadas para *Isurus oxyrinchus* en estudios previos. 14

Tabla 2. Funciones de crecimiento usados para la estimación del crecimiento de *I. oxyrinchus*. 26

Tabla 3. Criterio de información de Akaike (AIC) de la distribución circular en el análisis de tipo de bordes (CEA) e incremento marginal (MIA) que se realizó para vértebras de juveniles de *Isurus oxyrinchus*. 35

Tabla 4. Pruebas de razón de verosimilitud para las curvas de crecimiento ajustadas con los cuatro modelos candidatos para los datos observados. 37

Tabla 5. Parámetros de crecimiento, índices del criterio de información de Akaike, diferencias de Akaike (Δi) y pesos de Akaike (w_i) estimados para datos observados por hembras y machos de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano, ajustando los cuatro modelos candidatos. 39

Tabla 6. Parámetros de crecimiento estimados para datos retrocalculados de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano, ajustando la FCVB. 39

RESUMEN

Se presenta una actualización de la estimación de la edad y crecimiento del tiburón mako de aletas cortas (*Isurus oxyrinchus*) a partir de organismos capturados durante 2001–2003 y 2008–2016 en el Pacífico mexicano, incrementando el tamaño de muestra respecto al estudio previo en la zona (Ribot-Carballal *et al.* 2005), e incorporando nueva información disponible sobre la periodicidad de las bandas de crecimiento en sus vértebras (formación bianual en juveniles). Las vértebras de 37 organismos fueron procesadas simultáneamente con diferentes métodos (vértebras enteras con nitrato de plata, cortes con luz transmitida y cortes con rayos X) para determinar si producen conteos similares de las bandas de crecimiento. Los análisis de bordes e incremento marginal (CEA y MIA, por sus siglas en inglés) se utilizaron para validar indirectamente la formación bianual de las bandas de crecimiento en las vértebras, y compararla con la información de validación directa. Las funciones de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB), Gompertz, logístico y la FCVB de dos parámetros fueron ajustados a los datos de longitud a edad, comparando su desempeño mediante el criterio de información de Akaike. Las vértebras de 130 hembras de 65–302 cm de longitud total (LT) y 126 machos de 64–267 cm de LT fueron examinadas. La precisión del conteo de las bandas de crecimiento fue aceptable, siendo ligeramente mayor para las vértebras enteras (porcentaje de acuerdo, PA= 70/62; error promedio porcentual, APE= 4.4/5.6; y coeficiente de variación, CV= 6.2/7.9 para la comparación intra e inter lector, respectivamente) que los cortes sagitales (PA= 69/37, APE= 3.7/14.5 y CV= 5.2/ 20.5). De igual manera para la comparación entre métodos la precisión fue aceptable (valores promedio de PA= 62, APE= 6.7 y CV= 9.4), no encontrando diferencias significantes en el número de bandas contabilizadas (ANDEVA $F_{2, 111}= 0.159$, $P>0.05$), probando que cualquiera de estos métodos puede producir estimaciones de edad similares. El CEA y MIA corroboraron la formación bianual de las bandas de crecimiento en juveniles, no pudiendo verificarlo en organismos adultos debido al limitado tamaño de muestra, por lo que se asumió la formación bianual de las bandas de crecimiento hasta los cinco años y bandas anuales después. Las edades estimadas fueron de 0–15 en hembras y 0–12 en machos (con el uso de todas las muestras teñidas y seccionadas, juntas). La FCVB fue la que mejor se ajustó a los datos de hembras ($L_{inf}= 345$, $k= 0.12$ y $L_0= 69$) y machos ($L_{inf}= 284$, $k= 0.17$ y $L_0= 66$), encontrándose diferencias entre las curvas de ambos sexos de acuerdo a la prueba de razón de verosimilitud de Kimura. *Isurus oxyrinchus* presenta un crecimiento lento y longevidad media respecto a otras especies de tiburón.

ABSTRACT

An update of the age and growth of shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) from the Mexican Pacific Ocean is presented, based on individuals caught during 2001–2003 and 2008–2016. Sample size was increased respect to previous study in the region (Ribot-Carballal *et al.* 2005), and new available information on vertebral growth band periodicity (biannual deposition in juveniles) was used. The vertebrae of 37 individuals were processed simultaneously with different methods (silver nitrate stained whole vertebrae, sections with transmitted light and sections processed with X-ray) to determine if similar growth band counts could be obtained. Centrum edge analysis and marginal increment analysis (CEA and MIA) were used to determine the periodicity of growth band formation in vertebrae and compare it with information from direct validation studies. The von Bertalanffy growth function (VBGF), Gompertz, logistic as well as the two parameters VBGF were fitted to the length-at-age data, comparing their performance with the Akaike information criterion. The vertebrae from 130 females 65–302 cm total length (TL) and 126 males 64–267 cm TL were examined. The precision of growth band counts was acceptable, though whole vertebrae produced slightly higher precise counts (percentage of agreement, PA= 70/62; average percent error, APE= 4.4/5.6; and coefficient of variation, CV= 6.2/7.9 for intra and inter reader comparisons, respectively) than sectioned vertebrae (PA= 69/37, APE= 3.7/14.5 and CV= 5.2/ 20.5). The precision of growth band counts for the different methods comparisons was acceptable too (mean values of PA= 62, APE= 6.7 and CV= 9.4) and no significant differences between counts were found (ANOVA $F_{2, 111} = .159$, $P > 0.05$), proving that all used methods can produce similar age estimates. The CEA and MIA supported the hypothesis of biannual band pair formation for juveniles, though for adults the periodicity could not be verified due to the low sample of large animals. Thus, age was estimated considering the formation of two pairs of growth bands per year during the first five years of age and assuming one pair of bands per year afterwards. The estimated ages ranged from 0–15 for females and 0–12 for males (whole stained centra and sectioned pooled). The VBGF fitted better the length-at-age data for both females ($L_{inf} = 345$, $k = 0.12$ and $L_0 = 69$) and males ($L_{inf} = 284$, $k = 0.17$ and $L_0 = 66$), showing differences in their growth curves according to the Kimura's likelihood ratio test. *Isurus oxyrinchus* presents a slow growth and medium longevity in comparison to other shark species.

INTRODUCCIÓN

El tiburón mako de aletas cortas, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque 1810) pertenece a la familia Lamnidae y al orden Lamniformes. Es una especie de importancia pesquera, altamente migratoria y de amplia distribución. Se encuentra en todas las aguas tropicales y templadas (temperaturas por arriba de 16°C) de los océanos, entre los 50°N (hasta 60°N en el noroeste del Atlántico) y 50°S, a una profundidad de los 0–500 m (Holts 1988, Compagno 2002 y 2005) (Fig. 1). En el Pacífico oriental (PO), su distribución va desde Norteamérica (Washington) hasta el centro de Chile, incluyendo el Golfo de California (GC) (Conde-Moreno y Galván-Magaña 2006). Los movimientos ontogénicos y estacionales de los makos dan lugar a poblaciones demográficamente estructuradas con alta variación espacio-temporal (Groeneveld *et al.* 2014).

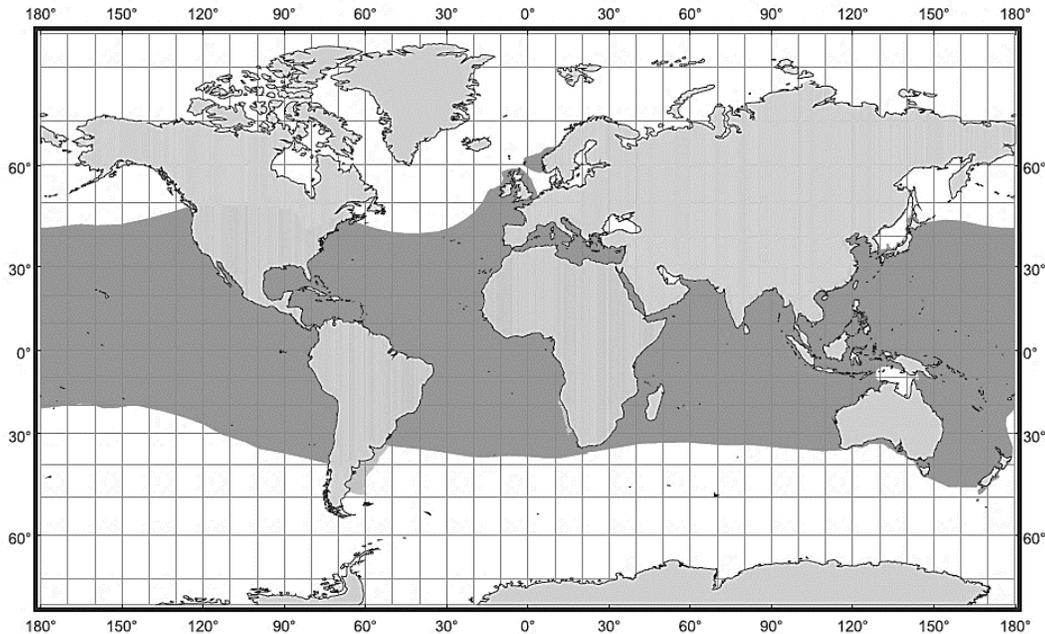


Figura 1. Distribución geográfica de *Isurus oxyrinchus*. Zonas bien establecidas con color gris oscuro y distribución incierta con gris claro (modificado de Compagno 2002)

Isurus oxyrinchus tiene una cabeza triangular, hocico largo (morro agudo), boca en forma de U con dientes largos, sin cúspides o estrías, ojos negros, branquias largas en V, con quillas fuertes en el pedúnculo caudal. El dorso es azul brillante o púrpura y más pálido y plateado a los lados. La parte del vientre es blanca, la parte inferior del hocico y boca es blanca en estado adulto,



las aletas pectorales (corta y picuda) y pélvicas son oscuras por la parte superior, y blancas en la parte inferior, en comparación con la otra especie del mismo género, *I. paucus*, que se caracteriza por tener aletas pectorales más largas y el morro usualmente no es agudo. Su talla al nacer va de los 60–80 cm de longitud total (LT), con una máxima de 396 cm de LT en adultos (Duffy y Francis 2001, Compagno 2002, Compagno *et al.* 2005) (Fig.2).

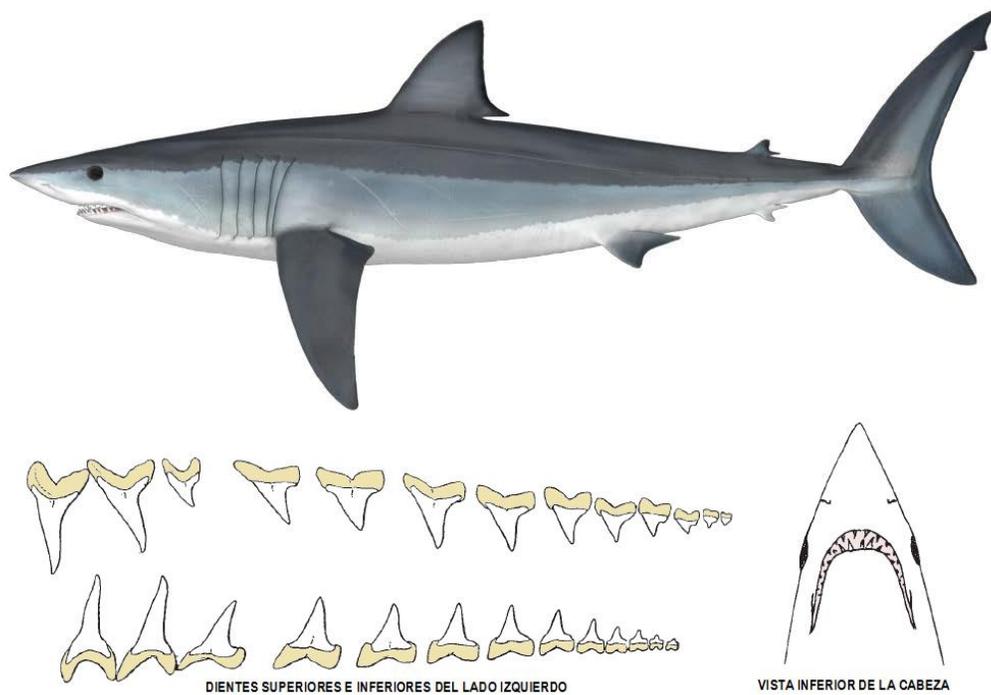


Figura 2. Morfología de *Isurus oxyrinchus* o tiburón mako de aletas cortas (modificado de Compagno 2002 y Cantú 2013).

La captura y observación de hembras preñadas de *I. oxyrinchus* es relativamente poco común. Sin embargo, se sabe que su reproducción es de tipo vivípara aplacentaria con oofagia embrionaria, es decir los embriones se desarrollan por la ingestión de vitelo (óvulos sin fertilizar) suministrado por la madre, y nacen en un periodo de gestación de 15–18 meses (Snelson *et al.* 2008). El tamaño de la camada va de 4–25 crías (promedio 12), con una relación positiva entre el tamaño de la madre y el tamaño de la camada, aumentando la fecundidad a medida que la hembra crece (Mollet *et al.* 2000 y 2002). Las características estacionales de reproducción que presentan, indican que el apareamiento se produce a partir de primavera hasta verano (Duffy y Francis 2001). Se ha reportado un amplio intervalo de tallas de madurez para el Pacífico norte y el Atlántico, que



van de los 156–220 cm LT en machos, y 210–298 cm LT para hembras (Pratt y Casey 1983, Joung y Hsu 2005, Bishop *et al.* 2006, Conde-Moreno y Galván-Magaña 2006, Maia *et al.* 2006, Semba *et al.* 2011).

I. oxyrinchus principalmente se alimenta de peces (pelágicos y demersales), existiendo una relación entre el tipo de presas y su tamaño. La presa principal es *Xiphias gladius*, pero también son comunes en la dieta crustáceos y cefalópodos, el resto de las presas está representada por elasmobranquios (*Prionace glauca*, *Carcharhinus limbatus*, *Sphyrna lewini* y *S. zygaena*, *Aetobatus narinari*), aves y mamíferos marinos. No se han determinado diferencias entre la dieta de ambos sexos (Compagno 2002, Maia *et al.* 2006, López *et al.* 2009).

Debido a que cuenta con un sistema circulatorio de intercambio de calor, *I. oxyrinchus* puede mantener las temperaturas de su masa muscular y visceral por encima de la temperatura del agua que lo rodea, pudiendo realizar migraciones a grandes escalas, haciéndolo uno de los peces más activos y probablemente el tiburón más rápido del mundo (Carey *et al.* 1981, Bernal *et al.* 2001, Stevens 2008). Trabajos recientes resaltan la relación entre la capacidad de recuperación al estrés por captura, asociada con las capacidades aeróbicas producto de la endotermia (French *et al.* 2015). Actualmente, se capturan incidentalmente en las pesquerías con palangre de atún y pez espada en todo el mundo, son particularmente vulnerables en las pesquerías dirigidas de pez espada del Atlántico y Pacífico (Compagno 2002). Tanto adultos como juveniles son abundantes en California y Baja California en los meses de verano (Holts 1988).

En México *I. oxyrinchus* es capturado directa e incidentalmente por diversas pesquerías, principalmente en el noreste del Pacífico, frente a la Península de Baja California y hasta el Pacífico central mexicano (Vélez-Marín y Márquez-Farías 2009). Algunos organismos internacionales como la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) han mostrado preocupación por su baja productividad biológica, relacionada con su baja fecundidad (Conde-Moreno y Galván-Magaña 2006) y posiblemente lento crecimiento (Bishop *et al.* 2006), existiendo un riesgo de sobreexplotación, por lo que ha sido clasificado como “vulnerable”. Aunque no existen estimaciones precisas del tamaño de las poblaciones de *I. oxyrinchus*, evaluaciones recientes estiman que debido a los pocos datos y la calidad que se tenían para esta especie, el estado de sus poblaciones no pudo ser determinada (Sippel *et al.* 2015). Recientemente *I. oxyrinchus* ha sido objeto de atención de organismos internacionales como la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) y el Comité Científico Internacional para el Atún del Pacífico Norte y Especies



Similares (ISC), con fines de evaluación poblacional. La incapacidad de obtener suficientes muestras (especialmente de especies raras o amenazadas), que es la base para las investigaciones de historias de vida, es el mayor impedimento para resolver la falta de información (Smart *et al.* 2013). La evaluación de las poblaciones requiere estimaciones confiables de la edad y crecimiento. Por tanto, es imperativo aplicar los métodos de estimación de la edad más avanzados a organismos capturados en México, así como también comparar distintos modelos de crecimiento mediante la teoría de información o inferencia multimodal (Katsanevakis y Maravelias 2008, Smart *et al.* 2016).

Estimación de edad y crecimiento

El crecimiento individual en los peces se basa en procesos fisiológicos, siendo el resultado neto entre los procesos de acumulación (anabolismo) y descomposición (catabolismo) (von Bertalanffy 1938). La información y estimación de la edad constituye la base para estimar la tasa de crecimiento, tasa de mortalidad, productividad y longevidad natural, situándose entre las variables biológicas más esenciales para diversos modelos de evaluación poblacional y para el manejo exitoso de las pesquerías (Campana *et al.* 2002, Goldman 2004). Por tal motivo, en años recientes se han producido muchos avances en los estudios para cuantificar la edad y crecimiento de elasmobranquios (tiburones y rayas) (Cailliet y Goldman 2004).

Una incorrecta determinación de edad puede llevar a consecuencias graves en estudios de dinámica poblacional (Ardizzone *et al.* 2006), conduciendo a graves errores en la evaluación de esas poblaciones resultando en una posible sobre explotación (Hoff y Musick 1990, Campana 2001). Por otra parte, la importancia de evaluar la precisión y exactitud de las bandas de edad en las estructuras, y las diferencias en los modelos de crecimiento y ajuste a los datos, cada vez son más reconocidos (Cailliet *et al.* 2006).

Los tiburones alcanzan un gran tamaño, maduran a una edad tardía y tienen fecundidad baja en comparación a otros peces óseos u otros organismos marinos. Además, presentan una alta longevidad y una baja tasa de crecimiento poblacional. Esta combinación de rasgos los hace susceptibles de recuperarse a mortalidades por sobrepesca (Cailliet y Bedford 1983, Cailliet y Goldman 2004). Los métodos para estimar la edad pueden ser indirectos (e.g. basados en el análisis de distribución de longitudes) y directos, los que involucran el conteo de marcas de crecimiento en estructuras duras. Diversas estructuras calcificadas producen incrementos periódicos de



crecimiento que pueden ser útiles para determinación de edad en peces (Campana 2001). Los métodos más usuales en peces óseos se basan en el análisis de estructuras duras como escamas, otolitos y huesos, y no son aplicables a los elasmobranquios. Por lo que se ha optado por utilizar sus vértebras, ya sea todo el centro, o cortes planos transversales y longitudinales (sagitales) para la determinación de su edad (Goldman 2004) (Fig. 3a). También han sido de utilidad las espinas dorsales (tiburones de la familia Squalidae y Heterodontidae) para esta estimación (McFarlane y Beamish 1987, Tovar-Ávila *et al.* 2008) (Fig. 3b).

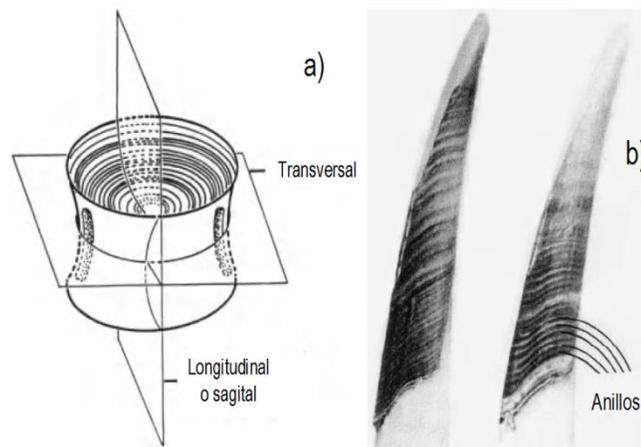


Figura 3. Diagrama de dos cortes planos que se pueden utilizar en los centros vertebrales (a) y fotografía de espinas de la segunda aleta dorsal de *Squalus acanthias* mostrando los anillos (b) (modificado de Cailliet y Goldman 2004).

El patrón comúnmente más distinguible en las vértebras vistas al microscopio con luz transmitida, es una banda opaca seguida de una banda translúcida, a este patrón se le denomina par de bandas de crecimiento, cabe aclarar que el método de preparación y examinación de la estructura que se utiliza para determinar la edad (*e.g.* teñidas con rojo de alizarina S, nitrato de plata, radiografías y usando luz reflejada o transmitida) altera las propiedades ópticas de las estructuras calcificadas (Cailliet *et al.* 2006), por lo que es importante indicar el método de observación. La banda o marca de nacimiento se distingue por un cambio en el ángulo del centro, a menudo es más pronunciado en la primera banda. La banda opaca y translúcida tienden a ocurrir en verano e invierno, respectivamente (Goldman 2004). La diferencia de aspecto entre una (verano/opaca) y otra (invierno/translúcida), proporciona la base para la determinación de la edad (Fig. 4). Cabe resaltar que en muchas especies la banda que se le nombra invierno, realmente se forma en primavera (Sminkey y Musick 1995, Cailliet y Goldman 2004).



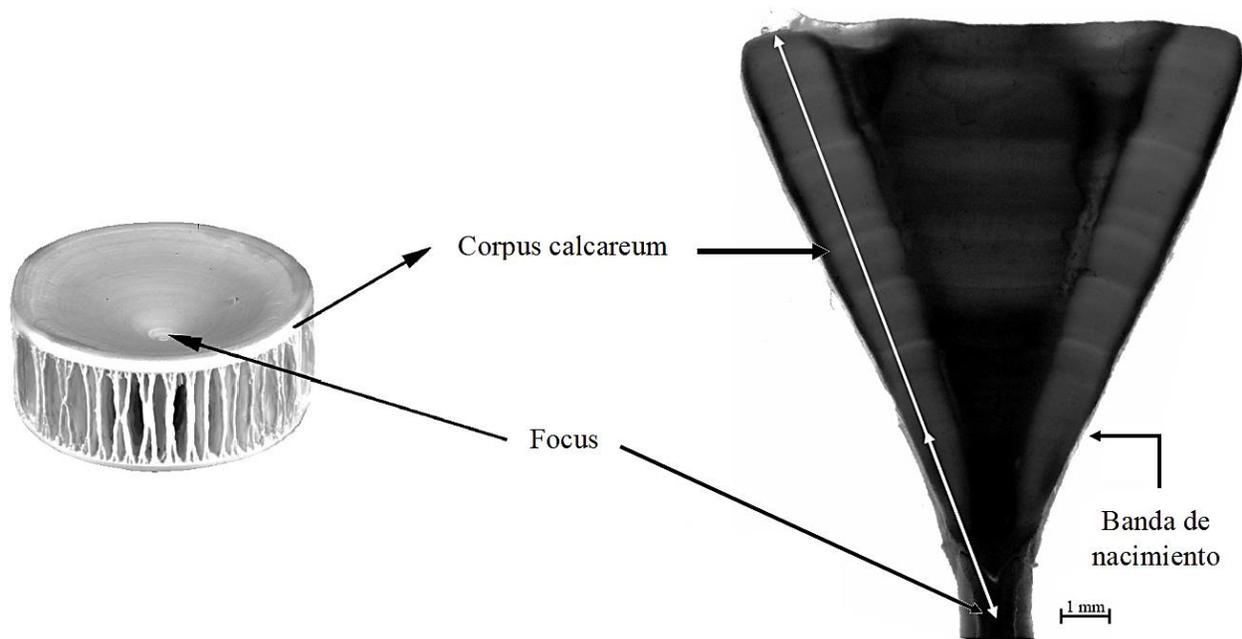


Figura 4. Diagrama que representa la ubicación del foco, cuerpo calcáreo y la marca o banda de nacimiento en una vértebra completa (izquierda) y un corte transversal (derecha). Las flechas blancas en el corte muestran el radio total de la vértebra (flecha larga) y el radio de la banda de nacimiento que fueron medidos (flecha corta) (modificado de Bishop *et al.* 2006).

Validación de la periodicidad y edad

Diversos análisis se pueden llevar a cabo para la verificación o validación indirecta de la periodicidad de las bandas de crecimiento en vértebras de tiburones, como son los análisis de borde (CEA) y la razón del incremento marginal (Goldman 2004). La estimación de la edad en *I. oxyrinchus* puede ser un problema debido al desacuerdo en la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento en la vértebra, por lo que la verificación de esta periodicidad resulta crítica para la correcta determinación de edades (Natanson 2002).

Desde los años 80 se pueden encontrar algunos estudios sobre edad y crecimiento de *I. oxyrinchus* (Cailliet y Bedford 1983, Hsu 2003, Bishop *et al.* 2006, Cerna y Licandeo 2009, Semba *et al.* 2009, Doño *et al.* 2015, Kai *et al.* 2015, Barreto *et al.* 2016). Pocos son, sin embargo, los estudios que han aplicado análisis de verificación en la periodicidad en las bandas de crecimiento para el hemisferio norte del Océano Pacífico (Ribot-Carballal *et al.* 2005, Okamura y Semba 2009). A pesar de la información generada con estos estudios, en la actualidad aún se sigue debatiendo sobre la incertidumbre de la periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento en esta especie.



Son relativamente pocos los estudios que se han enfocado a la validación directa de la edad, debido al tiempo y la dificultad de obtener un índice confiable de edad. Sin embargo, en la actualidad se cuenta con información que nos proporciona un panorama de los métodos que se han utilizado para tener una mayor precisión a la hora de estimar la edad de *I. oxyrinchus*. Técnicas directas de validación de edad, tales como el marcado con oxytetraciclina (OTC) y recaptura de organismos con un tamaño de muestra adecuado han sido aplicados a esta especie (Natanson *et al.* 2006, Wells *et al.* 2013, Kinney *et al.* 2016).

La OTC es un antibiótico de uso veterinario que se deposita en sitios de calcificación activa, como estructuras vertebrales, permaneciendo en el organismo al menos 20 años (Smith *et al.* 2003). La combinación de marcado-recaptura y marcado-químico (OTC) en organismos, es uno de los mejores métodos disponibles para validar la periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento (Campana 2001, Goldman 2004). Esta técnica consiste en llevar a cabo la captura del organismo, marcarlo, medirlo y aplicarle una inyección con OTC (de acuerdo a su longitud-peso), para después liberarlo en condiciones favorables. El resultado es una marca permanente en la vértebra, visible bajo fluorescencia (luz de rayos UV), que se forma al momento de ser inyectado. Para saber la periodicidad, el número de bandas de crecimiento que se formaron desde la marca de OTC inyectada al momento de la captura, es comparado con el tiempo que estuvo en libertad el organismo (Campana 2001).

Modelos de crecimiento e inferencia multimodal (MMI)

La práctica común entre los investigadores que estudian el crecimiento en peces es adoptar *a priori* la forma tradicional de la función de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB, Beverton 1954), por lo que se ha vuelto el más estudiado y aplicado de todos los modelos existentes de longitud-a-edad (Cailliet *et al.* 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008). Sin embargo, han sido identificadas diversas limitaciones a esta ecuación, incluyendo la incapacidad para reflejar el crecimiento en las primeras etapas en algunas especies (Gamito 1998). Además, para algunas especies acuáticas se ha visto que otros modelos como el de Gompertz (Natanson *et al.* 2006) o el logístico (Zhu *et al.* 2009) describen mejor el crecimiento. Por lo que la selección de los modelos apropiados debería ser con base en la habilidad de indicar la realidad biológica, con una base estadística en sus ajustes, y su conveniente parsimonia (modelos que disminuyan la complejidad al aplicarlos) (Burnham y Anderson 2002). Si el objetivo del investigador es expresar las



características de crecimiento de las especies en términos cuantitativos, es imprudente y posiblemente contraproducente basarse solamente en la explicación de solo un modelo (Cailliet *et al.* 2006).

La buena ciencia es estratégica y, una excelente estrategia empieza con “múltiples hipótesis de trabajo” (Chamberlin 1890), es por esto que este principio alienta a identificar las múltiples hipótesis alternas (H_1, H_2, \dots, H_R). La correcta identificación *a priori* de este conjunto de hipótesis es muy importante, siendo base en el cuestionamiento de la ciencia (Elliott y Brook 2007). Así, las pruebas de razón de verosimilitud proveen de un método general para la comparación estadística de las curvas de crecimiento aplicando diversas hipótesis (Kimura 1980). Enfoques más actuales para modelar el crecimiento son los marcos multimodelo (Carlson y Baremore 2005) y la inferencia multimodal (Burnham *et al.* 2011, Katsanevakis y Maravelias 2008). Estos métodos ajustan múltiples modelos candidatos (*e.g.* la FCVB, Gompertz, logístico, Schnute, potencial) a los datos de talla-edad, y haciendo uso de los criterios de información de Akaike (AIC, Akaike 1973) y/o bayesiano (BIC, Schwarz 1978) ya sea para seleccionar el modelo que mejor se ajuste (marco multimodal), o para obtener un promedio del peso de cada modelo (inferencia multimodal) (Smart *et al.* 2016); el peso de Akaike es considerado como el peso de evidencia a favor de que el modelo *i* sea el mejor del conjunto de modelos candidatos (Katsanevakis y Maravelias 2008). La selección del modelo basado en la inferencia multimodal ha sido recomendada como una mejor y robusta alternativa que los enfoques de pruebas de hipótesis (Akaike 1981, Burnham *et al.* 2011).

Retrocálculo

El retrocálculo es un método para describir el historial de crecimiento de cada individuo muestreado, y existen numerosas variaciones en la metodología (Goldman 2004). Este método estima las longitudes en edades anteriores para cada individuo a partir de observaciones secuenciales en estructuras óseas o calcificadas (escamas, otolitos y vértebras) de longitud-a-edad para cada pez. Se recomienda utilizarlo si el tamaño de las muestras es pequeño o si no se han obtenido muestras de cada mes (Campana 1990, Francis 1990). Sin embargo, también se ha comentado que las metodologías de regresión (como el retrocálculo) no son aconsejables porque descartan información y frecuentemente producen longitudes ya calculadas, pudiendo sobreestimar la longitud de peces en la captura (Francis 1990). Así mismo, algunos estudios han demostrado que la relación entre el tamaño de los peces y el otolito varía sistemáticamente con la tasa de



crecimiento somático, lo que resulta en estructuras relativamente grandes en peces de lento crecimiento (Campana 1990).

A pesar de las posibles desventajas de aplicar el retrocálculo, es importante señalar que muchos tiburones se enumeran con datos insuficientes en los informes de evaluación debido a la falta de datos históricos de su biología básica, lo que dificulta tomar decisiones sobre gestión en su conservación. Por lo tanto, la recopilación de este tipo de datos es una prioridad. Sin embargo, especies raras o amenazadas con poblaciones que son pequeñas, o pelágicos y de largas migraciones como *I. oxyrinchus*, pueden ser difíciles de muestrear. Por lo tanto, existe una necesidad de técnicas que permitan el uso de tamaños de muestra pequeños para proporcionar información preliminar sobre los parámetros del ciclo de vida, tales como la edad y el crecimiento (Smart *et al.* 2013). Podemos encontrar algunos estudios de edad y crecimiento en vértebras de tiburones en los que se ha aplicado el retrocálculo (Goldman y Musick 2006, Tribuzio *et al.* 2010), siendo importante el trabajo realizado para *I. oxyrinchus* en el norte del Atlántico (Pratt y Casey 1983).



ANTECEDENTES

Edad y crecimiento

La edad y el crecimiento del tiburón *I. oxyrinchus* han sido estudiados desde principios de los años 80 en distintas partes del mundo. Diferentes métodos han sido utilizados incluyendo análisis de frecuencia de longitud y marcaje-recaptura, sin embargo, el método más común para su determinación de edad ha sido el conteo de bandas de crecimiento en vértebras. Algunos de estos estudios han sido realizados en el océano Pacífico, incluyendo el Pacífico mexicano (PM). La mayoría de estos estudios se basaron en la FCVB, uno de los modelos más utilizados para describir el crecimiento en peces.

En los años 80, con muestras provenientes de la pesca comercial del sur de California, se utilizó el método de rayos X para mejorar la lectura de las bandas de crecimiento en *I. oxyrinchus* con resultados satisfactorios. Las bandas que se contaron se utilizaron para ajustar una curva de crecimiento basada en la FCVB. Los resultados indicaron que *I. oxyrinchus* tiene un crecimiento relativamente lento (Tabla 1). En este estudio se asumió la formación de bandas anual (Cailliet y Bedford 1983).

Pratt y Casey (1983) utilizaron cuatro técnicas para determinar la edad de *I. oxyrinchus*: conteos de bandas de crecimiento en vértebras, datos de frecuencia de tallas de juveniles, análisis de marcaje-recaptura y análisis temporal de datos longitud-mes. De acuerdo a la compatibilidad entre los métodos, llegaron a la conclusión de que la periodicidad en las bandas en el Atlántico era semestral (dos bandas al año). La FCVB describió adecuadamente el crecimiento (Tabla 1).

La edad y crecimiento ha sido estimada para esta especie en la región suroeste del Atlántico, donde se realizaron análisis de secciones de las vértebras de 245 organismos. Se encontró una relación linear significativa entre la longitud furcal (LF) y el radio de la vértebra para sexos combinados. El modelo de Schnute proporcionó una buena descripción del crecimiento individual para ambos sexos hasta los 15 años de edad, sin embargo, por cuestiones prácticas de comparación con otros estudios se muestran los parámetros usando la FCVB (Tabla 1). Para identificar la periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento fueron aplicadas dos pruebas: análisis de bodes y la razón del incremento marginal (MIR, por sus siglas en inglés). Debido a los resultados no concluyentes de estos análisis sobre la periodicidad, asumieron el patrón anual para la estimación de edad de acuerdo a los estudios de validación en el norte del Atlántico (Campana *et*



al. 2002, Ardizzone *et al.* 2006, Natanson *et al.* 2006). Además, señalan que es necesaria la aplicación de técnicas más robustas de validación en el futuro (Doño *et al.* 2015).

Para el Océano Pacífico se encuentran diversos trabajos realizados. En la zona de Chile (2004–2005) se han reportado parámetros de la edad y crecimiento de *I. oxyrinchus* capturados por las pesquerías de palangre de pez espada. Las edades fueron estimadas por medio del conteo de pares de bandas de las secciones del centro de la vértebra para 547 individuos. La mayor edad estimada fue de 25 años. Se estimaron los parámetros de crecimiento con la FCVB (Tabla 1) (Cerna y Licandeo 2009).

En las costas de Nueva Zelanda, Bishop *et al.* (2006) analizaron las vértebras de 256 organismos. La precisión en el conteo de bandas fue medida mediante el error promedio porcentual y el coeficiente de variación (APE y CV, por sus siglas en inglés). Los parámetros de crecimiento fueron ajustados mediante tres funciones de crecimiento (asumiendo la formación anual de las bandas de crecimiento) la FCVB, FCVB de dos parámetros, Gompertz y Schnute. Los modelos candidatos fueron comparados mediante los valores de AIC y BIC, por lo que sería el primer trabajo realizado para *I. oxyrinchus* en utilizar un enfoque multimodal. Los autores concluyen que el modelo de Schnute por sexos separados y combinados proporcionó el mejor ajuste para los datos

Para el sureste del Océano Índico, con datos provenientes de la captura de pelágicos mayores con palangre (2005–2010) y redes de protección (1978–2010), se investigó la estructura poblacional, biología reproductiva, edad y crecimiento y la alimentación de *I. oxyrinchus*. La edad se evaluó a partir de conteos de cortes de las vértebras (asumiendo un patrón anual en la periodicidad del par de bandas de crecimiento), la FCVB y el modelo de Gompertz se ajustaron a los datos por sexos combinados de acuerdo a que la prueba de razón de verosimilitud no indicó diferencias (Prueba X^2). La FCVB se ajustó significativamente mejor a los datos (Tabla 1) (Groeneveld *et al.* 2014).

En la zona oeste y centro del norte del Pacífico, se determinaron la edad y crecimiento para 275 organismos de *I. oxyrinchus*, a partir de datos colectados entre 1992–2005 a bordo de barcos de investigación y palangreros que capturaban atún. Las bandas de crecimiento fueron contadas en cortes transversales del centro de la vértebra, aplicando el método de sombreado. El análisis de bordes de vértebras enteras sugirió la formación anual de las bandas. La FCVB-2 se ajustó por separado a los datos de talla por edad para cada sexo (Tabla 1), con una longitud de 70 cm LT que se fijó al nacer (Semba *et al.* 2009).



Así mismo, con datos recolectados de 2005–2013 para la misma zona y flotas, se estimaron las curvas de crecimiento y la distribución espacio-temporal de organismos juveniles de *I. oxyrinchus*. La simulación de los datos de longitud a edad mensuales, fueron generadas a partir de la media y la desviación estándar de cada distribución, estos se ajustaron con la FCVB. Los parámetros de las curvas de crecimiento que se estimaron (Tabla 1), indicaron un crecimiento aparentemente más rápido de lo que anteriormente se había reportado (Kai *et al.* 2015).

La edad y crecimiento de *I. oxyrinchus* en aguas de México fueron determinados para organismos capturados en el sur de la costa occidental de Baja California Sur (BCS) (Ribot-Carballal *et al.* 2005). Para validar la periodicidad de formación de las bandas de crecimiento se utilizó el CEA claros y oscuros, en vértebras enteras tratadas con nitrato de plata. Estos corresponden a los bordes translucidos y opaco respectivamente, de los cortes sagitales observados con luz transmitida. Este método indicó la formación anual de las bandas de crecimiento observadas. La relación entre la LT y el radio de la vértebra fue lineal ($r^2 = 0.91$). Los parámetros de crecimiento fueron estimados con la FCVB (Tabla 1).

Validación de Edad

La edad de una hembra de *I. oxyrinchus* del noroeste del Atlántico fue datada por Campana *et al.* (2002) mediante el método de bomba de radiocarbono. Se utilizaron $\delta^{13}\text{C}$, para determinar la fuente de carbono, y $\Delta^{14}\text{C}$ como medida de radiocarbono. La vértebra de este espécimen falló en registrar la medida de radiocarbono por lo que se comparó con la cronología del tiburón sardinero (*Lamna nasus*), del cual se obtenían más muestras. De acuerdo a esto, y las dos hipótesis de periodicidad en la formación del par de bandas de crecimiento que se tenían (anual= Natanson 2002 y bianual= Pratt y Casey 1983), lo autores estimaron una edad de 21–22 años y 10–11 años, respectivamente. Estos autores concluyen que la formación de las bandas de crecimiento que se tenía para determinar la edad de *I. oxyrinchus* eran incorrectos.

En estudios recientes y usando el mismo método de bomba de radiocarbono, se estimó y valido la edad, de 54 vertebras de *I. oxyrinchus* que se colectaron de 1950-1984 en el noroeste del Atlántico. Se calculó el APE, porcentaje de error (D) y CV para medir la precisión de los conteos de las bandas de crecimiento. Los valores de $\Delta^{14}\text{C}$ para cada muestra se representaron con respecto al año de formación de la banda, basadas en la edad estimada, y estas se compararon con series de tiempo de referencia, que se obtuvieron de trabajos previamente realizados. Los valores de edad



que se estimaron para las vértebras, tuvieron un intervalo de 1 a 31 años, usando la validación de bandas anuales (Ardizzone *et al.* 2006).

Para esta misma zona (Atlántico noroeste), Natanson *et al.* (2006) estimaron los parámetros de edad y crecimiento de 258 organismos. La formación anual de las bandas de crecimiento fue confirmada por el estudio de bomba de radiocarbono (Ardizzone *et al.* 2006), y se usó como base para dicha interpretación. La validación de edad se confirmó con la recaptura de un macho al que se le había inyectado OTC. Se produjeron los valores biológicos más razonables en machos usando la FCVB, y en hembras el modelo de Gompertz (Tabla 1).

Un estudio reciente en las costas del sur de California (EU) usando rayos X en cortes transversales de 29 vértebras marcadas con OTC, demostró que los organismos juveniles (primeros cinco años) forman dos pares de bandas por año, contrario a lo demostrado para la especie en el Atlántico (Wells *et al.* 2013). Para la misma zona y empleando la misma técnica de marcado con OTC en un macho de 225 cm de LT, determinaron que aparentemente en alguna etapa de la transición entre juvenil-adulto, los organismos cambian de manera abrupta su tasa de crecimiento para formar una banda por año (Kinney *et al.* 2016).



Tabla 1. Parámetros de crecimiento (L_{inf} = longitud infinita, k = constante de crecimiento, t_0 = edad a la longitud cero y L_0 = longitud a la edad cero) de las funciones de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB) y Gompertz, edades (años) y tallas totales (LT, longitud total; LF, longitud furcal; LPC, longitud precaudal en cm) estimadas para *Isurus oxyrinchus* en estudios previos. n= número de organismos total o por sexo= H: hembra, M: macho o C: combinados.

n	Modelo	L_{inf}	k	t_0 / L_0	Edad máxima	Bandas por año	Intervalo tallas	Zona	Referencia
C: 44	FCVB	321	0.07	-3.75	17	1	90–321 LT	Sur de California	Cailliet y Bedford (1983)
	FCVB	345	0.20	-1 / 65–75	12	2	69–328 LF	Océano Atlántico	Pratt y Casey (1983)
		302	0.26	-1	5				
H: 52	FCVB	349	0.15	-1.97	10	2	74–314 LT	Este de Australia, Pacífico	Chan (2001)
M: 24		267	0.31	-4.7	7		66–274 LT		
H: 215	FCVB	403	0.05	-3.65	31	1	80–375 LT	China	Hsu (2003)
M: 133		301	0.07	-3.77	24				
C: 109	FCVB	411	0.05	-4.7	18	1	77–290 LT	Baja California Sur, México.	Ribot-Carballal <i>et al.</i> (2005)
H: 313	FCVB	325	0.07	-3.18	25	1	75–330 LT	Sudeste de Chile	Cerna y Licandeo (2009)
M: 249		297	0.08	-3.58	25		76–285 LT		
H: 140	Gompertz	366	0.08	88	32	1	64–340 LF	Norte del Océano Atlántico	Natanson <i>et al.</i> (2006)
M: 118	FCVB	253	0.12	72	29		72–260 LF		
H: 111	FCVB	203	0.01	-11.3 / 114.1	28	1	99–347 LF	Nueva Zelanda	Bishop <i>et al.</i> (2006)
M: 145		192	0.05	-9.0 / 113.4	29		100–270 LF		
H: 147	FCVB	308	0.09	60	20	1	57–300 LPC	Noreste y centro del Pacífico	Semba <i>et al.</i> (2009)
M: 128		231	0.1	60	14		53–240 LPC		
C: 89	FCVB	285	0.11	90.4	17	1	91–297 LF	Suroeste del Océano Índico	Groeneveld <i>et al.</i> (2014)
							90–299 LF		
H: 126	FCVB	416	0.03	-6.18	28	1	101–330 LF	Suroeste del Océano Atlántico	Doño <i>et al.</i> (2015)
M: 116		580	0.02	-7.52	18		81–250 LF		
H: 2996	FCVB	239	0.19	60	3	1	70–190 LPC	Noreste y centro del Pacífico	Kai <i>et al.</i> (2015)
M: 2209		275	0.25		3		70–189 LPC		
H: 104	FCVB	408	0.04	-7	11	1	76–296 LF	Noreste de Brasil	Barreto <i>et al.</i> (2016)
M: 129		329	0.08	-4.47	23		79–250 LF		



JUSTIFICACIÓN

Diferentes son los trabajos existentes sobre los parámetros de la historia de vida (edad, crecimiento y biología reproductiva) de *I. oxyrinchus* (Tabla 1), sin embargo, existe aún gran incertidumbre en la comprensión del crecimiento de esta especie. Algunos parámetros que dependen de la edad, como longevidad, mortalidad natural y edad de madurez, son por lo tanto inciertos también (Clarke *et al.* 2015).

Aunque la edad y crecimiento de la especie ha sido estudiada ya en BCS, México (Ribot-Carballal *et al.* 2005), la amplia distribución de la especie en el Pacífico mexicano indica la necesidad de estimar la edad ampliando el tamaño y zona de muestreo, utilizando además nuevas metodologías para la observación y conteo de las bandas de crecimiento, así como nueva información de la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento. De igual manera, la teoría de inferencia multimodal muestra la conveniencia de comparar diversos modelos para seleccionar el que describa de mejor manera el crecimiento de una población. Lo anterior hace indispensable y urgente la revisión de las estimaciones de edad y crecimiento, que permita contar con información de la historia de vida precisa, para ser utilizada en su evaluación pesquera y dinámica poblacional para crear medidas de protección y manejo adecuadas para las poblaciones de la especie en el Pacífico mexicano.



HIPÓTESIS

- 1) Diversos métodos de procesamiento y observación de las bandas de crecimiento en las vértebras de *I. oxyrinchus* (vértebras enteras, cortes sagitales y rayos X) pueden producir estimaciones de edad similares.
- 2) La periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras de *I. oxyrinchus* capturados en México es bianual en los juveniles (dos pares de bandas por año), existiendo un cambio en la periodicidad al alcanzar la madurez.
- 3) El uso y comparación de diversos modelos para estimar el crecimiento de *I. oxyrinchus* permitirá seleccionar el que mejor se ajuste a los datos de longitud a edad y tener mayor confiabilidad en los parámetros de crecimiento obtenidos.
- 4) Los parámetros de crecimiento estimados para *I. oxyrinchus* incorporando datos de longitud a edad retrocalculados serán distintos a los obtenidos a partir de datos observados directamente, al aumentar el tamaño de muestra y mejorar el ajuste de las funciones de crecimiento.



OBJETIVOS

General

- Estimar el crecimiento de *Isurus oxyrinchus* del Pacífico mexicano a partir de edades determinadas mediante el conteo de bandas de crecimiento en sus vértebras, utilizando distintos métodos de procesamiento y observación, así como diversos modelos análisis de crecimiento.

Específicos

- Determinar la edad de los tiburones capturados en diversas pesquerías mexicanas del Pacífico mexicano mediante diversos métodos de procesamiento de las vértebras (vértebras enteras, cortes sagitales, tinciones y rayos X).
- Verificar la formación de las bandas de crecimiento mediante métodos indirectos para organismos juveniles y adultos de la especie.
- Estimar el crecimiento de la especie incorporando los datos de longitud a edad obtenidos en diversos modelos de crecimiento para determinar el que mejor se ajuste a los datos.
- Estimar longitudes pretéritas a partir de las bandas de crecimiento mediante el método de retrocálculo.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio fue el Golfo de California (GC), Pacífico norte y central mexicano (PCM). Las masas de agua alrededor de la entrada del GC se mueven a través de todo el sistema de corrientes oceánicas del Pacífico oriental tropical (POT), con un fuerte comportamiento estacional que es reflejo de cambios estacionales meteorológicos a gran escala en el Océano Pacífico (Lavín y Marinone 2003). Estas fluctuaciones estacionales e interanuales modifican el clima de gran parte del planeta. Los casos más dramáticos son los fenómenos de El Niño y La Niña (Trasviña-Castro 2002).

El PCM se extiende desde Jalisco hasta Michoacán. En esta zona convergen dos corrientes importantes, la de agua fría de California y la cálida de Costa Rica, siendo ésta una extensión de la contracorriente ecuatorial. Las temperaturas medias anuales del agua en esta zona oscilan entre los 26–28°C, hasta una profundidad de 40–50 m (Wyrcki 1966, Michel-Morfin *et al.* 2006).

El Golfo de California es una cuenca oceánica semi-cerrada ubicada entre la Península de Baja California (BC) y la región continental de México en el POT (Jiménez *et al.* 2005), esta zona se caracteriza por tener aguas templadas.

El sistema de corriente de la costa occidental de BCS se encuentra bajo la influencia del patrón de circulación del Pacífico oriental ecuatorial, el cual es dominado por la corriente de California y la corriente nor-ecuatorial, que lleva aguas frías del norte y cálidas del oeste (Wyrcki 1966).

Obtención de muestras

Las vértebras analizadas provinieron de *I. oxyrinchus* capturados por diversas pesquerías y flotas en aguas mexicanas, incluyendo la flota palangrera industrial de Ensenada que pesca a lo largo de la costa occidental de la Península de BC, las flotas artesanales de BCS, Sinaloa, Nayarit y la flota palangrera semi artesanal de Manzanillo, Colima (Fig. 5). Las vértebras fueron obtenidas durante marzo 2008 a agosto 2016 por diversas instituciones y proyectos de investigación incluyendo: el Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) a través de sus proyectos de investigación de tiburón en los Centros Regionales de Investigación Pesquera (CRIP) de Ensenada, Mazatlán y Bahía Banderas, el Proyecto Tiburones y Rayas del Centro Interdisciplinario



de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN), en BCS y de la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Sinaloa (FACIMAR-UAS) en Mazatlán. Adicionalmente y después de comparar si todos los métodos de determinación de bandas de crecimiento producían estimaciones similares, fueron incluidas las muestras de vértebras enteras tratadas con nitrato de plata por Ribot-Carballal *et al.* (2005, n= 109), colectadas de agosto 2000 a marzo 2003 en la costa oeste de BCS (Fig. 5).

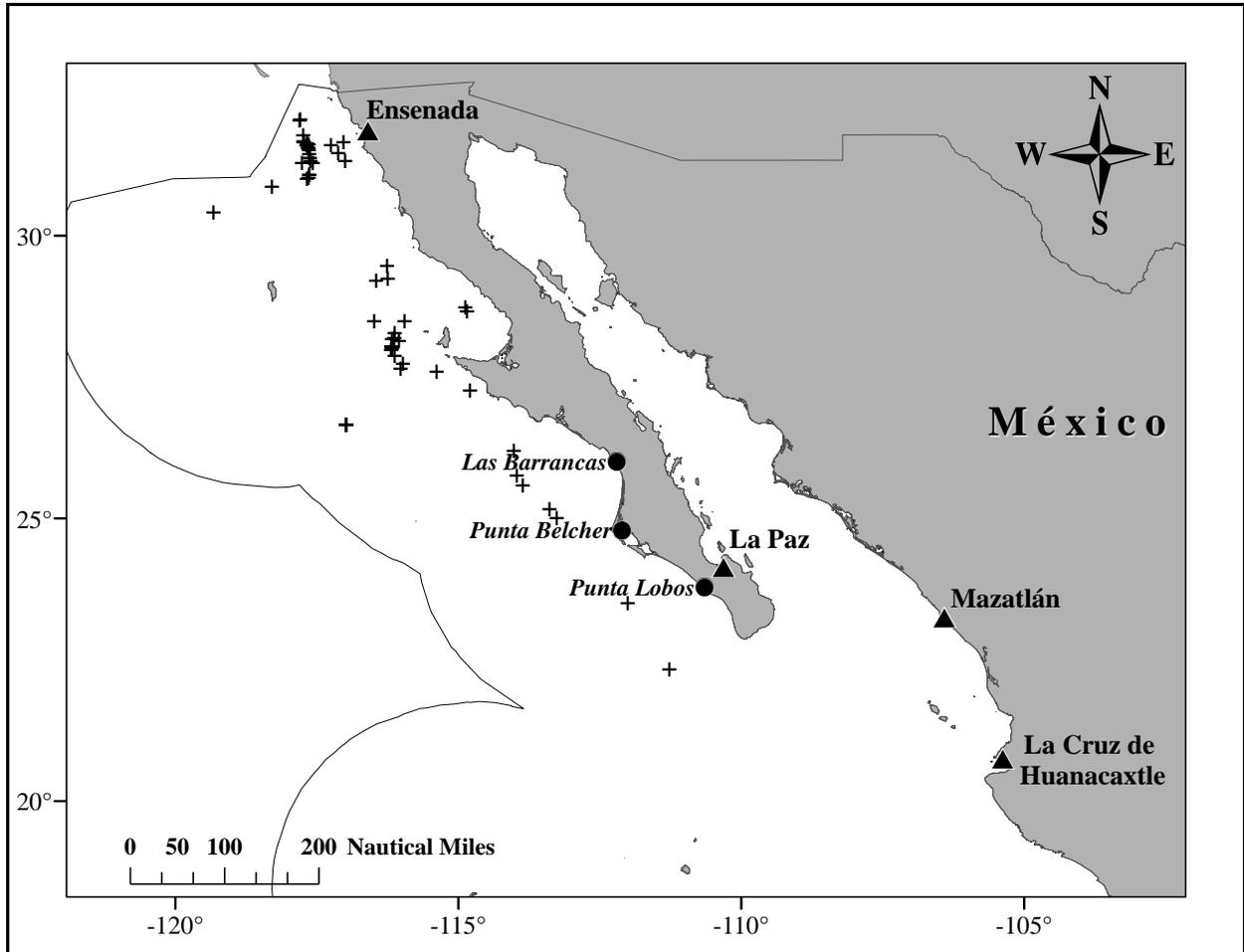


Figura 5. Área de pesca y localidades de muestreo de *Isurus oxyrinchus* por diversas pesquerías y flotas en el Pacífico mexicano 2000–2003 y 2008–2016. Las cruces indican los organismos que fueron capturados por la flota de Ensenada. La línea delimita la Zona Económica Exclusiva de México. Los triángulos indican los puertos de arribo de las flotas pesqueras, los círculos indican los campamentos pesqueros de la flota artesanal donde realizó el muestreo Ribot-Carballal *et al.* (2005).



A los tiburones muestreados se midió la longitud total (LT), furcal (LF), precaudal (LPC) y alterna (LA) hasta el cm más cercano en línea recta, se determinó el sexo y se obtuvo una muestra de vértebras cervicales. Las muestras se almacenaron en bolsas de plástico debidamente etiquetadas y se trasladaron en hielo al laboratorio donde fueron congeladas hasta ser limpiadas. Las longitudes de los organismos que solamente se obtuvieron en LF, LPC y LA fueron transformadas a LT a partir de la ecuación de la regresión entre LT y radio de la vértebra en los cortes. Las tallas de ambos sexos y muestras de ambos periodos fueron comparadas mediante una prueba de *t* de Student-Welch, con nivel de significancia al 5%.

Procesamiento de vértebras

El procesamiento de las vértebras consistió en la separación de los centros vertebrales, los cuales se limpiaron de exceso de tejido con un bisturí e hipoclorito de sodio (NaClO) al 5% por 30 min, enjuagándolos con abundante agua para eliminar residuos (Cailliet y Goldman, 2004). A una sub-muestra de organismos ($n = 37$) se aplicaron diferentes métodos de procesamiento de observación de las bandas de crecimiento en las vértebras para corroborar si había diferencias entre métodos, utilizando las vértebras contiguas de cada organismo. Para las vértebras que se utilizaron en los métodos de rayos X (Wells *et al.* 2013) y nitrato de plata (Ribot-Carballal *et al.* 2005), la limpieza se realizó hirviéndolas y teniendo precaución de que se no se fuera a dañar la muestra. Todas las vértebras después del proceso de limpieza se secaron al aire libre. Una vez secas se obtuvieron cortes sagitales de 350-500 μ que se observaron con luz transmitida, y cortes sagitales de 1000-1500 μ que fueron procesados con rayos X siguiendo la técnica utilizada por Wells *et al.* (2013). Los cortes fueron obtenidos con una sierra de baja velocidad IsoMet (Buehler) con cuchilla de borde de diamante de 4" y 0.3 mm de espesor. Para el método de tinción con nitrato de plata se utilizó la vértebra completa y el proceso fue una modificación de la técnica de Von Kossa, donde las sales de calcio son reemplazadas con plata, proporcionando distinta coloración oscura a las bandas impregnadas de plata (ver detalles en Stevens 1975). Las muestras fueron fotografiadas con una cámara digital (AxioCam ERc 5s-5 MP) adaptada a un microscopio estereoscópico con luz transmitida (ZEISS Stemi 508). Las imágenes fueron analizadas con el programa ZEN 2.3 (blue edition).



Identificación de bandas de crecimiento y lecturas

Los conteos en los tres métodos se basaron en el par de bandas de crecimiento compuesto por una banda opaca (observándose oscura en los cortes con luz transmitida y vértebra enteras con nitrato de plata) seguida de una banda translúcida (observándose clara en los cortes con luz transmitida y vértebra enteras con nitrato de plata). Para observar y contar las bandas de crecimiento en los cortes sagitales (luz transmitida y rayos X) y vértebras enteras con nitrato de plata, se utilizó un microscopio estereoscópico binocular (Leica EZ4 de hasta 35x) con luz transmitida (cortes) y reflejada (vertebras enteras), ayudándose de las imágenes cuando se tenía la fotografía de la muestra. Cada banda de crecimiento se confirmó cuando se observó en ambos lados del corte o cuando fue visible en la intermedalia, para las vértebras enteras se tomó en cuenta que apareciera en toda la circunferencia de la vértebra. Se realizaron un mínimo de dos conteos independientes por cada método con un tiempo de un mes entre cada uno, utilizando los primeros como un proceso de aprendizaje para definir bandas de crecimiento, marcas de nacimiento, tipo de borde, etc. Se evaluó la legibilidad de las bandas subjetivamente en una escala de 0 (ilegible) a 5 (excelente) (Tovar-Ávila *et al.* 2009a). Las lecturas fueron realizadas por dos lectores sin conocimiento previo del sexo, talla o fecha de captura del organismo.

Estimación de precisión y sesgo

Se determinó la precisión de los conteos de las bandas de crecimiento realizados por un mismo lector (intralector) y diferentes lectores (interlector) en una sub-muestra de los cortes con luz transmitida (n = 62), así como al total de las vértebras con nitrato de plata (n = 109). Para la comparación en vértebras con nitrato de plata se utilizó el conteo final de Ribot-Carballal *et al.* (2005). La precisión se evaluó mediante diversos métodos, incluyendo el porcentaje de acuerdo (PA) (Goldman 2004):

$$PA = \left(\frac{\text{Núm. Acuerdos}}{\text{Núm. Muestras leídas}} \times 100 \right)$$



el error promedio porcentual (APE) (Beamish y Fournier 1981):

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

Donde R es el número de veces que se leyó la muestra, X_{ij} edad i determinada para el pez j y X_j el promedio de las edades determinadas para el pez j

Y el coeficiente de variación (CV) (Chang 1982), que se define como:

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

Donde X_{ij} es la edad i determinada para el pez j , X_j es el promedio de las edades determinadas para el pez j y R corresponde al número de veces que se contrastaron las muestras.

La simetría y la existencia de posibles sesgos sistemáticos entre los conteos de las bandas de crecimiento intra e inter-lectores se determinó por medio las pruebas estadísticas de McNemar, Evans-Hoening y Bowker (Evans y Hoenig 1998), así como gráficos de sesgo (Campana 2001, Francis y Maolagáin 2000), respectivamente.

Se determinó la precisión y confiabilidad en las lecturas de las bandas de crecimiento a la sub-muestra ($n= 37$) entre distintos métodos de determinación de edad (vértebras enteras con nitrato de plata, cortes con luz transmitida y cortes con rayos X). Se realizaron dos lecturas por un mismo lector para cada técnica, determinando la precisión de los conteos entre los tres métodos (inter-método) mediante las pruebas citadas anteriormente. Además, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para saber si había diferencias significativas en los conteos realizados entre los tres métodos. Esta prueba, los análisis de precisión y estimación de sesgo se realizaron utilizando el paquete Fisheries Stock Assessment (FSA) que incluye las funciones requeridas (Ogle 2016) para su programación bajo la plataforma de R versión 3.4.3 (R Core Team 2017).



Retrocálculo de longitudes pretéritas

La finalidad del retrocálculo fue el de aumentar el tamaño de muestra (Cailliet y Goldman 2004, Goldman y Musick 2006, Smart *et al.* 2013) y determinar el efecto en el ajuste de los modelos de crecimiento. Del total de imágenes de vértebras enteras (n= 109) y los cortes (n= 147), se midió el radio total del centrum (RC) y de la vértebra (RV), además de la distancia a cada banda de crecimiento (BC), siempre en línea recta desde el foco hasta el borde exterior de la banda translúcida (Fig. 6). Los valores de LT vs RV se representaron en un gráfico para identificar el tipo de relación que existía entre estas dos variables, siendo esto la base para determinar el método de retrocálculo más apropiado. Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para saber si había diferencias entre la LT y el RC/RV por sexos (Crawley 2013).

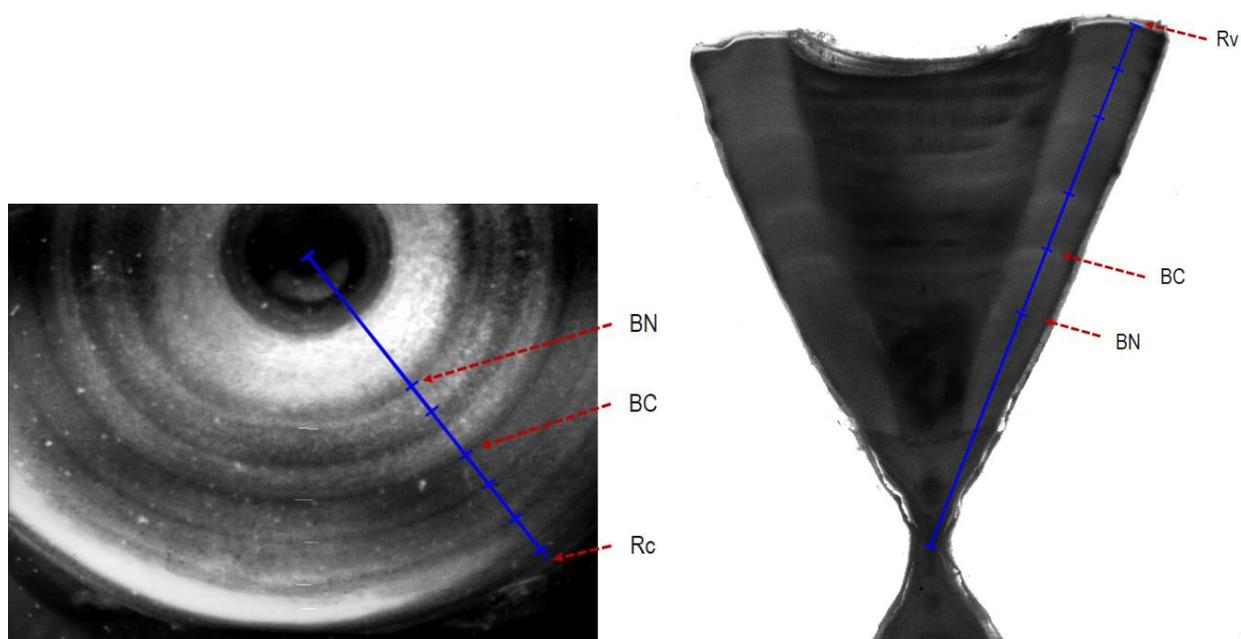


Figura 6. Ilustración de las medidas tomadas en la vértebra entera (lado izquierdo) y corte sagital (lado derecho), donde RC= radio del centrum, RV= radio de la vértebra, BN= banda de nacimiento y BC= banda de crecimiento.

Ya que la relación talla-radio de la vértebra fue lineal para ambas muestras (vértebra entera y corte sagital), el método de retrocálculo se realizó por medio de la ecuación de Fraser-Lee (Francis 1990):

$$L_i = c + (L_c - c)(S_i/S_c)$$



Donde: c es la longitud del organismo al tiempo de formación de la vértebra, L_c es la longitud al tiempo de captura, S_i radio a la banda de crecimiento i , S_c radio de la vértebra al tiempo de captura.

El análisis de retrocálculo se realizó utilizando el paquete FSA que incluye las funciones del retrocálculo (Ogle 2013), el cual se programó bajo la plataforma de R versión 3.4.3 (R Core Team 2017).

Verificación de la periodicidad en las bandas de crecimiento

Para comprobar la periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento para la muestra de vértebras enteras tratadas con nitrato de plata y los cortes sagitales, se aplicó el CEA propuesto por Okamura y Semba (2009). Así mismo, de ambas muestras se tomaron las medidas correspondientes para realizar el análisis de incremento marginal (MIA) mediante el enfoque propuesto por Okamura *et al.* (2013). Ambos análisis se ajustaron a tres modelos de periodicidad: sin periodicidad (modelo N), periodicidad anual (modelo A) y periodicidad bianual (modelo B); el mejor modelo fue seleccionado mediante el AIC. Las vértebras de neonatos o tiburones que presentaban sólo la marca de nacimiento se excluyeron de ambos análisis (CEA y MIA). Los datos fueron separados considerando diferentes hipótesis de periodicidad: tiburones en los que se observaron ≤ 10 bandas de crecimiento (juveniles) y tiburones que se observaron con > 10 bandas de crecimiento (adultos). Sin embargo, debido al bajo tamaño de muestra para organismos grandes el análisis de verificación sólo se realizó para los juveniles. Estos análisis (CEA y MIA) se realizaron mediante las plataformas de distribución libre ADMB y R versión 3.4.3 (R Core Team 2017).

Determinación de edad

De acuerdo a la información de la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento con base en los estudios de validación de edad de juveniles y un macho adulto (Wells *et al.* 2013, Kinney *et al.* 2016) en noreste del Pacífico, así como los resultados de los análisis de verificación del presente estudio, para la estimación de la edad, a todas las muestras se le consideraron dos bandas de crecimiento al año (semestrales) hasta los primeros cinco años en machos y hembras (primeros 10 pares de bandas), para después formar una banda de crecimiento anual. Considerando los resultados de estudios de reproducción (Conde-Moreno y Galván-Magaña 2003), así como



resultados provenientes de la composición de la frecuencia de tallas en organismos juveniles (Rodríguez-Madrigal *et al.* 2017a, datos no publicados) y las fechas en que fueron observados los neonatos en las capturas del presente estudio, se consideró el primero de junio como fecha tentativa de nacimiento. Además, asumiendo que la primera banda translúcida se forma durante el siguiente invierno (arbitrariamente establecido como el primero de diciembre), desconociendo la temporada exacta en la que se forman las bandas subsecuentes, y considerando los resultados de bordes translúcidos para juveniles, se asumió que las bandas de crecimiento translúcidas se forman el 1° de junio y el 1° de diciembre. Por lo tanto, la edad en años se calculó de la siguiente manera utilizando una ecuación modificada de Cervantes-Gutiérrez *et al.* (2017):

$$Edad = b/2 + \frac{(m^1 \times 30) + d}{365}$$

Donde: b es el número de bandas de crecimiento (sin considerar la marca de nacimiento), m^1 es el número de meses completos y d es el número de días de los meses incompletos entre la formación de la última banda de crecimiento y el día en que el organismo fue capturado ($1 \leq d \leq 31$), pudiendo ser el 1° de junio o el 1° de diciembre dependiendo de la fecha de captura.

Las edades estimadas, para ambos sexos y muestras de ambos periodos, fueron comparadas con una prueba de t de Student-Welch, con nivel de significancia al 5%.

Las edades ajustadas de los datos, que fueron retrocalculados, se estimaron como: $Edad = (\text{número total de bandas} - 1)/2$ los primeros 5 años (10 bandas de crecimiento) y posteriormente una banda por año.

Modelos de crecimiento

A los datos de longitud a edad observados (von Bertalanffy 1938), así como las funciones sigmoideas de Gompertz (Gompertz 1825) y logística (Ricker 1975) (Tabla 2), utilizando L_0 como tercer parámetro para el ajuste (Tabla 2). Además, se ajustó el modelo de dos parámetros de la FCVB en la cual se fijó L_0 , de acuerdo a que es ampliamente utilizado en estudios de edad y crecimiento para tiburones (Cailliet *et al.* 2006). La talla de nacimiento (L_0) reportada para esta especie que se utilizó fue de 70 cm de LT (Mollet *et al.* 2000, Semba *et al.* 2011).



Tabla 2. Funciones de crecimiento utilizados para la estimación del crecimiento de *I. oxyrinchus*.

Modelo	Función de crecimiento
vB	$L_t = L_0 + (L_{inf} - L_0)(1 - e^{-kt})$
Gompertz	$L_t = L_0(e^{G(1-e^{-gt})})$
logístico	$L_t = \frac{L_{inf}L_0(e^{gt})}{L_{inf} + L_0(e^{gt} - 1)}$

Donde: L_t es la longitud esperada a la edad en t años, L_0 es la longitud a la edad cero, L_{inf} es la longitud asintótica (cm), k , g y G es el coeficiente de crecimiento (año⁻¹) en los respectivos modelos.

El ajuste de los modelos se realizó por mínimos cuadrados (Haddon 2011) utilizando la herramienta Solver de Excel (Microsoft). Se aplicó la prueba de razón de verosimilitud de Kimura para comparar los parámetros de crecimiento de hembras y machos, así como a los datos retrocalculados (X_k^2 , Kimura 1980, Haddon 2011):

$$X_k^2 = -N \ln \left(\frac{\hat{\sigma}_\Omega^2}{\hat{\sigma}_\omega^2} \right)$$

Donde: k son los grados de libertad (igual al número de limitaciones propuestas para el ajuste), N es el número total de observaciones de las curvas combinadas, $\hat{\sigma}_\Omega^2$ es la suma total de los cuadrados residuales (SCR) derivados de ajustar ambas curvas por separado, y $\hat{\sigma}_\omega^2$ es la SCR que se derivó de ajustar la curva con alguna hipótesis de limitación.

Se utilizó la corrección de sesgo para muestras pequeñas del Criterio de Información de Akaike (AIC_c) (Akaike 1973, Katsanevakis y Maravelias 2008, Burnham *et al.* 2011) para evaluar el desempeño de los modelos ajustados a las edades estimadas.

$$AIC_c = n \log \left(\frac{SCR}{n} \right) + 2K + \frac{2K(K + 1)}{n - K - 1}$$



Donde: SCR es la suma de cuadrados de los residuos del modelo ajustado, n es el número de observaciones y K es el número de los parámetros estimados en el modelo (*i.e.* el número de parámetros de la regresión más uno por σ^2).

El modelo con el menor valor de AIC_c fue seleccionado como el de mejor ajuste a los datos. Las diferencias de AIC (Δ) fueron calculadas para cada modelo ($i = 1-3$) como:

$$\Delta_i = AIC_c - AIC_{c,min}$$

Los modelos con el mayor soporte tuvieron $\Delta_i < 2$, los que obtuvieron $4 < \Delta_i < 7$ tienen considerablemente menos soporte, y los de $\Delta_i > 10$ esencialmente no tuvieron soporte (Burnham y Anderson 2002, Smart *et al.* 2013). Además, los pesos de AIC (w) fueron calculados para cada modelo ($i = 1-3$) y representa la probabilidad de escoger el mejor modelo de entre los candidatos, donde:

$$w_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{r=1}^R \exp(-0.5\Delta_r)}$$

Debido a que la FCVB fue la que mejor ajuste y desempeño obtuvo con los datos observados, los análisis (X_k^2 , AIC_c , Δ_i y w_i) y curvas de crecimiento (sexos separados o combinados), se realizaron con este modelo para los datos retrocalculados.

Longevidad

El organismo más viejo de la muestra puede proveer una estimación inicial de la longevidad. Sin embargo, este valor es a menudo subestimado en una población de peces (Skomal y Natanson 2003). Por lo anterior, la longevidad se estimó también como la edad a la cual el 95% y el 99% alcanza la talla máxima teórica y se calcularon utilizando los algoritmos de Taylor (1958) y Fabens (1965), respectivamente.

$$A_{95} = 5 \frac{\ln 2}{k} \quad A_{99} = 7 \frac{\ln 2}{k}$$

Donde: A_{95} y A_{99} es el tiempo (en años) que pasan antes de que el 95% y el 99% de organismos alcance L_∞ , k es la constante de crecimiento derivada de la ecuación del modelo de crecimiento.



RESULTADOS

Se analizaron las vértebras de un total de 256 organismos (130 hembras y 126 machos), incluyendo las vértebras analizadas previamente por Ribot-Carballal *et al.* (2005) (n=109) y 21 embriones obtenidos de dos hembras preñadas. Las hembras presentaron tallas de 65–302 cm LT y los machos de 64–267 cm LT. No se encontraron diferencias significativas en las tallas de los organismos de ambos sexos y periodos de muestreo (*t* Student-Welch, $P>0.05$) (Fig. 7).

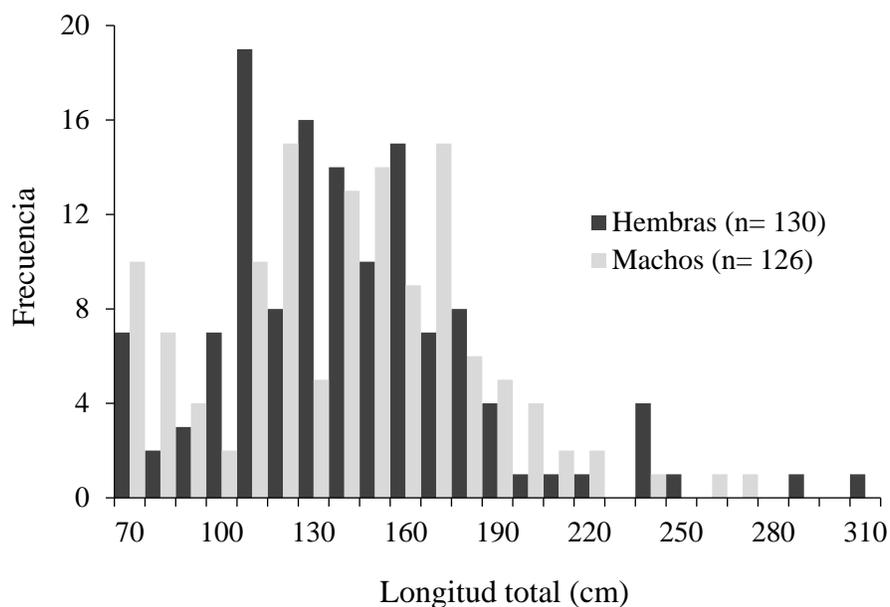


Figura 7. Frecuencias de tallas de *I. oxyrinchus* por sexos analizadas en el presente estudio, capturados durante 2000–2003 y 2008–2016 en el Pacífico mexicano.

Precisión y sesgo

La precisión de los conteos de las bandas de crecimiento intra e inter-lector fue aceptable, obteniendo valores ligeramente mayores de APE y CV para las vértebras con nitrato de plata (Fig. 8) que para los cortes con luz transmitida (Fig. 9) en la comparación intra-lector, pero un PA similar. En la comparación inter-lector los mayores valores de APE y CV, y menor PA, se obtuvieron con los conteos en cortes. Así mismo, las pruebas de simetría indicaron que no hubo diferencias significativas en los conteos intra-lector ($P>0.05$), pero sí entre los conteos inter-lector ($P<0.05$). Los gráficos de sesgo indicaron a su vez que el error entre los conteos no fue sistemático, siendo menor la asimetría entre los conteos de las vértebras con nitrato de plata en comparación a



los cortes con luz transmitida, y en vértebras de organismos grandes, probablemente debido a que las bandas de crecimiento son menos visibles en el borde de las vértebras de organismos de mayor edad.

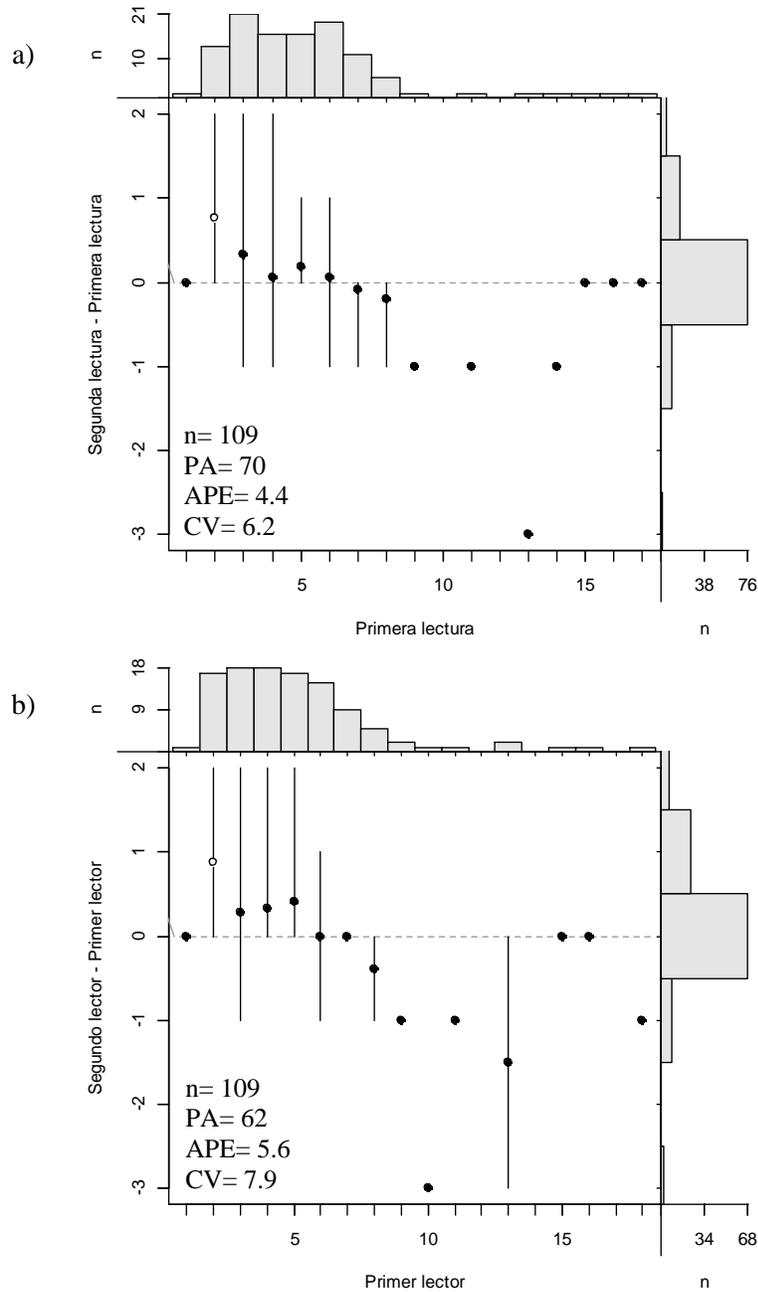


Figura 8. Gráficos de sesgo entre los conteos (a) intra, y (b) inter-lector de bandas de crecimiento en vértebras enteras con nitrato de plata, de *I. oxyrinchus* del Pacífico mexicano. Los puntos negros representan el valor promedio y los blancos diferencias significativas respecto a una diferencia de cero entre los conteos (línea punteada horizontal). Los histogramas al margen son la frecuencia en las estimaciones del primer conteo/lector (arriba) y la frecuencia en las diferencias entre las estimaciones del primer y segundo conteo/lector (derecha).



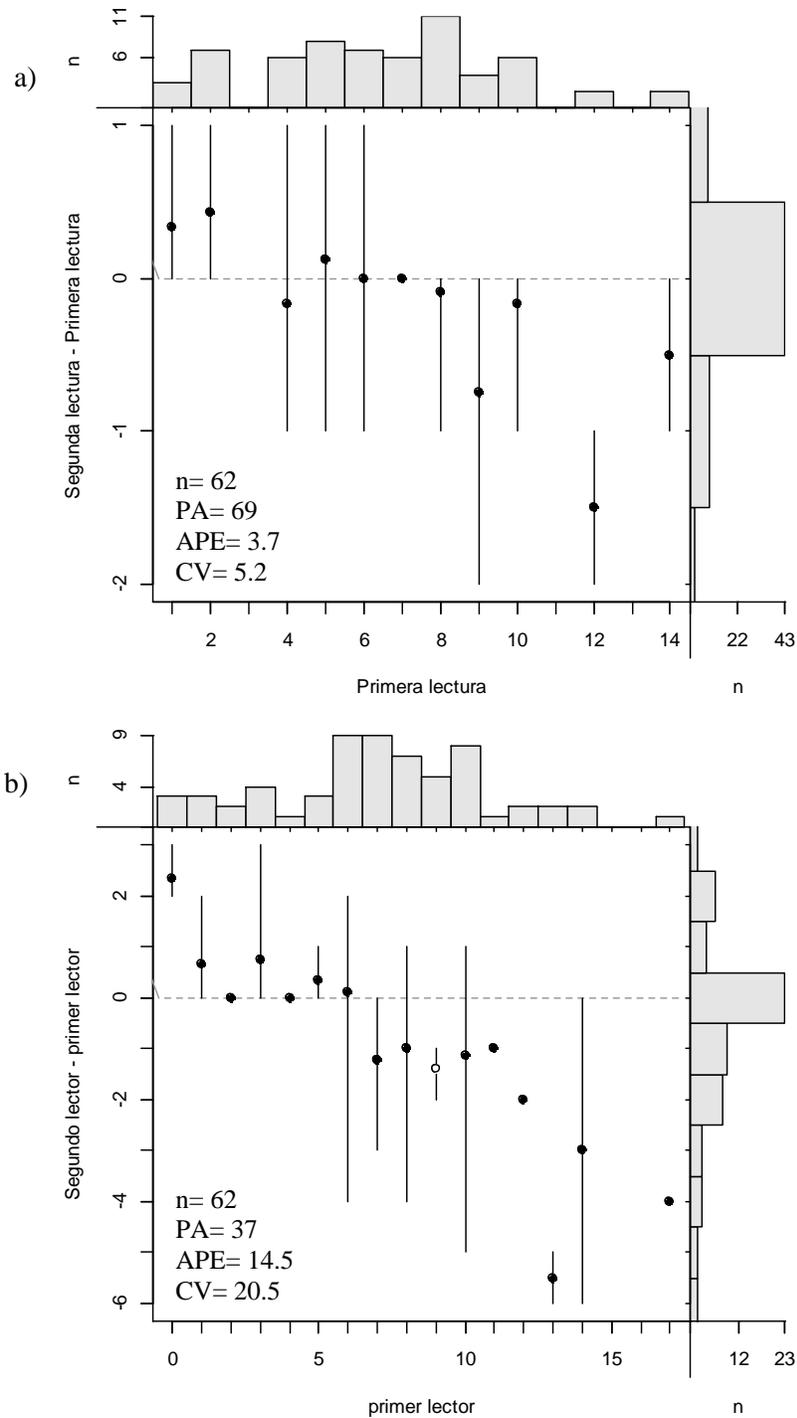
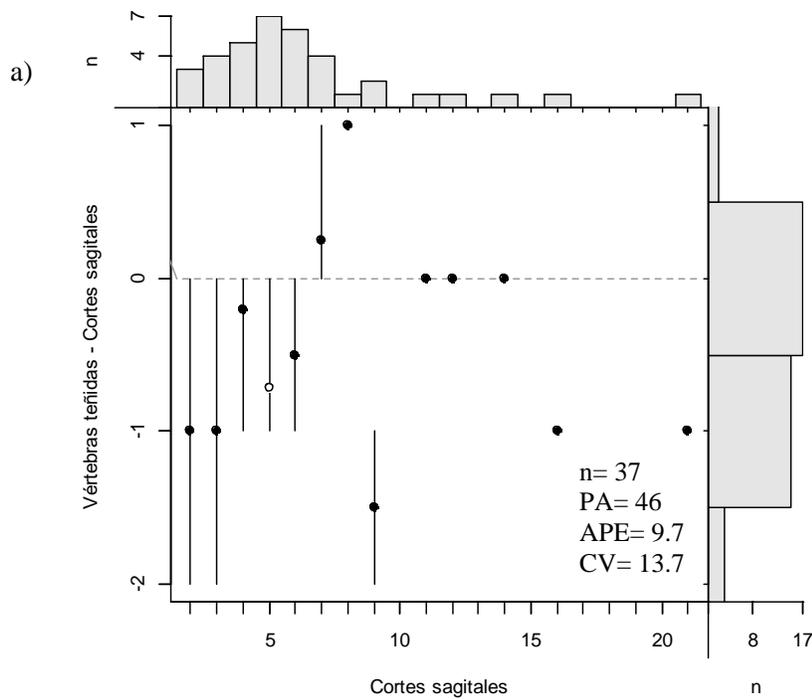


Figura 9. Gráficos de sesgo entre los conteos (a) intra y (b) inter-lector de bandas de crecimiento en cortes con luz transmitida, de *I. oxyrinchus* del Pacífico mexicano. Los puntos negros representan el valor promedio y los blancos diferencias significativas respecto a una diferencia de cero entre los conteos (línea punteada horizontal). Los histogramas al margen son la frecuencia en las estimaciones del primer conteo/lector (arriba) y la frecuencia en las diferencias entre las estimaciones del primer y segundo conteo/lector (derecha).



La precisión de los conteos de las bandas de crecimiento inter-método fue también aceptable, obteniendo un PA menor y valores ligeramente mayores de APE y CV entre los cortes con luz transmitida y las vértebras con nitrato de plata (Fig. 10a), que los cortes con luz transmitida y los cortes con rayos X (Fig. 10b) o los cortes con rayos X y las vértebras con nitrato de plata (Fig. 10c). La prueba de simetría de McNemar ($P < 0.05$) indicó diferencias significativas en todas las comparaciones, sin embargo, los gráficos no mostraron sesgos sistemáticos (Fig.10). Así mismo, no se determinaron diferencias significativas entre los conteos de los tres métodos (ANDEVA $F_{2, 111} = 0.159$, $P > 0.05$).



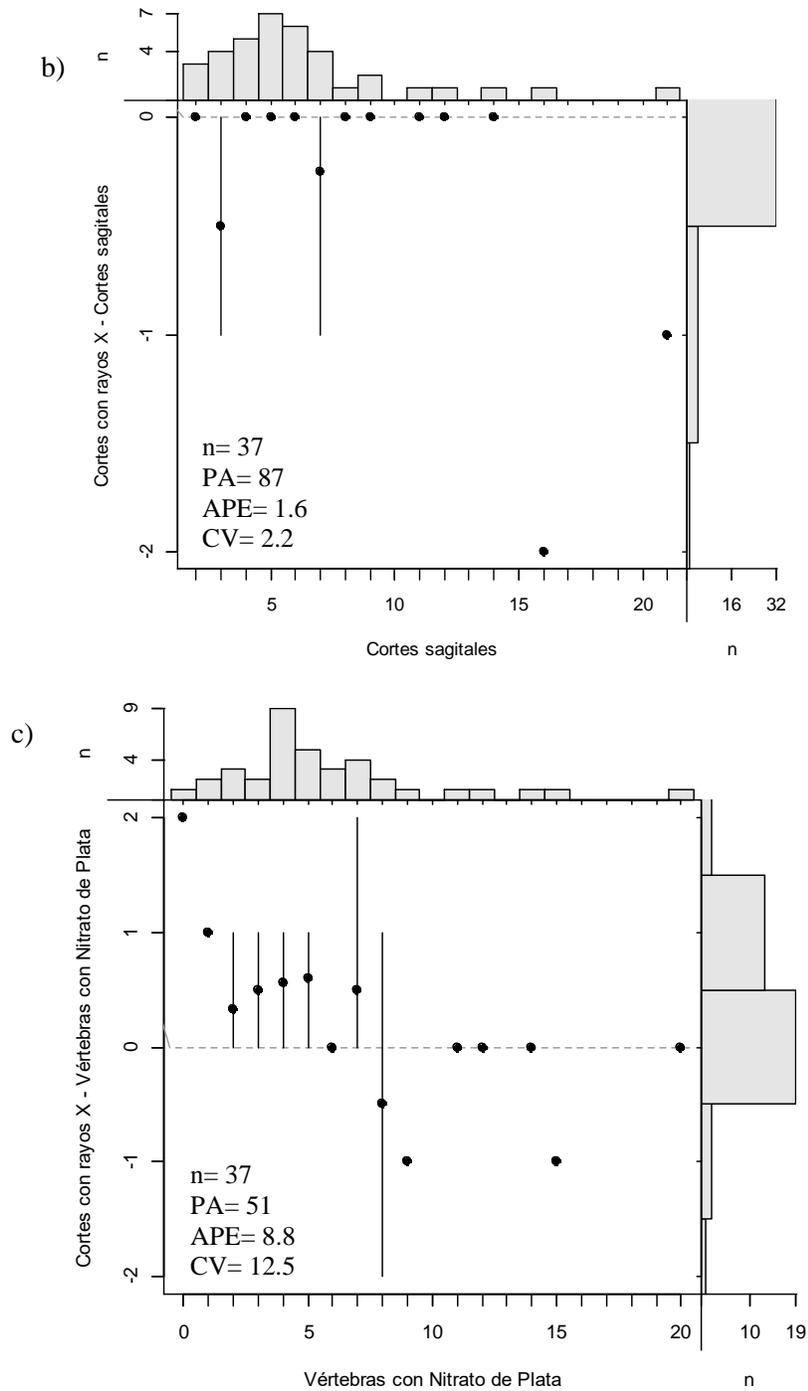


Figura 10. Gráficos de sesgo comparando el promedio (puntos negros) e intervalo (líneas) de las diferencias entre las lecturas de las bandas de crecimiento vistas en cortes con luz transmitida vs vértebras (a) con nitrato de plata, (b) cortes con luz transmitida vs cortes con rayos X y (c) vértebras con nitrato de plata vs cortes con rayos X, para *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. Los puntos blancos representan diferencias en los promedios estimados entre métodos que son significativamente diferentes de cero (línea punteada horizontal). Los histogramas al margen son las estimaciones de la lectura con el método del eje x (arriba) y las diferencias de las lecturas entre los métodos del eje x y eje y (derecha).



Las relaciones entre LT-RC (Fig. 11a) y LT-RV (Fig. 11b) fueron lineales y significativas ($P < 0.01$), sugiriendo un crecimiento simétrico entre la vértebra y el tamaño del cuerpo. No se encontraron diferencias significativas entre las relaciones de ambos sexos para las vértebras enteras (ANCOVA $F_{2, 109} = 0.870$, $P > 0.05$) y cortes (ANCOVA $F_{2, 147} = 0.422$, $P > 0.05$). Las ecuaciones que se obtuvieron de las relaciones LT-RC y LT-RV, fueron útiles para calcular el promedio de la distancia a la que se formaban cada banda para cada sexo (Apéndice I y II) y así estimar su respectiva longitud. Así mismo, se estimó el promedio de distancia a la que se formaba la banda de nacimiento para ambas muestras (vértebras enteras= 3.93–3.96 mm, cortes sagitales= 3.80–3.87 mm), y con esto tener una mayor confiabilidad en la estimación de las bandas subsecuentes.

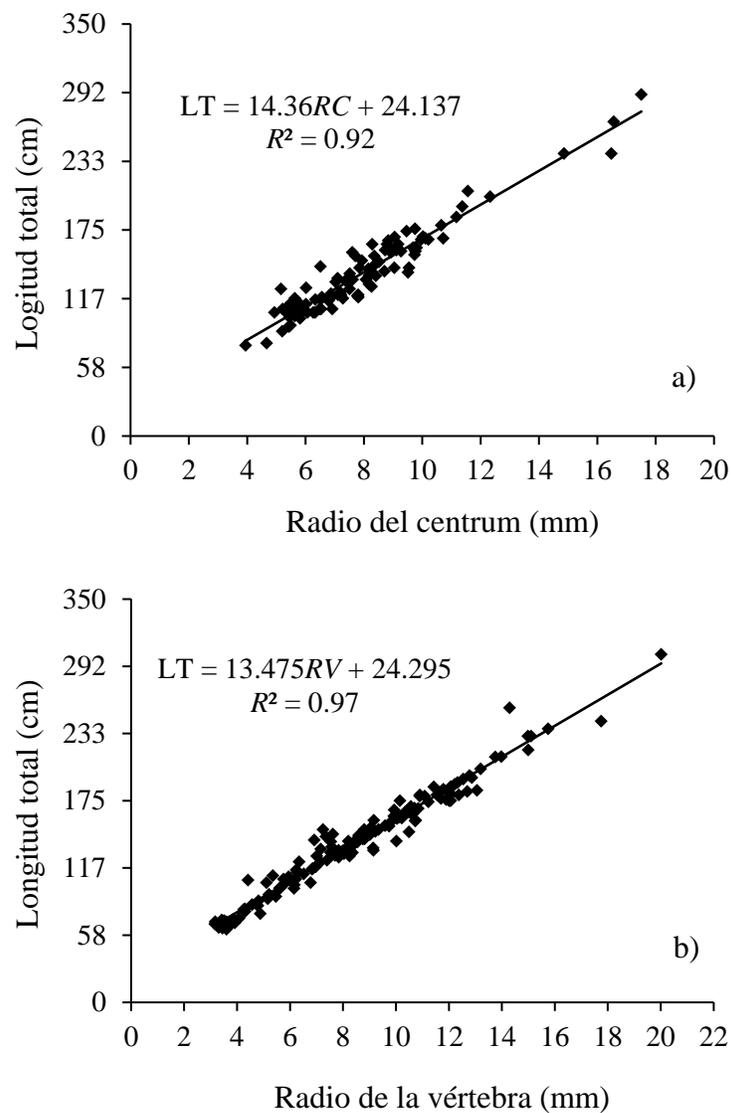


Figura 11. Relaciones entre el radio del centrum (a) y el radio de la vértebra (b) con la longitud total de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano.



Validación de la periodicidad

La validación de la periodicidad estacional en la formación de la banda de crecimiento en juveniles (≤ 10 bandas de crecimiento) pudo ser definida utilizando características de la vértebra (muestra de vértebras enteras y cortes sagitales), en esta especie.

Se observaron dos periodos de formación de las bandas translúcidas y opacas en las vértebras de organismos con menos de 10 pares bandas de crecimiento. La mayor frecuencia de bordes translúcidos (claros) se observó en los meses de abril–mayo y noviembre–diciembre, mientras que la mayor frecuencia de bordes opacos (oscuros) se observó de enero–marzo y julio–octubre (Fig. 12).

De acuerdo al CEA, el modelo de periodicidad bianual (modelo B) se ajustó mejor a los datos de acuerdo al AIC (Tabla 3), confirmando la formación de dos pares de bandas por año en juveniles. Así mismo, los valores promedio del MIA para los juveniles mostró una forma sinusoidal, con dos picos en los meses de abril y octubre (Fig. 13), ajustándose también el modelo de periodicidad bianual (modelo B) de acuerdo al AIC (Tabla 3).

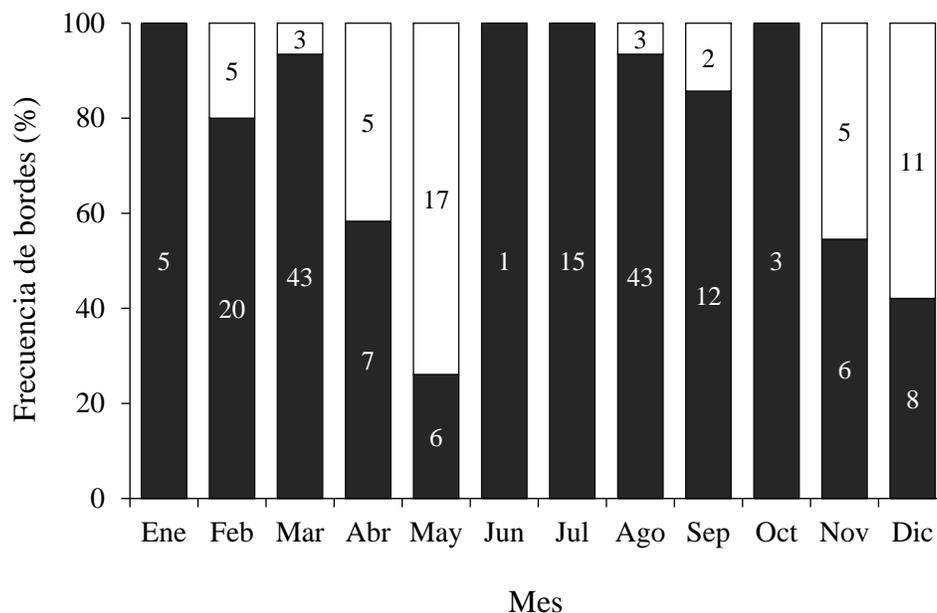


Figura 12. Frecuencia mensual de bordes translúcidos (barras blancas) y opacos (barras negras) en vértebras enteras de juveniles de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. Los números dentro de cada columna indican el tamaño de muestra.



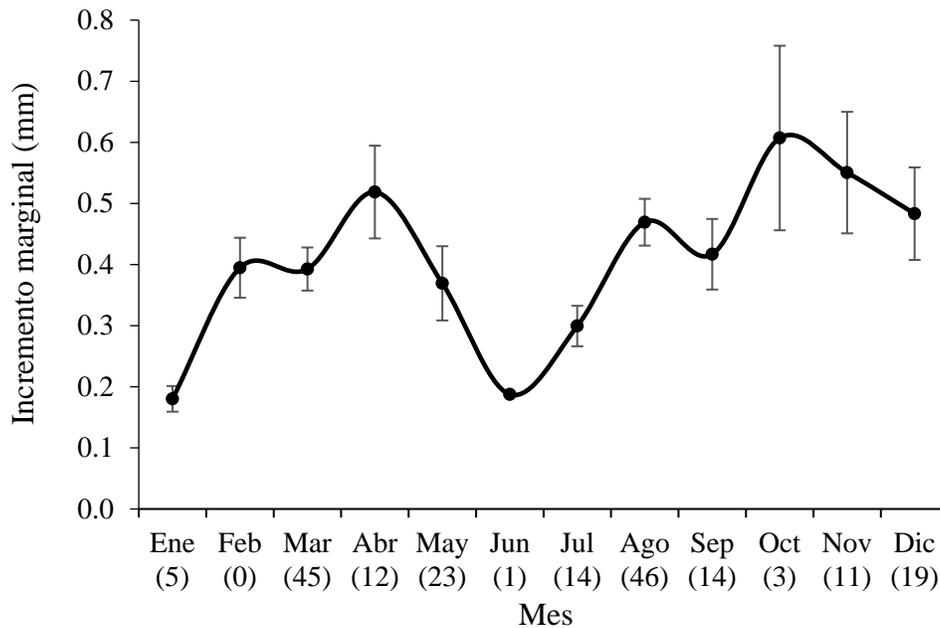


Figura 13. Incremento marginal promedio mensual para vértebras de juveniles (1 a 10 bandas de crecimiento) de *Isurus oxyrinchus*. Las barras representan el error estándar. Entre paréntesis se muestra el número total de muestras consideradas por mes.

Tabla 3. Criterio de información de Akaike (AIC) de la distribución circular en el análisis de tipo de bordes (CEA) e incremento marginal (MIA) que se realizó para vértebras de juveniles de *Isurus oxyrinchus*. Donde los modelos N= no cíclico, A= un ciclo (anual) y B= dos ciclos (bianual).

Análisis	n	Valores de AIC para cada modelo		
		N	A	B
CEA	220	240.24	242.77	193.29
MIA	213	53.62	77.95	46.38



Estimación de edad y crecimiento

Las edades estimadas fueron de 0 (embriones) a 15.4 años. La mayor edad estimada para hembras fue 15.4 años (302 cm LT) y para machos fue 11.7 años (267 cm LT). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en las edades promedio de ambos sexos y periodos de estudio (t Student-Welch, $p > 0.05$) (Fig. 14). Los tiburones de 2 a 4 años fueron los más abundantes para ambos sexos (79 a 195 cm LT). La talla promedio que se estimó en organismos menores a un año (presentaban solamente banda de nacimiento) fue de 77 cm LT. Los datos de longitud a edad no se utilizaron a la hora de ajustar los modelos de crecimiento.

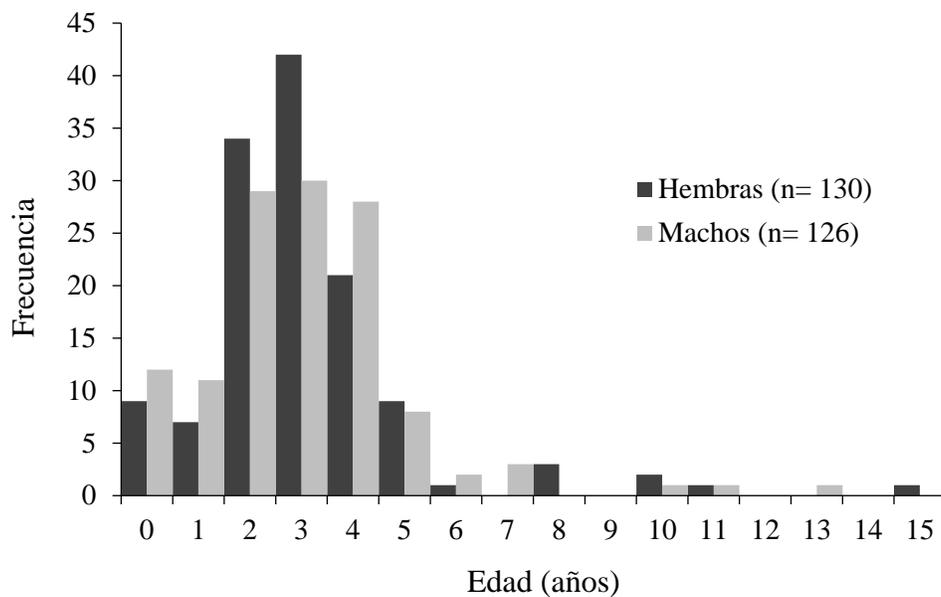


Figura 14. Frecuencias de edades por sexos de *I. oxyrinchus* capturados en el Pacífico mexicano, considerando la formación de dos pares de bandas de crecimiento por año en las vértebras hasta los cinco años y un par de bandas por año después.

Se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las curvas de crecimiento de ambos sexos para los cuatro modelos candidatos (Tabla 5). Las FCVB y FCVB -2 estimaron constantes de crecimiento (k) menores y en consecuencia longitudes asintóticas (L_{inf}) y L_0 mayores que con los modelos sigmoideos (Gompertz y logístico) para ambos sexos (Fig. 15) (Tabla 6).



Tabla 4. Pruebas de razón de verosimilitud (X_r^2 , Kimura) para las curvas de crecimiento ajustadas con los cuatro modelos candidatos para los datos observados. SCR = Suma de cuadrados de los residuos.

Modelo	Condiciones	SCR	X_r^2	P
FCVB	Sexos combinados	27 472	11.31	<0.01
Gompertz	Sexos combinados	28 605	14.07	<0.01
Logístico	Sexos combinados	31 238	23.42	<0.01
FCVB-2	Sexos combinados	27 526	10.51	<0.05

Los valores de AIC indicaron que los cuatro modelos candidatos se ajustaron adecuadamente a los datos de longitud a edad en ambos sexos (Tabla 6). Sin embargo, la FCVB tuvo el mayor soporte para ambos sexos de acuerdo al AIC, Δ_i y w_i . Las longevidades estimadas con la FCVB fueron 29 y 41 años para las hembras y 21 y 29 años para los machos, siendo considerablemente mayores a las edades máximas observadas.



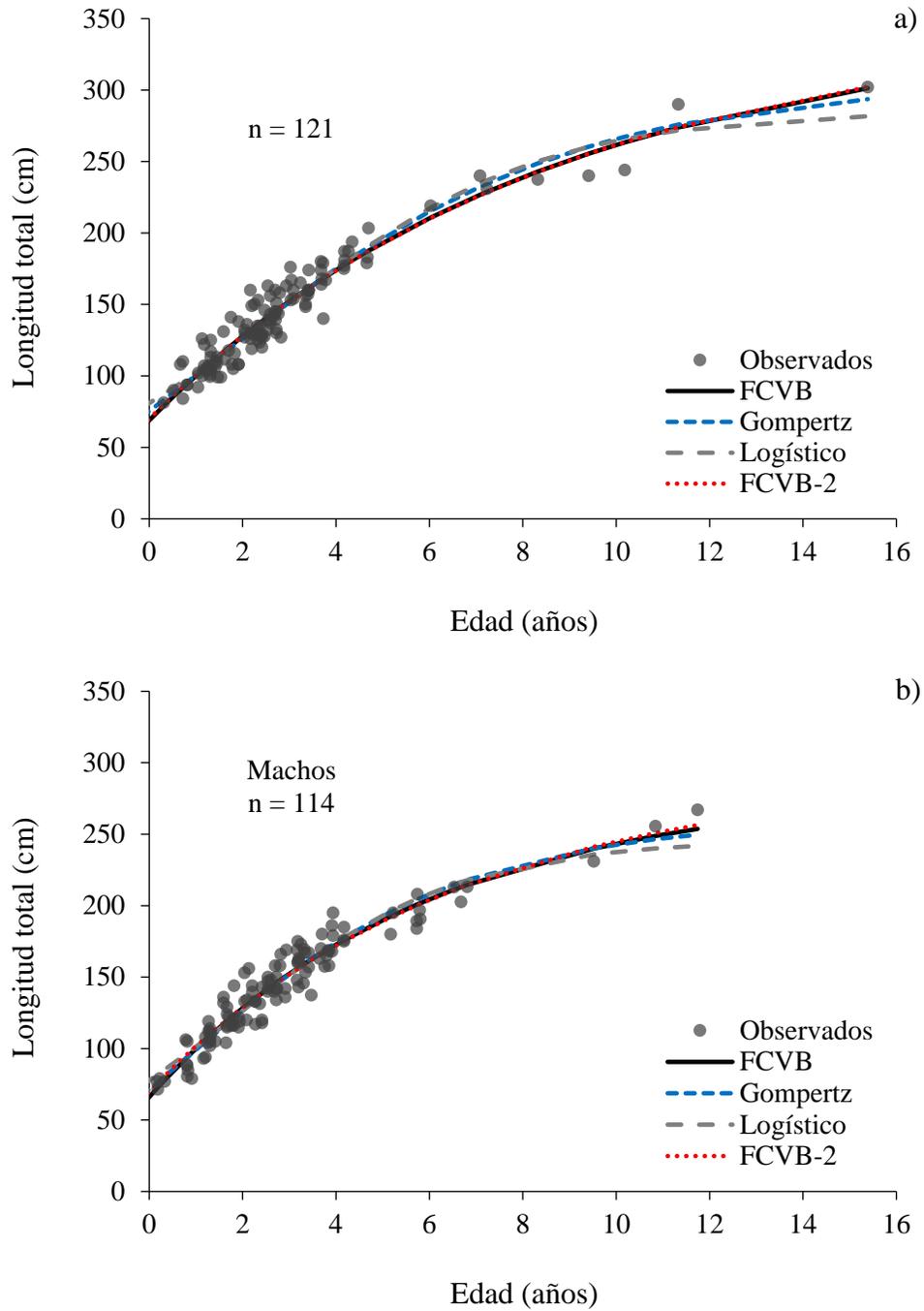


Figura 15. Curvas de crecimiento ajustadas con los modelos candidatos para: (a) hembras y b) machos de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. FCVB= función de crecimiento de von Bertalanffy.



Tabla 5. Parámetros de crecimiento (L_{inf} , k y L_0), índices del criterio de información de Akaike (AIC_c), diferencias de Akaike (Δ_i) y pesos de Akaike (w_i) estimados para datos observados por hembras y machos de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano, ajustando los cuatro modelos candidatos. A_{95} y A_{99} = longevidades estimadas al 95% y 99% del total de organismos, respectivamente.

Sexo	Modelo	L_{inf}	k (año ⁻¹)	L_0	AIC_c	Δ_i	w_i	A_{95}	A_{99}
Hembras	FCVB	345.3	0.12	68.9	581.56	0.00	0.33	29	41
	Gompertz	304.2	0.23	75.4	581.68	0.12	0.31	15	21
	Logístico	285.1	0.35	80.9	585.28	3.72	0.05	10	14
	FCVB-2	348.9	0.12	70.0	581.65	0.09	0.31	30	42
Machos	FCVB	284.1	0.17	66.1	537.88	0.00	0.63	21	29
	Gompertz	261.4	0.29	71.5	544.70	6.82	0.02	12	17
	Logístico	245.9	0.41	77.8	552.47	14.59	0.00	8	12
	FCVB-2	294.3	0.15	70.0	539.10	1.22	0.34	23	32

No se encontraron diferencias significativas entre las curvas de crecimiento de ambos sexos ($X_k^2 = 7.08$, $P > 0.05$) cuando se ajustó la FCVB a los datos retrocalculados. La longitud asintótica (L_{inf}) estimada para hembras y machos fue mayor, así como también la L_0 estimada (Tabla 8). Además, la constante de crecimiento (k) estimada para ambos sexos fue menor a la que se determinó con el mismo modelo ajustado a los datos observados. Para propósitos de comparación, las curvas ajustadas con la FCVB para los datos retrocalculados se presentan por sexos separados (Fig. 16). Por último, se encontraron diferencias de las curvas de crecimiento ajustadas con los datos observados y retrocalculados tanto para hembras ($X_k^2 = 13.42$, $P < 0.01$), como para machos ($X_k^2 = 29.11$, $P > 0.01$).

Tabla 6. Parámetros de crecimiento estimados para datos retrocalculados de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano, ajustando la FCVB. A_{95} y A_{99} = longevidades estimadas al 95% y 99% del total de organismos, respectivamente.

Sexo	L_{inf}	k (año ⁻¹)	L_0	A_{95}	A_{99}
Hembras	364.4	0.10	77.1	34	47
Machos	371.1	0.10	78.9	36	50



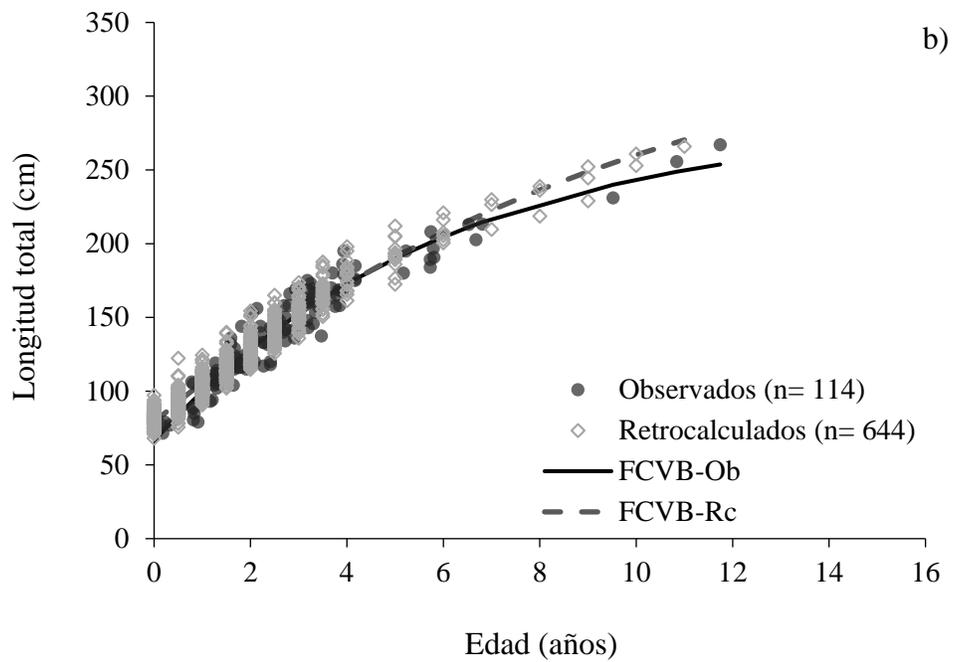
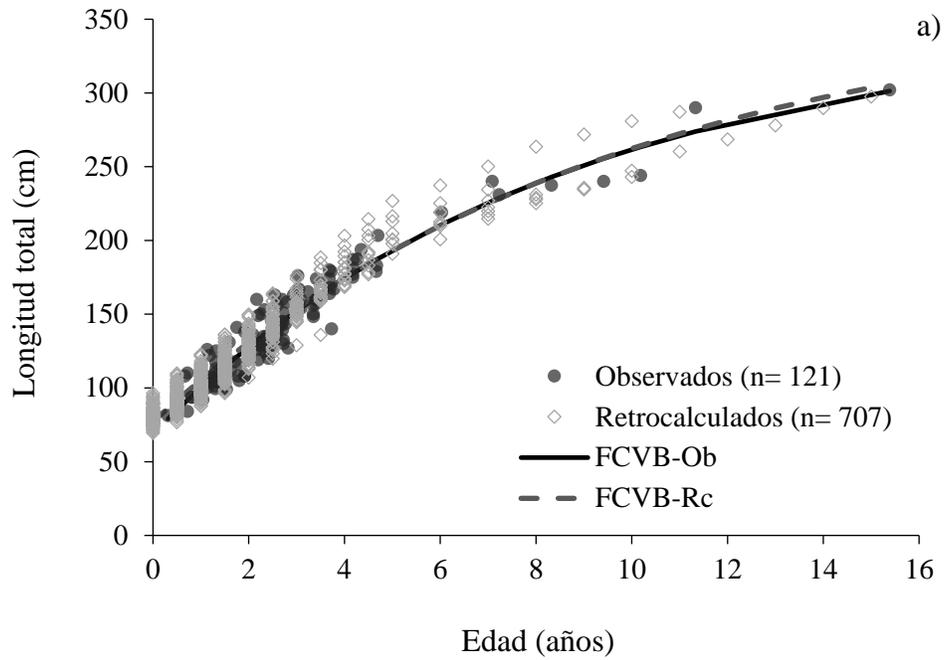


Figura 16. Curvas de crecimiento de la función de crecimiento de von Bertalanffy ajustada al conjunto de datos observados (FCVB-Ob) y retrocalculados (FCVB-Rc) para: a) hembras y b) machos de *Isurus oxyrinchus* en el Pacífico mexicano.



DISCUSIÓN

Composición de tallas

El intervalo de talla de los *I. oxyrinchus* muestreados a lo largo del periodo de estudio fue similar a lo reportado en estudios previos en otras regiones del Pacífico norte (Tabla 1).

De igual manera, la talla promedio de los organismos menores a un año de edad fue cercana a la longitud promedio de los neonatos que han reportado diversos autores en estudios de reproducción (Mollet *et al.* 2000, Joung y Hsu 2005, Conde-Moreno y Galván-Magaña 2006, Semba *et al.* 2011).

En el presente estudio se amplió el intervalo de tallas del estudio previo de edad y crecimiento de *I. oxyrinchus* para el Pacífico mexicano (Ribot-Carballal *et al.* 2005), obteniendo muestras de organismos más pequeños (incluyendo embriones) y más grandes (302 cm de LT) en comparación a la hembra de 290 cm LT reportada por Ribot-Carballal *et al.* (2005). Lo anterior se debió al muestreo en distintas pesquerías, incluyendo las industriales, así como a la mayor amplitud, la zona donde opera la flota palangrera de Ensenada, en comparación a la flota artesanal de BCS. La flota industrial de Ensenada pesca a lo largo de la costa occidental de la Península de Baja California, incluyendo aguas más oceánicas y en dicha región se capturan individuos más grandes (Castillo-Géniz *et al.* 2017 y Furlong-Estrada *et al.* 2017). Los muestreos en distintas pesquerías y flotas permitieron por lo tanto obtener un mayor alcance de la zona de distribución de esta especie (Fig. 5). Sin embargo, es necesario aún incrementar el número de muestras de tallas grandes, en particular para los análisis de verificación de periodicidad en sus bandas de crecimiento.

Precisión y sesgo

Los resultados de las pruebas de repetibilidad y confiabilidad de los conteos de las bandas de crecimiento en las vértebras, para los dos métodos de observación utilizados (vértebras enteras con nitrato de plata y cortes sagitales con luz transmitida), muestran valores similares a los reportados en estudios previos de edad para *I. oxyrinchus* (Natanson *et al.* 2006, Semba *et al.* 2009). Además, y como ha sido recomendado por Goldman (2004), se utilizó el PA como otro método de evaluación, aunque su uso ha sido criticado debido a que no evalúa el grado de precisión equitativamente para todas las especies (Beamish y Fournier 1981). Esto es, en especies en las que



se observan varias bandas de crecimiento en sus vértebras un PA de 95% y una precisión de ± 5 , sí puede ser considerado como un valor adecuado, teniendo en cuenta que se pueden estimar un mayor número de clases de edad (Beamish y Fournier 1981). Aunque estas pruebas indican la variabilidad entre los conteos de cada lector y entre lectores, no indican la simetría o si el sesgo es sistemático (Cailliet y Goldman 2004). Las diferencias significativas que se encontraron con las pruebas de simetría propuestas por Evans y Hoenig (1998) entre los conteos inter-lector con el método de nitrato de Plata (n= 109) y cortes sagitales (n= 62), muestran que estos análisis pueden ser muy sensibles a cualquier error en muestras pequeñas, por lo que se ha sugerido el uso, como en el presente estudio, de gráficos de sesgo (incluyendo el número de muestra o frecuencias) para dilucidar de mejor forma esta variabilidad (Ogle 2016).

Es importante enfatizar que la variabilidad o error de medición se puede incrementar cuando los conteos son llevados a cabo por varios lectores (Officer *et al.* 1996), siendo menor en las lecturas realizadas por un mismo lector. En el presente estudio se observó también que había una mayor variabilidad en la comparación inter-lector que en la intra-lector.

Las comparaciones entre métodos de procesamiento de vértebras para la observación de bandas de crecimiento de *I. oxyrinchus* realizadas por Semba *et al.* (2009), sugieren que el método de oscurecimiento puede dar una estimación del número de bandas similar al método de tinción con nitrato de plata. Sin embargo, la comparación preliminar de los conteos de bandas de crecimiento en cortes sagitales con rayos X y oscurecimiento en vértebras enteras de *I. oxyrinchus* para una muestra unificada indicó diferencias significativas, aparentemente debido a que el método de oscurecimiento tiende a subestimar el número de bandas de crecimiento, incluso en vértebras de organismos juveniles (Rodríguez-Madrugal *et al.* 2017b). Aunque ambos métodos son aplicados en vértebras enteras, el principio básico del método de oscurecimiento es resaltar las estructuras convexas y cóncavas en la superficie de los centros vertebrales. Estas estructuras podrían verse afectadas con el método de nitrato de plata propuesto por Stevens (1975), debido a que, al ser expuesta la vértebra a la luz ultravioleta para evidenciar las sales de calcio remplazadas con plata, resultando en distintas tonalidades oscuras, parte de su superficie de la estructura se quema, perdiéndose el objetivo de diferenciar las estructuras tridimensionales mencionadas (cóncavas y convexas).

En el presente estudio se demostró la similitud que pueden producir los métodos de nitrato de plata en vértebras enteras contra los cortes sagitales en una muestra unificada para un mismo



lector. Anteriormente ha sido demostrado también para *Mustelus antarcticus*, que los métodos de micro-radiografía en cortes (similar al de rayos X) y tinción de alizarina en vértebras enteras puede obtener una estimación similar de bandas de crecimiento (Officer *et al.* 1996), siendo este último un método similar al de tinción de nitrato de plata en vértebras enteras. Sin embargo, como Semba *et al.* (2009) señalan, es importante estandarizar el criterio de identificación de las bandas en cada uno de los métodos cuando se realizan comparaciones entre diferentes lectores.

Relaciones longitud-tamaño de la vértebra

La relación lineal entre LT-RC y LT-RV estimada en el presente estudio fue similar a lo reportado por Ribot-Carballal *et al.* (2005), pero difiere de lo reportado por Pratt y Casey (1983) y Semba *et al.* (2009), quienes estimaron una relación curvilínea. Así mismo, el radio promedio de la banda de nacimiento observada en las vértebras enteras estuvo dentro del intervalo 3.5–4 mm, reportado por Ribot-Carballal *et al.* (2005). El efecto de la variación estacional en este método necesita mayor atención, ya que como señaló Francis (1990), la relación longitud-radio de la vértebra es diferente de acuerdo a la estación en que se captura un organismo. Lo anterior podría analizarse mediante la estimación de estas relaciones por periodos estacionales. Sin embargo, este objetivo va más allá de lo que se propuso en el presente estudio.

Validación de la periodicidad

Varios autores han asumido la formación anual de las bandas de crecimiento en *I. oxyrinchus* (Cailliet y Bedford 1983, Ribot-Carballal *et al.* 2005, Bishop *et al.* 2006, Doño *et al.* 2006, Semba *et al.* 2009, Barreto *et al.* 2016), mientras que otros proponen un patrón bianual (Pratt y Casey 1983, Chan 2001). El patrón de formación anual ha sido validado de manera directa en el océano Atlántico (Ardizzone *et al.* 2006, Natanson *et al.* 2006). Por otra parte, para el noreste del océano Pacífico se ha validado de manera directa la formación bianual de las bandas de crecimiento en organismos juveniles (Wells *et al.* 2013) y una transición aparente a la formación anual en un macho adulto (Kinney *et al.* 2016).

Los análisis de CEA y MIA del presente estudio permitieron comprobar la hipótesis de que los juveniles de *Isurus oxyrinchus* forman bandas bianuales en el noreste del Pacífico. Desafortunadamente para los organismos adultos no fue posible realizar estos análisis debido al tamaño de muestra. La separación por clases de tallas para estos análisis de verificación fue llevada



a cabo anteriormente para diferentes tiburones tropicales (*Carcharhinus porosus*, *Isogomphodon oxyrinchus*, *C. signatus*, *Prionace glauca* y *C. longimanus*) por Lessa *et al.* (2006). Así mismo se ha recomendado que el MIA debe realizarse para cada grupo de edad (Campana 2001). En el presente estudio fueron separados por juveniles y adultos, de acuerdo a la hipótesis de una transición en la tasa de deposición de las bandas de crecimiento (bianual a anual) que probablemente se deba a que alcanzan la madurez sexual. Tal transición puede deberse a que la energía que se obtiene de la alimentación en las etapas tempranas del desarrollo (neonatos y juveniles) se utiliza para el crecimiento, y por lo tanto sus tasas de crecimiento son mayores, mientras que una vez que el organismo alcanza la madurez esta energía se utiliza para fines de reproducción (Minte-Vera *et al.* 2016), pudiéndose observar una tasa de crecimiento más lenta (Lorenzen 2016).

En el Pacífico mexicano se utilizó anteriormente la prueba de Kruskal-Wallis para determinar la formación anual de la formación de las bandas de crecimiento de *I. oxyrinchus*, aplicada al porcentaje de bordes vertebrales opacos y translúcidos (CEA) por mes (Ribot-Carballal *et al.* 2005). Por el contrario, en el presente estudio para ambos análisis de verificación (CEA y MIA) el modelo cíclico de formación bianual de las bandas de crecimiento fue seleccionado como el mejor, de acuerdo al AIC y las diferencias del AIC (Δ_i). El AIC permite seleccionar un patrón de periodicidad de manera cuantitativa a través del ajuste de distintos modelos de periodicidad (un ciclo, dos ciclos o acíclico). Como señalan Okamura y Semba (2009), las pruebas de ANDEVA y Kruskal-Wallis pueden ser utilizadas para determinar si hay diferencias entre el incremento marginal y porcentaje de bordes por mes, pero no indican si existen ciclos o no, limitando la definición de la periodicidad de formación de las bandas.

El conteo del número total del par de bandas en el presente estudio en relación con el tamaño del organismo para la muestra de vértebras enteras con nitrato de plata, fue similar a lo reportado por Ribot-Carballal *et al.* (2005) (Fig. 17). Esto indica que los conteos entre los dos estudios para esta muestra fueron similares y sólo el supuesto acerca de la tasa de formación de las bandas de crecimiento difiere.



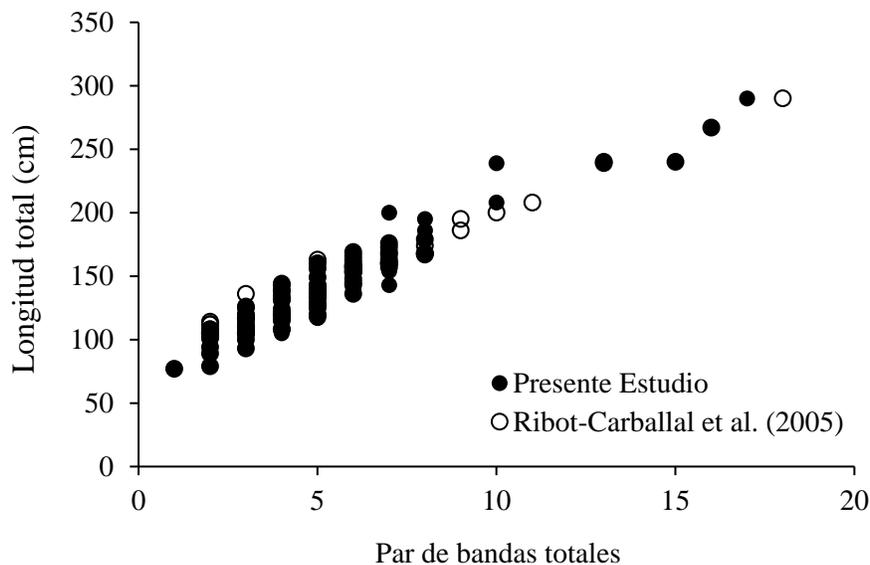


Figura 17. Conteos de par de bandas de crecimiento por individuo en relación con su tamaño, para la muestra de vértebras enteras con nitrato de plata.

Con base en la temporada en que se han reportado posible neonatos (organismos de aproximadamente 70 cm de LT) en estudios de reproducción (Conde-Moreno y Galván-Magaña 2006), y la frecuencia de tallas por mes de los organismos pequeños reportados por el Programa de Observadores de Tiburón (POT) de FIDEMAR-INAPESCA (Rodríguez-Madrigal *et al.* 2017a, sin publicar), se determinó el mes de junio como la fecha probable en que las hembras de *I. oxyrinchus* dan a luz a sus crías en el Océano Pacífico mexicano, y por lo tanto el mes en que se estaría formando las marcas de nacimiento. Esta temporada de nacimiento es similar a la estimada anteriormente en otras regiones del Pacífico (Stevens 1983, Mollet *et al.* 2000, Joung y Hsu 2005, Semba *et al.* 2011).

De acuerdo al análisis de validación en la periodicidad de las bandas de crecimiento, se proponen dos temporadas para la formación de las bandas translúcidas que se forman después la banda de nacimiento en los juveniles, la primera banda translúcida entre los meses de diciembre-enero y una segunda banda translúcida en mayo-junio.

Los resultados del presente estudio coinciden con los resultados de validación directa de esta periodicidad en organismos de *I. oxyrinchus* con OTC en el noreste del océano Pacífico (Wells *et al.* 2013, Kinney *et al.* 2016). Además, aunque para el norte del océano Atlántico se ha validado la formación anual del par de bandas mediante datación con bomba de radiocarbono (Ardizzone *et*



al. 2006) y marcado-recaptura con OTC (Natanson *et al.* 2006), los autores no descartan la posibilidad de formación bianual de estas bandas en los primeros años de vida. Es necesaria la recaptura de más individuos adultos, con las cuales se pueda esclarecer se presentan esta transición en la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento en hembras, y estimar la talla específica en la que se presenta este fenómeno. Así mismo, es necesario realizar el CEA y el MIA para organismos adultos al igual como se llevó a cabo para juveniles en el presente estudio. Es necesario realizar estudios de marcaje y recapturar, donde se aplique OTC, que permitan determinar el tipo de periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento que se presenta en organismos adultos de *I. oxyrinchus* para la zona del Pacífico mexicano.

Edad, crecimiento e inferencia multimodal

Las edades estimadas, así como los parámetros de las curvas de crecimiento para hembras y machos de *I. oxyrinchus* fueron similares a los reportados previamente en otras zonas del Pacífico norte (Fig. 18), aun considerando la formación de bandas semestrales en organismos juveniles.

Sin embargo, el crecimiento estimado para la especie fue considerablemente más rápido que lo previamente reportado en el Pacífico mexicano (Ribot-Carballal *et al.* 2005), probablemente debido a la reestimación de las edades con base en la nueva información de periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento (Wells *et al.* 2013, Kinney *et al.* 2016), así como al aumento del tamaño de muestra.

Así mismo, y debido a que la pesquería en el Pacífico mexicano dirigida a *I. oxyrinchus* principalmente captura organismos juveniles de 2 a 4 años, se puede observar que la contribución a r (Tasa intrínseca de incremento poblacional) de estos organismos es considerablemente menor que la de juveniles y adultos. Y como ha sido propuesto por Mondragón-Sánchez *et al.* (2018), esto podría interpretarse que la pesquería que es lleva realiza en el área de estudio puede no tener un gran impacto en la población de esta especie si las tasas de mortalidad por pesca son adecuadas.

Las L_{inf} estimadas para hembras con los modelos que tuvieron mejor desempeño (FCVB y FCVB-2) fueron cercanas a la longitud máxima reportada para el noreste del Pacífico (Lyons *et al.* 2015), por lo que las estimaciones del crecimiento con estos modelos se consideraron con sentido biológico y aceptables. Así mismo, las L_{inf} obtenidas en el presente estudio para los machos fueron similares a las L_{inf} que han sido estimadas en otros estudios, por ejemplo 267 cm LT por Chan (2001), 301 cm LT por Hsu (2003) ó 277 cm LT por Semba *et al.* (2009).



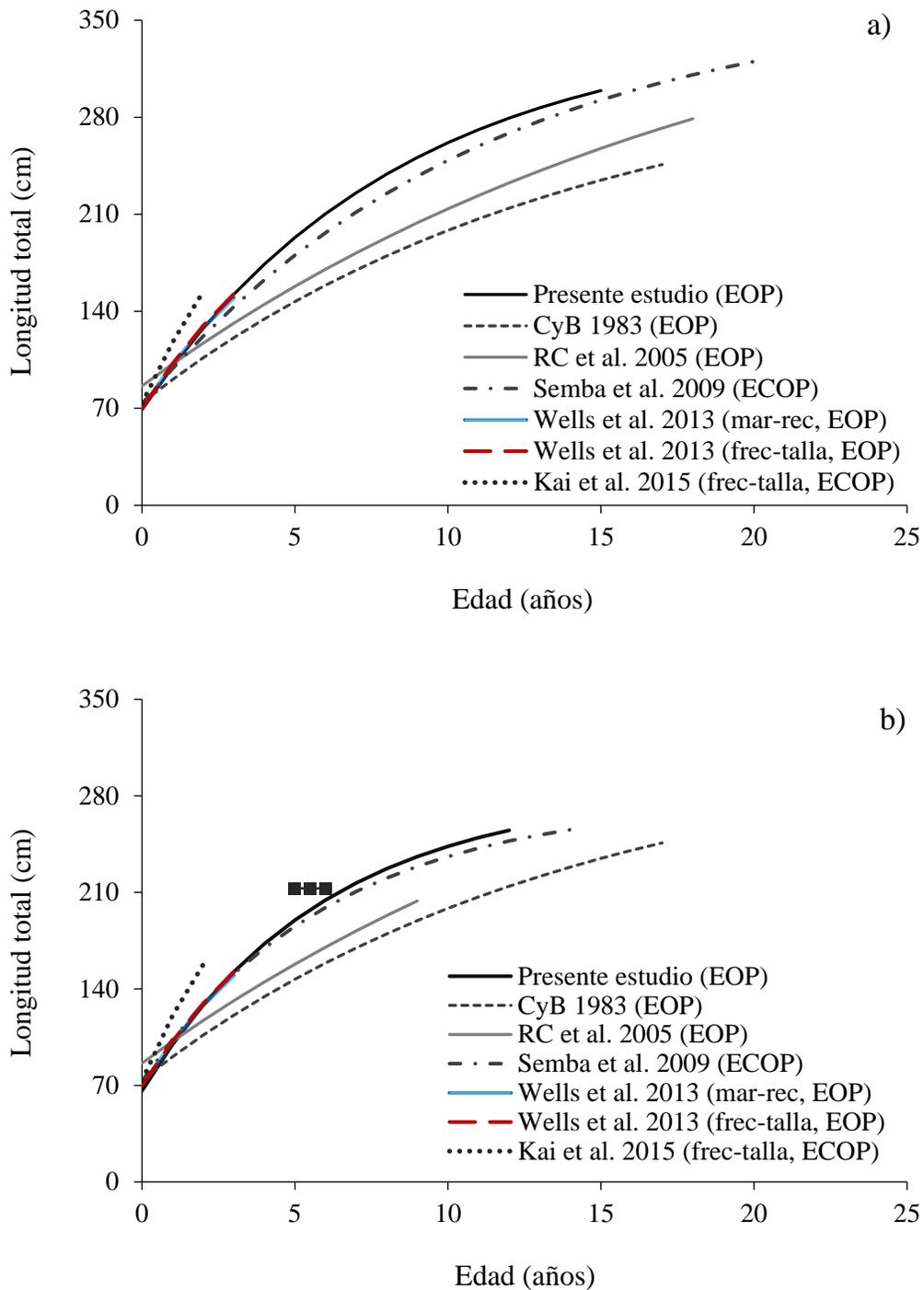


Figura 18. Comparación de las curvas de crecimiento reportadas para: a) hembras y b) machos de *Isurus oxyrinchus* en el norte del Océano Pacífico. EOP= este del Océano Pacífico, ECOP= este y centro del Océano Pacífico, CyB= Cailliet y Bedford, RC= Ribot-Carballal *et al.* Los cuadros indican la transición de periodicidad en las bandas de crecimiento para machos por Kinney *et al.* 2016.



El enfoque multimodal ha sido adoptado en los trabajos actuales de crecimiento de elasmobranchios como una técnica conveniente para comparar y seleccionar distintas funciones de crecimiento individual, incluyendo modelos candidatos con características alternativas (Smart *et al.* 2016). El modelo seleccionado *a priori* comúnmente en los estudios de edad y crecimiento ha sido tradicionalmente la FCVB (von Bertalanffy 1938), sin embargo, se ha propuesto que para algunas especies acuáticas otros modelos, como los modelos sigmoideos de Gompertz (Gompertz 1825) o logístico (Ricker 1975), pudieran describir mejor el crecimiento. La hipótesis de un tipo de crecimiento distinto al de la FCVB nunca había sido probada en trabajos para *I. oxyrinchus* en el hemisferio norte del Océano Pacífico, siendo importante investigar la conveniencia de este tipo de modelos alternativos.

En el presente estudio, los cuatro modelos candidatos comparados se ajustaron bien a los datos de longitud a edad, estimando parámetros dentro del intervalo de lo que anteriormente se había estimado en trabajos realizados alrededor del mundo (Tabla 1). Las diferentes formas de los modelos influenciaron en gran parte a las diferencias en sus ajustes, tal es el caso de las estimaciones de L_0 , donde los mayores valores se obtuvieron con los modelos de Gompertz y logístico (Tabla 6). Por su parte, las estimaciones de L_0 con la FCVB fueron similares a la longitud al nacer reportada para la especie (Tabla 6). Una alternativa que podría representar mejor el crecimiento en las primeras etapas del crecimiento, fue utilizar los modelos sigmoideos como el Gompertz y logístico (Katsanevakis y Maravelias 2008). Así mismo, Cailliet y Goldman (2004) señalan que los modelos sigmoideos podrían proveer una mejora en el ajuste de la curva de crecimiento en batoideos. Además, se ha demostrado que las mayores diferencias entre los modelos ocurren en las primeras etapas del crecimiento (punto de inflexión), cercanos a la longitud de nacimiento (Smart *et al.* 2016). Sin embargo, en el presente estudio al utilizar modelos donde no se utilizó t_0 (α), no se determinó si α o el punto de inflexión ocurre a una edad menor o mayor a cero y si es incluida en el modelo, por lo que este análisis podría ser un punto a explorar a futuro para la biología de esta especie.

El uso de diferentes modelos de crecimiento permitió representar el crecimiento de diferentes formas de curvas que se ajustaron a los datos, resultando en la elección del mejor modelo que estimara parámetros con un mayor sentido biológico para *I. oxyrinchus*. Es necesario aun explorar otras opciones de modelos aplicables al tipo de biología que presenta esta especie, por ejemplo, modelos flexibles que incorporen de manera explícita la heterogeneidad de los datos de



longitud a edad (Troynikov y Walker 1999, Tovar-Ávila *et al.* 2009b), aproximaciones bayesianas (Doño *et al.* 2015) o que introducen en su ecuación el costo de reproducción (Minte-Vera *et al.* 2016). Dichos modelos pudiesen describir de una mejor manera la biología de la especie presente en el noreste del Pacífico para obtener estimaciones de edad y crecimiento con mayor confiabilidad, esenciales para los análisis de demografía y distintos métodos evaluaciones para sus poblaciones (Cailliet y Goldman 2004, Katsanevakis y Maravelias 2008).

A pesar del bajo número de muestras de organismos grandes (>200 cm LT, n= 16) obtenidas en el presente estudio, se pudieron determinar diferencias significativas entre las curvas y parámetros de crecimiento de hembras y machos (Tabla 5). Anteriormente ha sido señalado que las diferencias en la variación del crecimiento se reflejan más en el valor de longitud infinita que en la constante de crecimiento por (Lorenzen 2016), pudiéndose observar estas diferencias en los valores que se estimaron de L_{inf} para machos y hembras de *I. oxyrinchus* (Tabla 6). No obstante, en el presente estudio se observaron diferencias considerables en las constantes de crecimiento. Con ambos modelos de la FCVB, obteniendo un valor mayor para machos ($k= 0.015-0.017$) que para hembras ($k= 0.012$). Estas discrepancias en los valores de L_{inf} y k por sexos podrían ser atribuibles a diferencias en el uso de la energía para el metabolismo, crecimiento en peso-longitud y la reproducción (Maunder *et al.* 2016). Aun cuando los valores de k difirieron entre hembras y machos, estos coincidieron con el intervalo (0.007–0.318), así como el promedio ($k = 0.102$) que Yokoi *et al.* (2017) estimaron para las poblaciones de *I. oxyrinchus* a nivel global; estos autores señalan que es necesario señalar qué tipo de parámetros biológicos son críticos al estimar la tasa de crecimiento en una población, esta información aclararía el estudio biológico más importante para la conservación de esta especie. Las discrepancias por sexos se vieron reflejadas también en la longitud teórica de nacimiento (L_0) estimadas con el modelo de la FCVB (69 cm LT para las hembras y 66 cm LT para los machos). Sin embargo, ambos valores están dentro del intervalo de lo que se ha estimado en estudios de reproducción (Clarke *et al.* 2015).

Las variaciones en el crecimiento han sido enfatizadas anteriormente en el concepto de plasticidad. Lorenzen (2016) señala que los efectos ambientales en el crecimiento resultan en procesos biológicos y tienen implicaciones ecológicas. Como consecuencia, el periodo de crecimiento y desarrollo en la vida de los peces muestra un alto grado de plasticidad fenotípica. Es importante señalar que el crecimiento está sujeto también a un alto grado de variación genética y



por lo tanto tiene el potencial de evolucionar rápidamente en respuesta a presiones de selección alteradas por los cambios ambientales y su aprovechamiento comercial (Thorpe 2004).

Debido a que *I. oxyrinchus* se distribuye en una amplia zona de aguas cálidas a templadas, los cambios ambientales a través de su historia evolutiva reciente, es decir el Mioceno temprano (hace 16–23 Ma aprox.) de donde se tiene registro de organismos similares a las formas actuales (Kriwet *et al.* 2015, Purdy *et al.* 2001), podrían ser un factor que estaría produciendo las diferencias encontradas en el crecimiento de las distintas poblaciones, incluyendo la distinta periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento en sus vértebras, específicamente entre las poblaciones del Pacífico norte (Semba *et al.* 2009, Wells *et al.* 2013, Kinney *et al.* 2016). Sin embargo, como demuestran los estudios de genética se detectó cierto grado de una estructura poblacional entre las muestras de marcadores de ADN mitocondrial (ADNmt) del Atlántico Norte y Pacífico Norte, mientras que en el análisis de microsátélites no se encontraron estas diferencias (Schrey y Heist 2003). Los autores señalan que las diferencias en el ADNmt, probablemente, estarían indicando que las hembras adultas exhiben filopatría para los sitios de parto, por lo tanto, estas poblaciones de hembras reproductoras podrían existir en presencia de un flujo de genes aportado por los machos.

La longevidad *I. oxyrinchus* estimada a partir de la constante de crecimiento de la FCVB con la ecuación de Taylor (1958), fue similar a la longevidad de 31 años anteriormente validada con bomba de radiocarbono en una vértebra de una hembra de 366 cm de LT (Ardizzone *et al.* 2006), y 24 años estimados para un macho de 301 cm de LT (Hsu 2003). Siendo un poco mayores las longevidades estimadas con la ecuación de Fabens (1965). Por lo anterior se podría estar corroborando de manera indirecta que los parámetros que fueron estimados con la FCVB son cercanos a la biología que presenta en otras regiones.

Retrocálculo

La técnica de retrocálculo permitió agregar datos interpolados y complementar los huecos en las curvas de crecimiento causadas por las clases de longitud faltantes. Los resultados demostraron que se pueden producir estimaciones razonables de edad y crecimiento con este tipo de datos, y que la falta de algunas clases de longitud son el principal factor que afectaría la bondad de este análisis (Smart *et al.* 2013). Anteriormente ha sido señalado, que efectivamente el retrocálculo puede servir para las clases juveniles, y no es muy beneficioso para las clases de talla



más longevas donde se incluyen a individuos ya maduros que básicamente ya no crecen a la misma velocidad (Smart *et al.* 2013). De tal forma, en la comparación entre las curvas de los machos se encontraron diferencias significativas entre el ajuste con los datos observados y retrocalculados, probablemente debido a la falta de muestras de las clases más longevas, no así para las hembras en las cuales sí se contaba con mayores longitudes (edades más longevas). Aparentemente el incremento del tamaño de muestra no alteró sustancialmente el ajuste de las curvas para las hembras en el presente estudio.

Se ha sugerido que el dimorfismo sexual puede tener importantes implicaciones en los estudios de longitud a edad (Semba *et al.* 2009) y demografía (Tsai *et al.* 2015). La similitud en los parámetros de crecimiento para hembras y machos, cuando se ajustó la FCVB haciendo uso de los datos retrocalculados (Tabla 8), indica que no habría diferencias en la velocidad a la que crecen, así como a la longitud máxima que pueden presentar. Sin embargo, el ajuste de las curvas de crecimiento con los datos sin retro calcular mostró una marcada diferencia de estos parámetros entre sexos de *I. oxyrinchus*. Los resultados del retrocálculo demostraron que es posible obtener parámetros de crecimiento similares y no detectar diferencias estadísticamente significativas entre las curvas de crecimiento, por lo que deben ser tomados con cautela.

Por lo tanto, a pesar de tener un tamaño de muestra más pequeña y con esto una menor precisión estadística, en el presente trabajo, el modelo con los datos observados, se considera el biológicamente más apropiado para definir la edad y crecimiento de *I. oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. Lo anterior está de acuerdo al dimorfismo sexual que se pudo observar y a que los parámetros de crecimiento que se estimaron para hembras y machos son similares a lo que se ha reportado en otros estudios. Se demostró que aun con un tamaño de muestra pequeño, el retrocálculo puede ser innecesario cuando se tienen bien representadas las clases de talla a través de todo el intervalo de edad.

Es importante resaltar que la técnica del retrocálculo no había sido aplicada anteriormente para *I. oxyrinchus* en el Pacífico norte, únicamente en el norte del Atlántico en los 80 (Pratt y Casey 1983). Un estudio similar fue realizado por Goldman y Musick (2006) para el tiburón salmonero (*Lamna ditropis*), debido al tamaño pequeño de muestras para las clases juveniles en hembras y los pocos machos que se tenían. Los autores argumentan que el método modificado de Dahl-Lea representó de manera más precisa para estimar el promedio de longitud para sus datos. Sin embargo, en el presente estudio, de acuerdo al tipo de relación que se presentó entre la LT y el



radio de la vértebra (Francis 1990), el método de Fraser-Lee fue el que mejor se ajustó a los datos de este estudio.

Se sugiere que el retrocálculo debe utilizarse con precaución, siendo importante la medición de los radios a cada banda de crecimiento y la elección de la función matemática correcta de acuerdo al tipo de relación longitud-radio de la vértebra, así como la detección de falsas bandas de crecimiento (que alteren la estimación de edad). Estos factores en conjunto podrían resultar en un fenómeno de cambio aparente del crecimiento, como el encontrado en *Mustelus antarcticus* por Walker *et al.* (1998).



CONCLUSIONES

Las tallas *I. oxyrinchus* capturados en el Pacífico mexicano por las flotas de mediana altura y artesanal, no difieren de lo que se captura en otras partes del Océano Pacífico. Por lo que las edades podrían ser muy similares a otros estudios, siempre y cuando se aplique similar hipótesis sobre la periodicidad en las bandas de crecimiento a las vértebras de los organismos muestreados.

La precisión en los conteos de las lecturas intra e inter lector para la muestra de vértebras enteras con nitrato de plata y cortes sagitales con luz transmitida fue aceptable, siendo mayor el error las lecturas entre lectores y cuando se observan bandas de crecimiento en vértebras de organismos longevos.

Los conteos realizados con los métodos de vértebras enteras con nitrato de plata, cortes sagitales con luz transmitida y rayos X no fueron diferentes significativamente, pudiendo dar estimaciones en el número de bandas similares y por lo tanto estimar curvas de crecimiento sin afectar los parámetros de crecimiento.

Los análisis de CEA y MIA aplicados a las muestras de juveniles de *I. oxyrinchus* (al menos hasta los cinco años) concordaron con los resultados de validación directa obtenidos en estudios previos, que sugieren la formación de bandas de crecimiento bianualmente en el Pacífico mexicano. Se requiere ampliar el número de muestras que se tienen de organismos >200 cm LT, para poder corroborar mediante estos métodos indirectos la periodicidad de las bandas de crecimiento en vértebras de adultos.

Se obtuvo una mejor y más precisa estimación de edad cuando a cada individuo se le asignó su correspondiente edad de acuerdo a la fecha que fue capturado en relación a las dos temporadas en las que se propuso la formación de las bandas de crecimiento.

La estructura de edades que se capturan en el Pacífico mexicano sugiere que los organismos de 2–4 años son los más afectados por esta pesquería, afectando considerablemente menos a organismos juveniles y adultos. Por lo que se pudiera traducir en una pesquería sustentable si se mantiene un manejo y tasas de mortalidad adecuadas.

La FCVB y FCVB-2 describieron adecuadamente el crecimiento en hembras y machos de *I. oxyrinchus* en el Pacífico mexicano. Las características de historia de vida sugieren que presenta un crecimiento lento, no llega a ser muy longeva respecto a otras especies de tiburón, esto concuerda con lo que se ha reportado sobre sus poblaciones en otras regiones geográficas.



Hacer uso del retrocálculo es factible, siempre y cuando se consideren los siguientes aspectos: precisión en la medición de los radios a cada banda de crecimiento, elegir la correcta función matemática de acuerdo al tipo de relación longitud-radio de la vértebra, contracción o incorporación de falsas bandas de crecimiento (que alteren la estimación de edad). Si se tienen las clases más longevas y una dispersión adecuada a lo largo del intervalo de tallas, es preferible usar solamente datos observados, debido al error que pueda añadir este análisis.



REFERENCIAS

- Akaike H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood. In: Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory, 1973 (eds B.N. Petrov and F. Csaki). Akademiai Kiado, Budapest, City, pp. 267–228.
- Akaike H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics* 16:3–14.
- Ardizzone DG, M Cailliet, LJ Natanson, AH Andrews, LA Kerr y TA Brown. 2006. Application of bomb radiocarbon chronologies to shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) age validation. *Environ Biol Fishes* 77: 355–366.
- Barreto RR, WKT de Farias, H Andrade, FM Santana y R Lessa. 2016. Age, Growth and Spatial Distribution of the Life Stages of the Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) Caught in the Western and Central Atlantic. *PLoS ONE*, 11(4):
- Beamish RJ y DA Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can J Fish Aquat Sci*, 38(8): 982–983.
- Bernal D, Dickson KA, RE Shadwick, y JB Graham. 2001. Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comp Biochem Physiol*, 129(2–3): 695–726.
- von Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Hum. Biol.* 10:181–213
- Bishop SDH, MP Francis, C Duffy y JC Montgomery. 2006. Age, growth, maturity, longevity and natural mortality of the shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zealand waters. *Mar Freshwater Res*, 57: 143–154.
- Beverton RJH. 1954. *Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations*. United States Fishery Laboratory, Beaufort, North Carolina, Miscellaneous Contribution. 159 pp
- Burnham KP y DR Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York. 485 pp.
- Burnham KP, DR Anderson y KP Huyvaert. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol*, 65: 23–25.



- Cailliet GM y DW Bedford. 1983. The biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: A review. *CalCOFI Rep*, 24: 57–69.
- Cailliet GM y KJ Goldman, 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: Carrier JC, JA Musick y MR Heathus (Eds.), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, USA.
- Cailliet GM, WD Smith, HF Mollet y KJ Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ Biol Fishes*, 77(3–4): 211–228.
- Campana SE. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can J Fish Aquat Sci*, 47: 2219–2227.
- Campana SE. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J Fish Biol*, 59: 197–242.
- Campana S.E; L.J. Natanson y S. Myklevoll. 2002. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Can J Fish Aquat Sci*, 59(3): 450–455.
- Cantú JC. 2013. Tiburones de México, Centro América y el Caribe. Defenders of Wildlife. 2 pp.
- Carey FG, JM Teal y JW Kanwisher. 1981. The Visceral Temperatures of Mackerel Sharks (Lamnidae). *Physiological Zoology*, 54(3): 334–344.
- Carlson JK y IE Baremore. 2005. Growth dynamics of the spinner shark (*Carcharhinus brevipinna*) off the United States southeast and Gulf of Mexico coasts: a comparison of methods. *Fish Bull*, 103: 280–291.
- Castillo-Géniz JL, CJ Godínez-Padilla, LV González-Ania, H Haro-Avalos y JI Fernández-Mendez. 2017. Size and Sex of the Shortfin Mako caught by the Mexican Longline Industrial Fleets Recorded by on board Observers in the Pacific 2006–2016. Working document submitted to the ISC Shark Working Group Workshop, 28 November–4 December, 2017, NRIFSF Shimizu, Shizuoka, Japan. ISC/17/SHARKWG-3/11
- Cerna F y R Licandeo. 2009. Age and growth of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the southeastern Pacific off Chile. *Mar Freshwater Res*, 60: 349–403.
- Cervantes-Gutiérrez F, J Tovar-Ávila y F Galván-Magaña. 2017. Age and growth of the banded guitarfish *Zapteryx exasperata* (Chondrichthyes: Trygonorrhinidae). *Mar Freshwater Res*, 69(1): 66–73.
- Chamberlin TC. 1890. The method of multiple working hypotheses. *Science*, 15(366): 92–96.



- Chan RWK. 2001. Biological studies on sharks caught off the coast of New South Wales. PhD Thesis. University of New South Wales, Sydney, Australia. 323 p.
- Chang WYB. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can J Fish Aquat Sci*, 39(8): 1208–1210.
- Clarke S, R Coelho, M Francis, M Kai, S Kohin, KM Liu, C Simpfendorfer, J Tovar-Ávila, C Rigby y J Smart. 2015. Report of the Pacific shark life history expert panel workshop, 28–30 april. WCPFC.
- Conde-Moreno M y F Galván-Magaña. 2006. Reproductive biology of mako shark *Isurus oxyrinchus* on the south-western coast of Baja California, México. *Cybium*. 30(4): 75–83.
- Compagno, LJV. 2002. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. Rome. 269 p.
- Compagno LJV, M Dando y S Fowler, 2005. Sharks of the World (Princeton field guides). Princeton University Press. United States. 368 p.
- Crawley MJ. 2103. The R Book (2nd Edition). John Wiley & Sons, Ltd, United Kingdom. 977 p.
- Doño F, S Montealegre-Quijano, A Domingo y PG Kinas. 2015. Bayesian age and growth analysis of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* in the western South Atlantic Ocean using a flexible model. *Environ Biol Fish*, 98(2): 517-33.
- Duffy C y MP Francis. 2001. Evidence of summer parturition in shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) sharks from New Zealand waters. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35(2): 319–324.
- Elliott LP y BW Brook. 2007. Revisiting Chamberlin (1890): multiple working hypotheses for the 21st century. *Bioscience* 57: 608–614.
- Evans GT y JM Hoenig. 1998. Testing and viewing symmetry in contingency tables, with application to readers of fish ages. *Biometrics*, 54: 620–629
- Fabens AJ. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29: 265–289.
- Francis RICC. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J Fish Biol*, 36(6): 883–902.
- Francis MP, CO Maolagáin. 2000. Age, growth and maturity of a New Zealand endemic shark (*Mustelus lenticulatus*) estimated from vertebral bands. *Mar Freshwater Res*, 51(1): 35-42.



- French RP, J Lyle, S Tracey, S Currie y JM Semmens. 2015. High survivorship after catch-and-release fishing suggests physiological resilience in the endothermic shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*). *Conserv Physiol*, 3(1): cov044.
- 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, Mexico. *Fish Res*, 194: 197–208.
- Gamito S. 1998. Growth models and their use in ecological modeling: an application to a fish population. *Ecol Model*, 113(1–3):83–94.
- Goldman KJ. 2004. Age and growth of elasmobranch fishes. 97–132. En: Musick, J.A. y R. Bonfil (Eds.). Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries technical paper USA. 474.
- Goldman KJ y JA Musick. 2006. Growth and maturity of salmon sharks (*Lamna ditropis*) in the eastern and western North Pacific, and comments on back-calculation methods. *Fish Bull*, 104: 278–292.
- Gompertz B. 1825 On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 115: 515–585.
- Groeneveld JG, G Cliff, SFJ Dudley, AJ Foulis, J Santosa y SP Wintner. 2014. Population structure and biology of shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the south-west Indian Ocean. *Mar Freshwater Res*, 65: 1045–1058.
- Haddon 2011. Modelling and quantitative methods in fisheries. CRC Press Traylor & Francis Group, United States. 431 p.
- Hoff TB y JA Musick, 1990. Western North Atlantic shark-fishery management problems and informational requirements. 455–472. En: Pratt Jr. HL, SH Gruber y T Taniuchi (Eds.), Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS 90.
- Holts DB 1988. Review of U.S. west coast commercial shark fisheries. *Marine Fisheries Review*, 50: 1–8.
- Hsu HH. 2003. Age, growth, and reproduction of shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the northwestern Pacific. MS thesis. National Taiwan Ocean University, Keelung, Taiwan. 107 p.



- Jiménez A, SG Marinone y A Parés-Sierra. 2005. Efecto de la variabilidad espacial y temporal del viento sobre la circulación en el Golfo de California. *Ciencias marinas*, 31(2): 357–368.
- Joung SJ y HH Hsu. 2005. Reproduction and embryonic development of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, in the Northwestern Pacific. *Zool Stud*, 44(4): 487–496.
- Kai M, K Shiozaki, S Ohshimo y K. Yokawa. 2015. Growth and spatiotemporal distribution of juvenile shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific. *Mar Freshwater Res*, 66(12): 1176–1190.
- Katsanevakis S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish Fish*, 9(2): 178–187.
- Kimura DK. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fish Bull*, 77(4): 765–774.
- Kinney MJ, RJD Wells y S Kohin. 2016. Oxytetracycline age validation of an adult shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* after 6 years at liberty. *J Fish Biol*, 89: 1828–1833.
- Kriwet J, H Mewis y O Hampe. 2015. A partial skeleton of a new lamniform mackerel shark from the Miocene of Europe. *Acta Palaeontol Pol*, 60(4): 857-875.
- Lavín MF y SG Marinone, 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. 173-204. En: Velasco Fuentes OU, J Sheinbaum y J Ochoa de la Torre (Eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- Lessa R, FM Santana, P Duarte-Neto. 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. *Environ Biol Fish*, 77(3–4): 309–315.
- López S, R Meléndez y P Barría. 2009. Alimentación del tiburón marrajo *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Lamniformes: Lamnidae) en el Pacífico suroriental. *Rev Biol Mar Oceanogr*, 44(2): 439–451.
- Lorenzen K. 2016. Toward a new paradigm for growth modeling in fisheries stock assessments: Embracing plasticity and its consequences. *Fish Res*, 180: 4–22.
- Lyons K, A Preti, DJ Madigan, RJD Wells, ME Blasius, OE Snodgrass, D Kacev, JD Harris, H Dewar, S Kohin, K MacKenzie y CG Lowe. 2015. Insights into the life history and ecology of a large shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* captured in southern California. *J Fish Biol*, 87(1): 200–211.



- Maia A, N Queiroz, JP Correia y H Cabral. 2006. Food habits of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, off the southwest coast of Portugal. *Environ Biol Fishes*, 7(2)7: 157–167.
- Maunder MN, PR Crone, AE Punt, JL Valero, BX Semmens. 2016. Growth: Theory, estimation, and application in fishery stock assessment models. *Fish Res*, 180: 1–3.
- McFarlane GA y RJ Beamish. 1987. Validation of the dorsal spine method of age determination for spiny dogfish. 287–300. En: Summerfelt RC y GE Hall (Eds.), *The age and growth of fish*. Iowa State University Press, Ames.
- Michel-Morfin E, J Arciniega-Flores, V Landa-Jaime y R García de Quevedo, 2006. Crustáceos demersales de importancia pesquera en la plataforma continental de Jalisco y Colima. 135–146. En: Jiménez-Quiroz, M. del C. y E. Espino-Barr (Eds.), *Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Pesca, CRIP de Manzanillo, Colima, México.
- Minte-Vera CV, MN Maunder, JM Casselman y SE Campana. 2016. Growth functions that incorporate the cost of reproduction. *Fish Res*, 180: 31–44.
- Mollet HF, G Cliff, HL Pratt Jr y JD Stevens. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fish Bull*, 98:299–318
- Mollet HF, AD Testi, LJV Compagno y MP Francis. 2002. Re-identification of a lamnid shark embryo. *Fish Bull*, 100: 865–875.
- Mondragón-Sánchez LF, J Tovar-Ávila, JL Castillo-Géniz, JI Fernández-Méndez y LV González-Ania. 2018. Preliminary demographic analysis of shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in the Mexican Pacific Ocean. Working document submitted to the ISC Shark Working Group Workshop, April 10–16, 2018, NOAA Fisheries Southwest Fisheries Science Center, La Jolla, California USA. ISC/18/SHARKWG-2/04.
- Natanson LJ. 2002. Preliminary investigation into the age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, white shark, *Carcharodon carcharias*, and thresher shark, *Alopias vulpinus*, in the western north Atlantic Ocean. *Col Vol Sci Pap ICCAT*, 54(4): 1280-1293.
- Natanson LJ, NE Kohler, D Ardizzone, GM Cailliet, SP Wintner y HF Mollet. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environ Biol Fish*. 77: 367–383.



- Purdy R, VP Schnieder, SP Applegate, JH McLellan, RL Meyer, y BH Slaughter. 2001. The Neogene sharks, rays, and bony fishes from Lee Creek Mine, Aurora, North Carolina. Geology and paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, III. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 90:71–202.
- Officer RA, AS Gason, TI Walker y JG 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. *Can J Fish Aquat Sci*, 53: 1765–1777.
- Ogle, DH. 2013. FishR Vignette - Back-Calculation of Fish Length. Ashland, Wisconsin.
- Ogle DH, 2016. Introductory Fisheries Analyses with R. CRC Press, Taylor & Francis Group, 304 P.
- Okamura H y Y Semba. 2009. A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci*. 66(5): 771–780.
- Okamura H, AE Punt, Y Semba y M Ichinokawa. 2013. Marginal increment analysis: a new statistical approach of testing of temporal periodicity in fish age verification. *J Fish Biol*, 82(4): 1239-1249.
- Pratt Jr. HL y JG Casey. 1983. Age and Growth of the Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus*, Using Four Methods. *Can J Fish Aquat Sci*, 40(11): 1944–1957.
- R Development Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ribot-Carballal MC, F Galván-Magaña y C Quiñónez-Velázquez. 2005. Age and growth of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, from western coast of Baja California Sur, México. *Fish Res*, 76(1): 14–21.
- Ricker WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fish. Res Board Can Bull*, 191: 382 p.
- Rodríguez-Madrigal JA, JL Castillo-Géniz y CJ Godínez-Padilla. 2017a. Tentative birth date and size of shortfin mako suggested by length compositions collected from Mexican fishery. Presentation.
- Rodríguez-Madrigal JA, Y Semba y J Tovar-Ávila. 2017b. Standardization of mako shark aging through different vertebrae enhancement methods and comparison of growth estimations from Eastern and Western North Pacific Ocean. Working paper. Working document



- submitted to the ISC Shark Working Group Workshop, 28 November–4 December, 2017, NRIFSF Shimizu, Shizuoka, Japan. ISC/17/SHARKWG-1/16
- Schrey AW y EJ Heist. 2003. Microsatellite analysis of population structure in the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*). *Can J Fish. Aquat Sci*, 60: 670–675.
- Schwarz. 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6(2): 461–464.
- Semba Y, H Nakano y I Aoki. 2009. Age and growth analysis of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific Ocean. *Environ Biol Fishes*, 84(4): 377–391.
- Semba Y, Aoki I, Yokawa K. 2011. *Size at maturity and reproductive traits of shortfin mako, Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific. *Mar Freshwater Res*, 62(1), 20-29.
- Sippel T, F Carvalho, HH Lee, K Piner y S Kohin. 2015. Indicator-based analysis of the status of shortfin mako shark in the North Pacific Ocean. WCPFC-NC11-IP-03–Report of the Shark Working Group. International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean.
- Skomal GB y LJ Natanson. 2003. Age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Fish Bull*, 101(3): 627–639.
- Sminkey TR y JA Musick. 1995. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. *Copeia*, 1995(4): 871–883.
- Smart JJ, AV Harry, AJ Tobin y CA Simpfendorfer. 2013. Overcoming the constraints of low sample sizes to produce age and growth data for rare or threatened sharks. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst*, 23(1): 124–134.
- Smart JJ, A Chin, AJ Tobin y CA Simpfendorfer. 2016. Multimodel approaches in shark and ray growth studies: strengths, weaknesses and the future. *Fish Fish*, 17(4): 955–971.
- Smith SE, RA Mitchell y D Fuller. 2003. Age-validation of a leopard shark recaptured after 20 years. *Fish Bull*, 101:194–198.
- Snelson Jr. FF, GH Burgess y BR Roma. 2008. The reproductive biology of pelagic elasmobranchs. In: *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation* (Camhi MD, E K Pikitch y EA Babcock eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Stevens JD. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark *Prionace glauca*. *J Mar Biol Assoc UK*, 55, 657–665.



- Stevens JD. 1983. Observations on reproduction in the Shortfin Mako *Isurus oxyrinchus*. *Copeia*, 1: 126–130.
- Stevens JD. 2008. The biology and ecology of the Shortfin Mako Shark, *Isurus Oxyrinchus*. 87–94. En: Camhi, MD, EK Pikitch y EA Babcock (eds.), *Sharks of the Open Oceans: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing. Oxford, UK.
- Taylor CC. 1958. Cod growth and temperature. *J Cons Int Explor Mer*, 23:366–370.
- Thorpe JE. 2004. Life history responses of fishes to culture. *J Fish Biol*, 65(SA): 263–285.
- Tribuzio CA, GH Kruse y JT Fujioka. Age and growth of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Gulf of Alaska: analysis of alternative growth models. *Fish Bull*, 108: 119–135.
- Tsai WP, CL Sun, AE Punt, KM Liu. 2015. Assessing the potential biases of ignoring sexual dimorphism and mating mechanism in using a single-sex demographic model: the shortfin mako shark as a case study. *ICES J Mar Sci*, 72: 675 793–803.
- Tovar-Ávila J, C Izzo, TI Walker, JM Braccini, RW Day. 2008. Dorsal-fin spine growth of *Heterodontus portusjacksoni*: a general model that applies to dorsal-fin spines of chondrichthyans? *Can J Fish Aquat Sci*, 65:74–82.
- Tovar-Ávila J, C Izzo, TI Walker, JM Braccini y RW Day. 2009a. Assessing growth band counts from vertebrae and dorsal-fin spines for ageing sharks: comparison of four methods applied to *Heterodontus portusjacksoni*. *Mar Freshwater Res*, 60: 898–903.
- Tovar-Ávila J, VS Troynikov, TI Walker y RW Day. 2009b. Use of stochastic models to estimate the growth of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, off eastern Victoria, Australia. *Fish Res*, 95(2–3): 230–235.
- Trasviña-Castro A. 2002. La circulación costera del Pacífico Tropical Oriental, con énfasis en la alberca cálida mexicana. *Diálogo entre Pares* 1: 9–37.
- Troynikov VS y TI Walker. 1999. Vertebral size-at-age heterogeneity in gummy shark harvested off southern Australia. *J Fish Biol*, 54(4): 863–877.
- Vélez-Marín R y JF Márquez-Farías. 2009. Distribution and size of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Mexican Pacific Ocean. *PanamJAS*, 4(4):490–499.
- Walker TI, BL Taylor, JH Russell, J Hudson, JP Cottier. 1998. The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarcticus*) harvested off southern Australia. *Fish Res*, 39(2): 139–163.



- Wells RJ, SE Smith, S Kohin, E Freund, N Spear y DA Ramon. 2013. Age validation of juvenile shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) tagged and marked with oxytetracycline southern California. *Fish. Bull.* 111(2): 147–160.
- Wyrcki K. 1966. Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev*, 4: 33-68.
- Yokoi H, H Ijima, S Ohshimo y K Yokawa. Impact of biology knowledge on the conservation and management of large pelagic sharks. *Scientific Reports*, 7: 10619
- Zhu L, L LI y Z Liang. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. *J Ocean Limnol*, 27(3): 457.



ANEXOS

Anexo I. Promedio de la distancia desde el foco a de cada banda de crecimiento (translúcida) en vértebras enteras con nitrato de plata y desviación estándar (\pm) para cada grupo con el mismo número de par de bandas para hembras de *Isurus oxyrinchus* en el Océano Pacífico mexicano.

Núm. Par de bandas	Núm. Tiburones	Número de bandas de crecimiento																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
0	0																	
1	0																	
2	0																	
3	13	3.85 (± 0.19)	4.56 (± 0.22)	5.39 (± 0.23)														
4	6	3.92 (± 0.12)	4.76 (± 0.14)	5.67 (± 0.24)	6.45 (± 0.24)													
5	8	3.94 (± 0.19)	4.70 (± 0.19)	5.69 (± 0.21)	6.64 (± 0.24)	7.54 (± 0.15)												
6	9	3.97 (± 0.20)	4.72 (± 0.22)	5.66 (± 0.22)	6.60 (± 0.23)	7.52 (± 0.19)	8.41 (± 0.29)											
7	7	4.02 (± 0.16)	4.86 (± 0.30)	5.71 (± 0.24)	6.69 (± 0.21)	7.72 (± 0.31)	8.66 (± 0.22)	9.49 (± 0.14)										
8	1	3.86 (-)	4.75 (-)	5.69 (-)	6.77 (-)	7.79 (-)	8.66 (-)	9.58 (-)	10.55 (-)									
10	1	3.92 (-)	4.59 (-)	5.41 (-)	6.39 (-)	7.42 (-)	8.28 (-)	9.53 (-)	10.69 (-)	11.57 (-)	12.15 (-)							
13	1	3.61 (-)	4.15 (-)	5.20 (-)	6.32 (-)	7.57 (-)	8.52 (-)	9.58 (-)	10.64 (-)	11.83 (-)	12.85 (-)	13.67 (-)	14.43 (-)					
15	1	4.18 (-)	5.07 (-)	5.96 (-)	6.87 (-)	7.68 (-)	8.71 (-)	9.76 (-)	10.79 (-)	11.89 (-)	12.74 (-)	13.41 (-)	14.22 (-)	14.91 (-)				
17	1	4.05 (-)	5.16 (-)	5.98 (-)	7.01 (-)	8.10 (-)	9.06 (-)	9.86 (-)	10.69 (-)	11.68 (-)	12.44 (-)	13.27 (-)	13.97 (-)	14.84 (-)	15.73 (-)	16.29 (-)	16.90 (-)	17.32 (-)
Promedio		3.93	4.73	5.64	6.64	7.67	8.62	9.63	10.67	9.39	12.54	13.45	14.20	14.87	15.73	16.29	16.90	17.32



Anexo II. Promedio de la distancia desde el foco a de cada banda de crecimiento (translúcida) en vértebras enteras con nitrato de plata y desviación estándar (\pm) para cada grupo con el mismo número de par de bandas para machos de *Isurus oxyrinchus* en el Océano Pacífico mexicano.

Núm. Par de bandas	Núm. Tiburones	Número de bandas de crecimiento															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
0	0																
1	1	3.84 (-)															
2	5	3.97 (± 0.13)															
3	9	3.84 (± 0.18)	4.58 (± 0.20)	5.47 (± 0.26)													
4	9	3.91 (± 0.20)	4.80 (± 0.25)	5.50 (± 0.43)	6.41 (± 0.29)												
5	10	4.09 (± 0.15)	4.86 (± 0.18)	5.71 (± 0.18)	6.50 (± 0.28)	7.31 (± 0.31)											
6	8	3.97 (± 0.17)	4.78 (± 0.13)	5.75 (± 0.20)	6.68 (± 0.24)	7.51 (± 0.28)	8.32 (± 0.34)										
7	6	4.05 (± 0.21)	4.82 (± 0.18)	5.61 (± 0.17)	6.55 (± 0.20)	7.54 (± 0.24)	8.45 (± 0.29)	9.30 (± 0.35)									
8	4	3.98 (± 0.15)	4.74 (± 0.01)	5.66 (± 0.13)	6.57 (± 0.15)	7.56 (± 0.13)	8.46 (± 0.21)	9.46 (± 0.21)	10.40 (± 0.42)								
10	1	3.96 (-)	4.80 (-)	5.63 (-)	6.37 (-)	7.43 (-)	8.43 (-)	9.35 (-)	10.10 (-)	10.73 (-)	11.35 (-)						
16	1	3.96 (-)	4.98 (-)	5.95 (-)	6.65 (-)	7.67 (-)	8.60 (-)	9.76 (-)	10.79 (-)	11.76 (-)	12.74 (-)	13.36 (-)	13.98 (-)	14.60 (-)	15.54 (-)	16.13 (-)	16.49 (-)
Promedio		3.96	4.79	5.66	6.53	7.50	8.45	9.47	10.43	11.25	12.05	13.36	13.98	14.60	15.54	16.13	16.49



Anexo III. Promedio de la distancia desde el foco a de cada banda de crecimiento (translúcida) en cortes sagitales con luz transmitida y desviación estándar (\pm) para cada grupo con el mismo número de par de bandas, para hembras de *Isurus oxyrinchus* en el Océano Pacífico Mexicano.

Núm. Par de bandas	Núm. Tiburones	Número de bandas de crecimiento																				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
0	9																					
1	1	3.94																				
		(-)																				
2	5	3.97	4.78																			
		(± 0.07)	(± 0.15)																			
3	10	3.87	4.57	5.48																		
		(± 0.21)	(± 0.21)	(± 0.23)																		
4	5	3.80	4.68	5.59	6.43																	
		(± 0.12)	(± 0.12)	(± 0.24)	(± 0.29)																	
5	14	3.86	4.60	5.50	6.48	7.31																
		(± 0.16)	(± 0.20)	(± 0.19)	(± 0.22)	(± 0.20)																
6	10	3.90	4.62	5.49	6.48	7.38	8.27															
		(± 0.26)	(± 0.26)	(± 0.26)	(± 0.33)	(± 0.31)	(± 0.30)															
7	7	3.82	4.58	5.48	6.45	7.40	8.46	9.37														
		(± 0.17)	(± 0.24)	(± 0.25)	(± 0.27)	(± 0.22)	(± 0.23)	(± 0.33)														
8	6	3.92	4.73	5.61	6.61	7.60	8.53	9.40	10.23													
		(± 0.27)	(± 0.27)	(± 0.25)	(± 0.32)	(± 0.32)	(± 0.18)	(± 0.21)	(± 0.35)													
9	6	3.79	4.53	5.54	6.71	7.71	8.80	9.57	10.51	11.55												
		(± 0.15)	(± 0.09)	(± 0.09)	(± 0.20)	(± 0.17)	0.10	(± 0.19)	(± 0.23)	(± 0.21)												
10	2	4.09	4.94	5.88	6.52	7.38	8.36	9.32	10.16	10.87	11.54											
		(± 0.04)	(± 0.25)	(± 0.13)	(± 0.11)	(± 0.08)	(± 0.36)	(± 0.73)	(± 1.02)	(± 1.05)	(± 1.10)											
12	1	3.79	4.64	5.68	6.92	7.76	8.54	9.59	10.66	11.97	12.86	13.87	15.00									
		(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)									
13	1	4.10	4.85	5.68	6.30	7.29	8.69	9.56	11.24	11.90	12.92	13.65	14.11	14.68								
		(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)								
14	1	3.84	4.62	5.78	6.99	7.81	8.49	9.31	10.29	11.25	12.24	12.96	13.90	14.65	15.30							
		(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)							
16	1	3.73	4.65	5.42	6.16	7.39	8.43	9.56	10.99	11.99	12.71	13.37	14.18	15.33	16.20	16.97	17.67					
		(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)					
21	1	3.67	4.38	5.57	6.60	7.63	8.54	9.49	10.12	10.84	11.56	12.37	13.26	13.80	14.66	15.15	16.00	16.96	17.56	18.25	19.12	19.69
		(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
Promedio		3.87	4.65	5.59	6.55	7.52	8.51	9.46	10.52	11.48	12.30	13.24	14.09	14.62	15.39	16.06	16.84	16.96	17.56	18.25	19.12	19.69



Anexo IV. Promedio de la distancia desde el foco a de cada banda de crecimiento (translúcida) en cortes sagitales con luz transmitida y desviación estándar (\pm) para cada grupo con el mismo número de par de bandas en machos de *Isurus oxyrinchus* en el Océano Pacífico mexicano.

Núm. Par de bandas	Núm. Tiburones	Número de bandas de crecimiento															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
0	12																
1	2	3.85 (± 0.19)															
2	5	3.75 (± 0.18)	4.41 (± 0.28)														
3	1	3.48 (-)	4.13 (-)	4.98 (-)													
4	5	3.84 (± 0.08)	4.65 (± 0.33)	5.64 (± 0.46)	6.54 (± 0.49)												
5	4	3.85 (± 0.31)	4.61 (± 0.32)	5.41 (± 0.28)	6.31 (± 0.24)	7.23 (± 0.12)											
6	8	3.81 (± 0.18)	4.69 (± 0.29)	5.56 (± 0.26)	6.61 (± 0.14)	7.61 (± 0.14)	8.51 (± 0.18)										
7	8	3.85 (± 0.23)	4.72 (± 0.28)	5.56 (± 0.22)	6.56 (± 0.23)	7.52 (± 0.26)	8.34 (± 0.29)	9.28 (± 0.53)									
8	8	3.85 (± 0.23)	4.61 (± 0.18)	5.59 (± 0.23)	6.60 (± 0.16)	7.54 (± 0.08)	8.54 (± 0.17)	9.47 (± 0.24)	10.32 (± 0.25)								
9	3	3.98 (± 0.32)	4.73 (± 0.29)	5.55 (± 0.14)	6.53 (± 0.15)	7.58 (± 0.33)	8.50 (± 0.24)	9.52 (± 0.37)	10.52 (± 0.45)	11.37 (± 0.30)							
10	6	3.83 (± 0.42)	4.62 (± 0.36)	5.43 (± 0.21)	6.32 (± 0.34)	7.33 (± 0.45)	8.45 (± 0.37)	9.45 (± 0.33)	10.48 (± 0.28)	11.37 (± 0.27)	12.22 (± 0.20)						
11	3	3.76 (± 0.20)	4.61 (± 0.20)	5.43 (± 0.21)	6.53 (± 0.11)	7.59 (± 0.12)	8.66 (± 0.14)	9.47 (± 0.34)	10.40 (± 0.10)	11.22 (± 0.17)	12.39 (± 0.11)	13.25 (± 0.21)					
14	1	3.67 (-)	4.42 (-)	5.94 (-)	6.79 (-)	7.61 (-)	8.56 (-)	9.62 (-)	10.59 (-)	11.61 (-)	12.33 (-)	12.99 (-)	13.51 (-)	14.18 (-)	14.96 (-)		
15	1	3.82 (-)	4.65 (-)	5.40 (-)	6.20 (-)	7.06 (-)	7.96 (-)	8.79 (-)	9.47 (-)	10.04 (-)	11.10 (-)	11.79 (-)	12.44 (-)	13.05 (-)	13.57 (-)	14.10 (-)	
Promedio		3.80	4.57	5.50	6.50	7.45	8.44	9.37	10.30	11.12	12.01	12.68	12.98	13.61	14.27	14.10	15.10



