



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Edad y crecimiento del cazón de ley, Rhizoprionodon
terraenovae (Richardson, 1836), en áreas adyacentes
a la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA

Karla Celia Ruiz Álvarez de la Cuadra

DIRECTOR DE TESIS
M. en C. Javier Tovar Ávila



México, D. F.

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

<p>1.Datos del alumno</p> <p>Ruiz Alvarez de la Cuadra Karla Celia 56159369 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 094293131</p>
<p>2.Datos del tutor</p> <p>M en C Javier Tovar Avila</p>
<p>3.Datos del sinodal 1</p> <p>M en C Ma. Teresa Gaspar Dillanes</p>
<p>4.Datos del sinodal 2</p> <p>M en C José Ignacio Fernández Méndez</p>
<p>5.Datos del sinodal 3</p> <p>Biol. Ma. De Jesús Cruz Pacheco</p>
<p>6.Datos del sinodal 4</p> <p>M en C Juan Francisco Barba Torres</p>
<p>7.Datos del trabajo escrito</p> <p>Edad y crecimiento del cazón de ley <u>Rhizoprionodon terraenovae</u> (Richardson, 1836) en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México 62 p 2006</p>

Esta tesis forma parte de los proyectos de investigación del Taller
“Evaluación y Administración de Recursos Pesqueros” impartido en la
Facultad de Ciencias de la UNAM.

Dedico este trabajo especialmente a:

Daniel por dejarme ser parte de su vida.

Tania esto es por ti princesita.

A mis padres por su amor y apoyo incondicional.

Gracias.

Agradecimientos

Agradezco en especial a los siguientes por su apoyo y contribución para la realización de este trabajo:

M. en C. Javier Tovar Ávila, por guiarme, orientarme y darme la pauta para interesarme en los tiburones durante este largo tiempo.

M. en C. Ma. Teresa Gaspar Dillanes, por mostrarme mis errores y ayudar con mi formación profesional.

M. en C. José Ignacio Fernández Méndez, por ser un guía y excelente maestro en todos los problemas matemáticos, y por saber como explicar hasta las ecuaciones mas difíciles.

Bióloga Ma. de Jesús Cruz Pacheco, por brindarme su apoyo.

Al INP, por prestar sus instalaciones para la realización de este trabajo.

Al Instituto de Geología, UNAM, y en especial al Dr. Cevallos por apoyarnos con el uso de su laboratorio.

A Daniel, por ser mi motivo principal para terminar, por querer compartir su vida conmigo y darme lo mejor de la vida y el tesoro mas grande que existe en este mundo que es nuestra pequeña Tania, Los amo.

A mis padres Luis Javier y Guadalupe, por darme la vida, su amor y una educación, gracias a ustedes soy lo que soy y siempre serán un eje en mi vida, son los mejores del mundo, gracias por saber ser padres y amigos.

A mis amigos de toda la carrera, Moni, Karina, Edgar, Leonardo, Toni, Richard, a todos ustedes mil gracias por apoyarme en los momentos mas difíciles, por ser confidentes, cómplices, compañeros y saber escuchar para dar los mejores consejos.

Al Club de Verduras, por ser como son y compartir momentos de risa, chelas y rock n' roll.

A todos y cada uno de ustedes ayudaron en mi camino a este largo paso.

Gracias UNAM.

ÍNDICE

	Página
Resumen	1
I . Introducción	2
<ul style="list-style-type: none">• Importancia de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> en la pesquería.• Métodos de estimación de la edad en elasmobranquios.• El uso de las vértebras para la determinación de la edad.• Técnicas empleadas para la lectura de las bandas de crecimiento y su análisis.• Validación y verificación de la edad.• Estimación de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy (1938).• Distribución y características de la especie.	

II. Antecedentes 16

- Trabajos de edad y crecimiento en otras especies de tiburón.
- Estudios previos de edad y crecimiento en *Rhizoprionodon terraenovae*.

III. Objetivos 21

- Objetivo general.
- Objetivos particulares.

IV. Área de Estudio 22

- Golfo de México.
- Laguna de Tamiahua, Veracruz.

V. Materiales y Métodos 28

- Trabajo de campo.
- Trabajo de laboratorio.
- Determinación de la edad.

- Ajuste de la ecuación de von Bertalanffy (1938).

VI. Resultados 38

- Estimación de la edad.
- Validación de la formación de las bandas de crecimiento.
- Ajuste de la ecuación de crecimiento.
- Retrocálculo.

VII. Discusión 45

VIII. Conclusiones 52

IX. Bibliografía 54

Índice de Tablas

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de la ECVB de estudios previos en <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	20
Tabla 2. Parámetros de crecimiento de la ECVB para <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> con valores máximos y mínimos.	42
Tabla 3. Parámetros de crecimiento para las edades retrocalculadas con intervalo de confianza del 95% en organismos de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	44

Índice de Figuras

Figura 1. Partes de una vértebra.	6
Figura 2. Relación proporcional entre el radio de una escama y la longitud del pez.	10
Figura 3. Mapa de la distribución de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	12
Figura 4. Características del hocico o morro de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	13
Figura 5. Características del dorso y el abdomen.	14
Figura 6. Ubicación geográfica del poblado de Tamiahua, Veracruz.	22
Figura 7. Ubicación geográfica de la Laguna de	

Tamiahua.	26
Figura 8. Macho adulto de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> Señalando los órganos copuladores.	28
Figura 9. Organismo de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> en posición natural listo para medirse.	29
Figura 10. Medidas morfométricas obtenidas en los organismos muestreados.	29
Figura 11. Imagen de una vértebra donde se observan A. Bandas de crecimiento y B. Marca de nacimiento.	32
Figura 12. Frecuencia de la longitud de los organismos muestreados de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	38
Figura 13. Relación entre la longitud total (LT) y el radio de la vértebra (RV) de los organismos de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	39
Figura 14. Relación entre la edad y la longitud total de los organismos de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	40
Figura 15. Incremento Marginal estacional para <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	41
Figura 16. Intervalo conjunto de los parámetros k y L_{∞} obtenidos por máxima verosimilitud para <i>Rhizoprionodon</i> <i>terraenovae</i> .	42
Figura 17. Intervalo conjunto de los parámetros t_0 y L_{∞}	

obtenidos por máxima verosimilitud para <i>Rhizoprionodon</i> <i>terraenovae</i> .	43
Figura 18. Curva de crecimiento estimada para los organismos de <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> .	43
Figura 19. Curva de crecimiento para <i>Rhizoprionodon terraenovae</i> estimada mediante longitudes retrocalculadas.	44

Resumen

La edad y el crecimiento del cazón de ley, *Rhizoprionodon terraenovae*, se determinó por medio de la lectura de las bandas de crecimiento en las vértebras; correspondientes a 25 organismos muestreados durante los meses de Julio, Agosto y Diciembre del 2002 y Abril del 2004. Las muestras fueron obtenidas de organismos capturados por pescadores artesanales de Tamiahua, Veracruz, en áreas adyacentes a dicha localidad. La formación de las bandas de crecimiento se validó por medio del análisis de incremento marginal. El índice de error promedio porcentual (APE) y el coeficiente de variación (CV) fueron utilizados como índices de precisión de las lecturas de las bandas de crecimiento. Para la estimación del crecimiento se utilizó la ecuación de von Bertalanffy (ECVB). Los parámetros de la ecuación fueron calculados para sexos combinados por medio de los criterios de bondad de ajuste de máxima verosimilitud y mínimos cuadrados. Las tallas de los organismos muestreados fueron de 58–98 cm de longitud total (LT), mientras que las edades estimadas fueron de 2–9 años. Los valores del APE ($\leq 10\%$) y CV (≤ 12) indicaron una buena precisión de las lecturas de la autora, al igual que el APE ($\leq 12.5\%$) y CV (≤ 13) de un segundo lector. Los parámetros de la ECVB calculados por máxima verosimilitud y mínimos cuadrados fueron idénticos: $L_{\infty} = 77.5$ cm de LT, $k = 0.38$ y $t_0 = -7.11$ años. Estos parámetros son similares a los reportado para la especie en el noroeste del Golfo de México, pero distintos a los reportados para el norte del Golfo. Los resultados obtenidos indican que *R. terraenovae* es una especie de crecimiento rápido.

Introducción

- **Importancia de *Rhizoprionodon terraenovae* en la pesquería.**

Existen alrededor de 450 especies de elasmobranquios en el mundo (Compagno, 1999), de las cuales, aproximadamente 100 están registradas para México (Applegate *et al.*, 1979) y de estas, 40 son las más explotadas en las pesquerías (Castillo-Geniz, 1992). La pesca de tiburón en México se basa en gran proporción en la captura de organismos pequeños, generalmente menores de 1.50 m, a los cuales se les denomina “cazones”, dentro de esta categoría se encuentra el “cazón de ley”, *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson, 1836) (Márquez-Farías y Castillo-Geniz, 1998).

Durante 2003 se capturaron 26,611 toneladas de tiburón en México, de las cuales 5,651 toneladas correspondieron al litoral del Golfo de México y Mar Caribe, y 1,363 toneladas al estado de Veracruz (SAGARPA, 2004). Del total de la producción nacional de tiburón, aproximadamente 60% del volumen de la captura corresponde a tiburones grandes y 40% a cazones (D.O.F. 12-Nov-2003).

La captura de *Rhizoprionodon terraenovae* en México se realiza con distintas artes de pesca; entre las que se encuentran las que utilizan anzuelos, como el palangre y la cimbra, y las redes, como las agalleras y el chinchorro. Las especies de tiburón

son capturadas también incidentalmente en la pesca de camarón o de otros recursos pesqueros (Bonfil, 1997).

En el Golfo de México *Rhizoprionodon terraenovae* se encuentra dentro de las diez principales especies que sostienen la pesquería artesanal durante todo el año. Esta especie es muy importante para la pesquería artesanal de tiburón en el estado de Veracruz, donde ocupa el primer lugar por número de organismos capturados. En las capturas se encuentran desde recién nacidos hasta organismos completamente maduros, incluyendo hembras preñadas. La importancia de este tiburón en las capturas se debe a sus hábitos costeros y a su amplia distribución en el área (Márquez-Farías y Castillo-Geniz, 1998).

Debido a que *Rhizoprionodon terraenovae* es una de las especies más explotadas por la pesquería artesanal y que no existe a la fecha una regulación para la pesca de tiburón en México, ésta especie podría encontrarse en riesgo de ser sobre explotada (Márquez-Farías y Castillo-Geniz, 1998). Lo anterior hace indispensable determinar el grado de explotación que esta especie es capaz de soportar sin ver afectadas sus poblaciones, para lo cual es necesario conocer su estructura poblacional.

La determinación de la edad es un aspecto básico en el estudio de la estructura y dinámica poblacional de una especie, necesaria para un manejo adecuado de la pesquería (Parsons, 1985). Además, conocer la estructura poblacional favorecería

la formulación de planes de manejo pesquero de las distintas especies de tiburón que existen en México, incluyendo a *R. terraenovae*.

- **Métodos de estimación de la edad en elasmobranquios.**

La estimación de la edad de un pez es una herramienta importante en la biología pesquera, habiéndose hecho estudios en este campo desde hace 250 años. La edad ha sido descrita para algunas especies junto con las medidas de peso y longitud. Con estos datos se puede obtener información respecto a la edad de madurez y mortalidad; para esto es necesario definir un método adecuado para determinar la edad (Bagenal y Tesch, 1978).

El método más frecuentemente empleado para la determinación de la edad es la interpretación y conteo de las zonas de crecimiento formadas en las partes duras de los peces. Los primeros estudios de edad y crecimiento de este tipo se hicieron con peces óseos, utilizando las escamas u otolitos (Bagenal y Tesch, 1978). En el caso de los elasmobranquios generalmente se utilizan las vértebras y en algunas especies las espinas de las aletas dorsales.

- **El uso de las vértebras para la determinación de la edad.**

La utilización de vértebras o espinas en la mayoría de los trabajos de edad y crecimiento en elasmobranquios se debe a que estas estructuras se encuentran

calcificadas, permitiendo la formación de bandas de crecimiento (Calliet y Goldman, 2004). Ridewood (1921) describió por primera vez la depositación de sales de calcio en vértebras de tiburones y rayas (Moulton *et al.*, 1992), pero Haskell (1949) fue el primero en sugerir que estas zonas, que presentan un patrón de bandeado, podrían ser útiles para la determinación de la edad (Moulton *et al.*, 1992).

Las vértebras de los elasmobranquios están constituidas por un centro denominado foco, la superficie que va de este lugar hacia los extremos se conoce como *corpus calcareum* (Fig. 1). Al realizar un corte sagital se puede apreciar la parte interna denominada *intermedialia*. En estas zonas se observan generalmente anillos o bandas concéntricas (*annuli*). La definición de las bandas de crecimiento depende del tamaño de las vértebras y del grado de calcificación en cada especie. Estas bandas pueden ser bandas claras o translúcidas (hialinas) o bandas oscuras u opacas (Cruz-Martínez *et al.*, 2005).

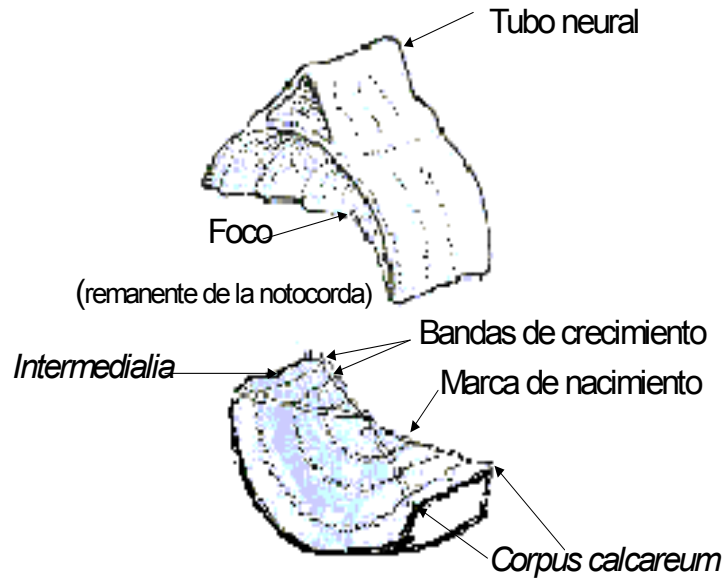


Fig. 1. Partes de una vértebra (Modificado de Tovar-Avila, 2000)

Las bandas opacas se forman generalmente durante los meses de verano, cuando hay mayor depositación de sales de calcio y fósforo, y materia orgánica, mientras que las bandas hialinas se forman durante los meses de invierno (Cailliet *et al.*, 1986), esto puede asociarse a la cantidad de alimento disponible y otros factores que afectan el crecimiento (Cailliet, 1990; Cailliet y Goldman, 2004).

También es común observar un cambio de ángulo en la parte central de la vértebra, resultado de la diferencia entre el crecimiento intrauterino y el crecimiento postnatal, a este cambio de ángulo se le denomina marca de nacimiento (Moulton *et al.*, 1992).

Algunos autores consideran que las vértebras dorsales son las mejores para observar y contar las bandas de crecimiento, ya que estas vértebras son de mayor tamaño y presentan en algunos casos un mayor número de bandas y más espaciadas, permitiendo una mejor estimación de la edad y disminuyendo el error entre las lecturas (Officer *et al.*, 1996). Sin embargo, el uso de las vértebras cervicales tiene la ventaja de que estas pueden ser obtenidas fácilmente, ya que cuando los pescadores evisceran y descabezan a los cazones estas vértebras pueden ser obtenidas sin necesidad de cortar la carne del tiburón, la cual tiene valor comercial.

- **Técnicas empleadas para la lectura de las bandas de crecimiento y su análisis.**

Además de la limpieza y secado de la vértebra, uno de los procesos más comúnmente utilizados para favorecer la observación de las bandas de crecimiento es la realización de cortes delgados sagitales para ser analizados al microscopio (Loefer y Sedberry, 2003).

Entre los diversos métodos para facilitar la observación y lectura de las bandas de crecimiento se encuentran el uso de rayos X (Cailliet y Radtke, 1987). Esta técnica ha sido utilizada desde entonces en varias especies (Wintner y Cliff, 1999) pero tiene algunas limitaciones como el costo del material y la disponibilidad del equipo.

Otros autores recomienda estudios histológico de las vértebras (Ishiyama, 1951 en: Moulton *et al.*, 1992). También se han realizado impregnaciones de las vértebras con diversos colorantes, como la zilina (Daibier, 1960 en: Moulton *et al.*, 1992), el rojo de alizarina (La Marca, 1966; Alcántara-Zavala, 2003; Cruz-Martínez *et al.*, 2005), cristal violeta (Alcántara-Zavala, 2003; Cruz-Martínez *et al.*, 2005), nitrato de plata (Stevens, 1975; Cailliet *et al.*, 1983; Parsons, 1983, Cruz-Martínez *et al.*, 2005), o nitrato de cobalto y sulfato de amonio (Hoening y Brown, 1988). Estas técnicas de tinción tienen la conveniencia de ser rápidas y simples.

- **Validación y Verificación de la edad.**

La validación de la edad es la conclusión de probar la depositación periódica de las bandas de crecimiento (Moulton *et al.*, 1992), pudiendo ser realizada mediante métodos directos, como la técnica de recaptura de organismos inyectados con oxytetraciclina (OTC) (Cailliet y Goldman, 2004), o mediante métodos indirectos, como el análisis de incremento marginal (IM). El análisis de IM permite estimar el crecimiento de la periferia de la vértebra a lo largo de un ciclo anual. Esta técnica fue usada con resultados favorables para *Carcharodon carcharias* (Wintner y Cliff, 1999), para *Carcharhinus longimanus* (Lessa Mercante y Paglerani, 1999) y para *Carcharias taurus* (Musick, 1994 en: Natanson *et al.*, 2002).

Algunos autores consideran que el IM es solamente un método de verificación (Cailliet y Goldman, 2004), sin embargo, otros indican que esta técnica permite

validar la periodicidad y estacionalidad de la formación de las bandas de crecimiento, no así de la edad absoluta de los organismos (Campana, 2001), siendo un método confiable en el caso de organismos con crecimiento rápido.

La verificación de la edad, por otra parte, es el proceso de confirmar una edad estimada (Moulton *et al.*, 1992). Esta puede ser realizada mediante el uso conjunto y comparación de diversos métodos de estimación de edad indeterminados (Cailliet y Goldman, 2004).

Uno de los métodos más comúnmente empleados para reducir el sesgo en las longitudes de los organismos muestreados es el análisis de retrocálculo (Campana, 2001). El retrocálculo se basa en la hipótesis de que las estructuras duras guardan la proporción del cuerpo al crecer, existiendo una relación entre la longitud del tiburón con sus vértebras o del pez con sus escamas (Fig. 2). De igual manera, existe una relación entre la distancia del foco a cada banda de crecimiento (Cailliet y Goldman, 2004) y la longitud del organismo al momento de formarse esa banda. De esta forma, la vértebra describe la historia de crecimiento de un tiburón, permitiendo estimar las longitudes a las edades previas para cada individuo muestreado.

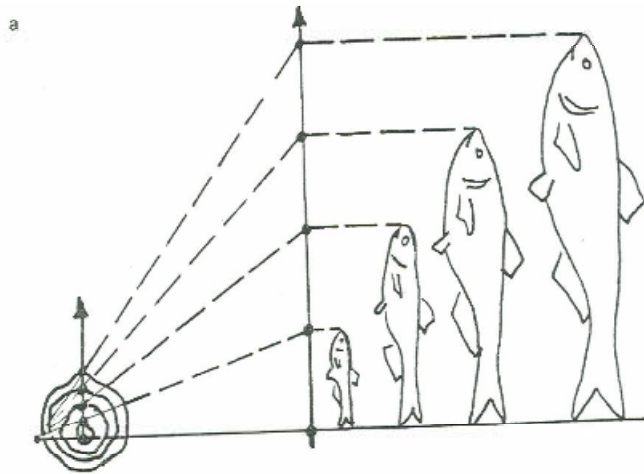


Fig. 2. Relación proporcional entre el radio de una escama y la longitud del pez
(Tomada de Gallucci *et al.*, 1996).

El retrocálculo no corrobora ninguna interpretación de la edad, sólo muestra la consistencia de la interpretación de la secuencia en los incrementos de crecimiento (Campana, 2001). Este análisis se puede utilizar en muestras pequeñas y que no sean periódicas (Cailliet y Goldman, 2004), generando una secuencia de longitudes a edades determinadas para estimar los parámetros de una curva de crecimiento (Wintner y Cliff, 1999).

Para el retrocálculo existen varias fórmulas dependiendo si la vértebra guarda una relación lineal con la longitud del pez, como las propuestas por Lea (1910) y Lee (1920), modificadas por Francis (1990) (Gallucci *et al.*, 1996) de igual manera se aplican ciertas formulas cuando la relación es no lineal (Gallucci *et al.*, 1996).

- **Estimación de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy.**

Para el análisis de poblaciones conviene determinar el crecimiento somático de los peces en forma de una expresión matemática, que pueda ser incorporada con facilidad en las expresiones que estimen el rendimiento o crecimiento poblacional (Gulland, 1971). Aunque para describir el crecimiento somático se han utilizado distintos modelos, la mayoría de los trabajos han empleado la ecuación de tres parámetros de von Bertalanffy (1938) (Haddon, 2001). El modelo de crecimiento de von Bertalanffy genera una estimación del tamaño asintótico máximo del cuerpo (L_{∞}), un coeficiente de crecimiento (k) y la edad teórica a la longitud cero (t_0) (Cailliet y Goldman, 2004). El ajuste del modelo se puede hacer por mínimos cuadrados o por máxima verosimilitud (Haddon, 2001).

- **Distribución y características de la especie.**

Existen en México dos especies del género *Rhizoprionodon*, una de ellas es *R. terraenovae*, conocida como “cazón de ley”, y la otra es *R. longurio*, conocida como “cazón bironche”. Esta última especie se distribuye en el Océano Pacífico desde el sur de California hasta Perú (Compagno, 1984), mientras que *R. terraenovae* se distribuye en el Océano Atlántico, desde New Brunswick, Canadá, hasta las costas de Brasil, incluyendo el Golfo de México (Compagno, 1988; Guitart-Manday, 1998) (Fig. 3).



Fig. 3. Mapa de distribución de *Rhizoprionodon terraenovae*
(Tomada de la página del Museo de Historia Natural de Florida).

Rhizoprionodon terraenovae pertenece a la familia Charcharhinidae, su clasificación taxonómica de acuerdo con Compagno (1988) es la siguiente:

- Clase: Chondrichthyes
- Subclase: Elasmobranchii
- Cohorte: Euselachii
- Subcohorta: Neoselachii
- Orden: Carcharhiniformes
- Familia: Carcharhinidae (Compagno, 1970)
- Género: *Rhizoprionodon* (Whitley, 1929)
- Especie: *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson, 1836)

Rhizoprionodon terraenovae es conocida comúnmente como cazón caña hueca, tripa, tutzun o cazón de ley, dependiendo de la zona (Marín-Osorno, 1992).

La longitud del hocico o morro de este tiburón es mayor que el ancho de la boca, presentando pliegues labiales superiores muy largos (Fig. 4).

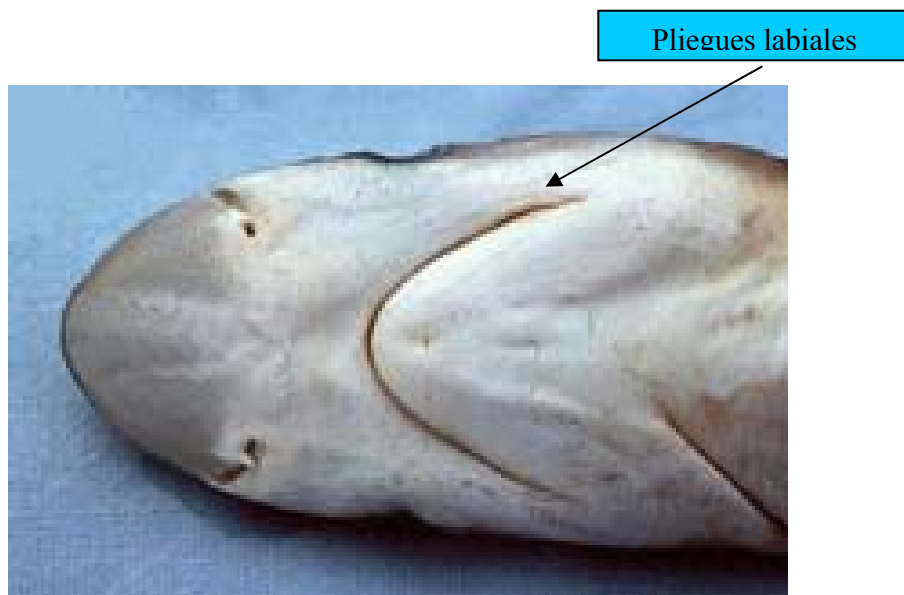


Fig. 4. Características del hocico o morro de *Rhizoprionodon terraenovae*
(Tomada de la página del Museo de Historia Natural de Florida).

El origen de la segunda aleta dorsal se encuentra a la altura de la mitad de la base de la aleta anal, o frente a la inserción de esta. Las aletas pectorales frecuentemente presentan márgenes blancos, mientras que la primera y segunda aletas dorsales pueden tener puntas oscuras (Guitart-Manday, 1998). El dorso es gris a gris-café ornamentado con manchas blancas pequeñas y vientre blanco en los adultos (Fig. 5).



Fig. 5. Características del dorso y el abdomen de *Rhizoprionodon terraenovae*
(Tomada de la página del Museo de Historia Natural de Florida).

Los dientes de *Rhizoprionodon terraenovae* son triangulares oblicuos, con una muesca pronunciada en sus márgenes externos y con serraciones marcadas en el caso de los adultos (Marín-Osorno, 1992). Su fórmula dental es 11 a 13-1-12 a 13/12 a 12-12 a 13 (Guitart-Manday, 1998). Tienen de 58–66 vértebras precaudales y de 124–144 vértebras en toda la columna vertebral (Springer, 1964, *en*: Guitart-Manday, 1998).

Los organismos de esta especie miden alrededor de 30 cm de longitud total (LT) al nacer y cerca de 80 cm de LT cuando alcanzan la madurez. Los adultos no exceden 110 cm de LT como talla máxima (Marín-Osorno, 1992; Guitart-Manday, 1998).

Rhizoprionodon terraenovae es un organismo vivíparo placentario con reproducción anual y un periodo de gestación aproximado de 11 meses (Loefer y Sedberry,

2003). El periodo de alumbramiento de este tiburón es durante los meses de mayo y julio (Márquez-Farias y Castillo-Géniz, 1998), teniendo de cuatro a siete crías por camada (Loefer y Sedberry, 2003). Principalmente se alimenta de camarones, cangrejos, moluscos y peces pequeños (Márquez-Farias y Castillo-Géniz, 1998; Loefer y Sedberry, 2003).

Debido a las características biológicas e importancia de *Rhizoprionodon terraenovae* en la pesquería artesanal de Golfo de México, particularmente en el estado de Veracruz, es necesario realizar estudios relacionados con su dinámica poblacional, siendo conveniente para ello la determinación de su edad y crecimiento.

Antecedentes

- **Trabajos de edad y crecimiento en otras especies de tiburón.**

Diversos autores han llevado a cabo estudios de edad y crecimiento para algunas de las especies más importantes de la pesquería mundial. Algunas de las especies para las que se ha determinado la edad y crecimiento con base en estructuras calcificadas son: *Squalus acanthias* (Holland, 1957 en: Cailliet *et al.*, 1983), *Negaprion brevirostris* (Gruber y Stout, 1983), *Triakis semifasciata* (Smith, 1984), *Carcharhinus porosus* (Lessa y Mercante-Santana, 1998), *Carcharodon carcharias* (Wintner y Cliff, 1999), *Galeocerdo cuvier* (Natanson *et al.*, 1999), entre otras (Cailliet y Goldman, 2004). La mayoría de estos trabajos se han realizado en Estados Unidos, Japón, China, Canadá, Reino Unido y Australia. En México y América Latina estos trabajos son muy escasos (Bonfil, 1997).

En México han sido publicados los estudios de crecimiento de *Carcharhinus falciformis* (Bonfil *et al.*, 1993), *Rhizoprionodon terraenovae* (Márquez-Farías y Castillo-Geniz, 1998), *Sphyrna lewini* (Anislado-Tolentino y Robinson-Mendoza, 2001) y *Carcharhinus leucas* (Cruz-Martínez, 2005). Otras especies que han sido estudiadas son *Carcharhinus limbatus* (Tovar-Ávila, 2000) e *Isurus oxyrinchus* (Ribot-Carballal, 2002).

Para algunas especies sin embargo, no es posible determinar la edad por medio del conteo de los anillos de crecimiento, como en el caso de *Squatina californica*, la cual al momento de nacer ya cuenta con 6 o 7 bandas en la vértebra, no siendo marcas anuales (Natanson y Cailliet, 1990).

- **Estudios previos de edad y crecimiento en *Rhizoprionodon terraenovae*.**

Se han realizado diversos estudios de edad y crecimiento para poblaciones de *Rhizoprionodon terraenovae* en el norte del Golfo de México, entre ellos los de Parsons (1985), Branstetter (1987), Márquez-Farías y Castillo-Geniz (1988), Loefer y Sedberry (2003) y Carlson y Baremore (2003).

Parsons (1985) en su trabajo obtuvo muestras durante el mes de Junio para incluir en este estudio a los tiburones más pequeños, ya que el periodo de alumbramiento es entre Mayo y Julio. Durante sus muestreos encontró organismos entre 32 y 37 cm LT. Los organismos capturados fueron separados en dos grupos, un primer grupo (edad 0) con talla promedio de 58 cm de LT y 1.2 kg de peso. Un segundo grupo (edad 1) con talla promedio de 76.6 cm de LT y 1.8 kg de peso. Los organismos del grupo de edad 0 fueron considerados como juveniles, mientras que los organismos del grupo de edad 1 fueron considerados como subadultos. Este autor menciona sin embargo que no existen diferencias significativas en el

crecimiento entre juveniles y subadultos porque ambos presentan un crecimiento muy rápido.

Branstetter (1987) utilizó organismos neonatos de *Rhizoprionodon terraenovae*, *Carcharhinus plumbeus* y *C. limbatus* para validar la edad manteniéndolos en cautiverio a lo largo de año y medio, e inyectándolos con OTC. Este autor corroboró el trabajo de Parsons (1985), señalando que la formación de las bandas de crecimiento en *R. terraenovae* es anual. Branstetter menciona que los organismos inyectados presentaron un mayor crecimiento durante los meses de octubre y diciembre y la edad máxima estimada fue de 10 años. Los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy (ECVB) estimados por este autor se presentan en la Tabla 1.

Márquez-Farías y Castillo-Geniz (1988) llevaron a cabo un estudio de la estructura de edades de *Rhizoprionodon terraenovae* en el norte del Golfo de México utilizando el método de Bhattacharya (1967) y empleando los datos de Branstetter (1987). En este estudio obtuvieron tallas para cada edad. Para los organismos de un año determinaron una LT promedio de 59.53 cm (+/- 3.29 cm) y para los organismos de dos años de edad una LT promedio de 72.55 cm (+/- 5.91); mencionan también que el grupo de tres años de edad no puede ser separado mediante este método.

Loefer y Sedberry (2003) utilizaron la ECBV para describir el crecimiento de machos y hembras de *Rhizoprionodon terraenovae* por separado, en las costas de Virginia y el noreste de Florida, Estados Unidos. Los parámetros de crecimiento de la ECBV obtenidos fueron similares a los de Branstetter para el Norte del Golfo de México (1987) (Tabla 1). Estos autores mencionan que los valores obtenidos para t_0 son razonables, ya que el periodo de gestación reportado es de 11 meses.

Carlson y Baremore (2003) emplearon igualmente la ECBV para sexos combinados, en las cercanías de Galveston Bay, Texas y Panama City, Florida, Estados Unidos. Estos autores hacen una comparación entre organismos muestreados durante el año de 1984 y organismos muestreados en el año 2001, observando que los organismos muestreados en 2001 crecen mas rápido y alcanzan tallas menores que los muestreados en 1984 (Tabla 1). Esta diferencia es atribuida a un fenómeno de compensación, ya que al presentar tallas menores existe menos competencia intraespecífica por el alimento. Mencionan asimismo que *Rhizoprionodon terraenovae* tiene un crecimiento rápido en las etapas juveniles.

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de la ECBV de estudios previos en *Rhizoprionodon terraenovae* en el Norte del Golfo de México.

Referencia	L ∞ (cm)		t $_0$		k		Edad de Madurez (años)	
	H	M	H	M	H	M	H	M
Parsons (1985)	92.5*		-2.01*		0.53*		2.4-3.9	2.4-3.4
Branstetter (1987)	108.0*		-0.99*		0.36*		4.0	3.0
Loefer y Sedberry (2003)	74.9	74.5	-0.94	-0.91	0.49	0.50	2.2-2.5	2.4-2.6
Carlson y Baremore (2003)/1984	110.8*		-0.86*		0.39*		2.3*	
Carlson y Baremore (2003)/2001	94.0*		-0.88*		0.73*		1.4*	

*Valores para sexos combinados.

Objetivos

Objetivo General

- Determinar la estructura de edades y el crecimiento de *Rhizoprionodon terraenovae* en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México.

Objetivos Particulares

- Estimar la edad de la especie por medio de la lectura de las bandas de crecimiento en las vértebras.
- Estimar la precisión de las lecturas de las bandas de crecimiento.
- Validar de manera indirecta la formación de las bandas de crecimiento.
- Estimar los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy.
- Estimar las longitudes pretéritas a cada edad.

Área de Estudio.

En el presente trabajo se emplearon organismos capturados por la pesquería artesanal que opera frente a las costas de la Laguna de Tamiahua, Veracruz. Las capturas son desembarcadas en las bodegas de los permisionarios que se ubican en el poblado de Tamiahua, en la parte sur de la laguna (Fig. 6).



Fig. 6. Ubicación geográfica del poblado de Tamiahua, Veracruz.

- **Golfo de México.**

El Golfo de México se extiende entre los 98° y 80° de longitud oeste y los 18° y 30° de latitud norte. El Golfo es una cuenca aislada del Mar Caribe por un umbral con profundidad aproximada de 2,500 m, con regiones muy profundas mayores a 3,400 m y una extensión de 1,768,000 km² de área total (De la Lanza, 1991).

La parte norte del Golfo de México pertenece a la zona económica exclusiva de Estados Unidos, donde la plataforma continental está ampliamente desarrollada. En la parte sur se encuentra la zona económica exclusiva de México, donde la plataforma continental es muy estrecha, con excepción de la península de Yucatán donde se localiza el límite geológico sur de la cuenca (De la Lanza, 1991).

La costa del Golfo de México puede ser dividida en siete provincias con base de los rasgos geológicos y geomorfológicos; la provincia que corresponde al área de estudio comprende desde la desembocadura del Río Bravo, Tamaulipas, hasta Punta Delgada, Veracruz, con una longitud aproximada de 700 Km. Considerada una costa de mar marginal protegida por los arcos insulares del Caribe y Cuba, esta provincia presenta costas primarias por depositación sub-área, como en el caso de la Laguna Madre (Tamaulipas), y costas secundarias por depositación marina que dan origen a la formación de costas de barrera, como en el caso de la Laguna de Tamiahua, Veracruz (De la Lanza, 1991).

La extensión de la plataforma continental en el paralelo 23 es de 33–37 km con pendiente de 1° a 2° hacia San Andrés Tuxtla, donde disminuye hasta 6–16 km con pendiente de 2°. Los sedimentos en esta parte del Golfo de México van desde arenosos en la zona cercana a la costa a limos y arcillas en zonas de mayor profundidad. Todos estos sedimentos son acarreados por las corrientes y descargas fluviales, así como por la presencia de los sistemas arrecifales (De la Lanza, 1991).

El Golfo de México esta influenciado por diversas corrientes marinas que modifican la temperatura y salinidad. La Corriente de Lazo formada por el flujo de aguas cálidas y salinas del Caribe penetra al Golfo de México por el Canal de Yucatán. Esta corriente forma un remolino anticiclónico al noroeste de la Laguna de Tamiahua y un remolino ciclónico en la Bahía de Campeche (De la Lanza, 1991).

La temperatura y la salinidad en el Golfo se ven afectadas también por el cambio de estaciones a lo largo del año, por la presencia de los ríos en algunas áreas y por los “nortes”.

Los “nortes” son vientos generados por frentes fríos provenientes del Polo Norte, generalmente se presentan de noviembre a marzo, siendo los más fuertes de diciembre a febrero; con una duración promedio de dos días, pueden permanecer hasta cuatro días. Durante el invierno se presentan las temperaturas mas bajas del agua, resultado de dichos “nortes”.

Al norte del Golfo la temperatura superficial es de 19–20°C en promedio. La temperatura superficial de las regiones este y oeste del Golfo de México entre julio y septiembre mantienen una temperatura de 29°C pero entre diciembre y abril la región oeste tiene en promedio 4°C menos que la región este (De la Lanza y Gómez, 2005).

Durante el invierno (enero) la temperatura superficial en el área entre la zona de descarga del río Bravo y la Laguna Madre es de 12°C. En la región noroeste hacia el interior de la plataforma continental en un área aproximada de 110 km la temperatura es de 10°C (De la Lanza y Gómez, 2005).

Entre Tuxpan y Tampico hay un incremento abrupto para llegar a los 22°C frente a Tamiahua, como resultados de los flujos baroclínicos de la zona de transición de giros anticiclónicos y ciclónicos. Esta temperatura decrece a 17°C frente al río Tuxpan, causada por la intromisión de la masa de agua del Golfo; en Veracruz la temperatura de las aguas costeras es de 22°C aproximadamente (Caso *et al.*, 2005).

Las mareas en la mayor parte del Golfo de México son de tipo diurno con algunas regiones de mareas mixtas como al noreste y noroeste del Golfo (Plataforma de Texas-Louisiana y Florida) para la sonda de Campeche hay componentes semidiurnos. Los valores más altos del nivel del mar están reportados para Coatzacoalcos, Veracruz (189 a 213 cm) durante todo el año (De la Lanza, 1991).

- **Laguna de Tamiahua.**

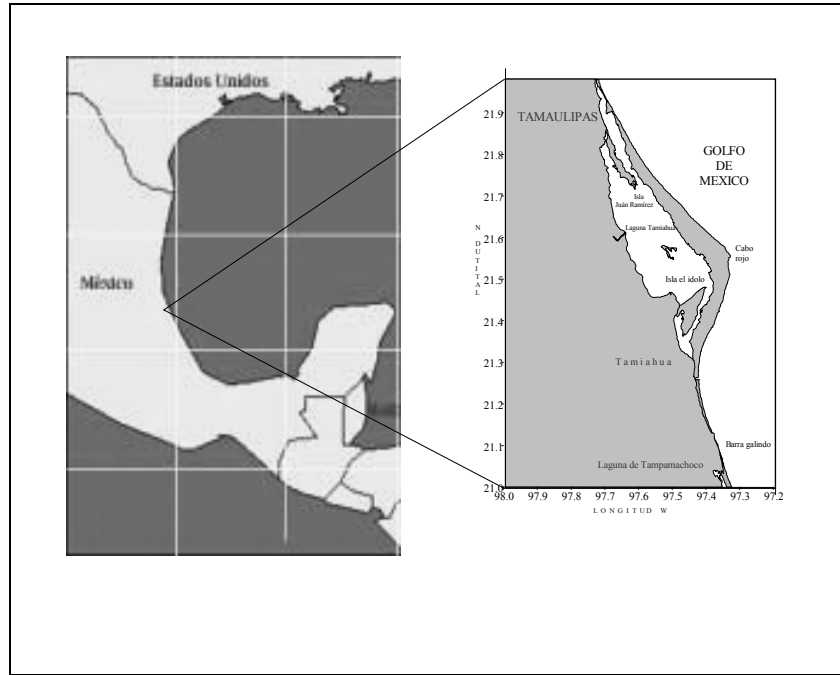


Fig. 7. Ubicación de la Laguna de Tamiahua.

La Laguna de Tamiahua se ubica en la porción occidental de las costas del Golfo de México, entre las coordenadas 21° 06' y 21° 09' latitud Norte y 97° 46' y 98° 0' longitud oeste (Fig. 7). La Laguna tiene una longitud de 85 Km y una anchura máxima de 18 Km; ocupa un área de 880 Ha aproximadamente; por su extensión es la tercera más grande del país. La temperatura máxima registrada dentro de la laguna es de 31°C, una mínima de 21°C, con una salinidad mínima de 16‰ y máxima de 37‰ (Contreras-Espinosa, 1993).

En la zona el clima es cálido extremoso con una media de 23°C, con una precipitación pluvial media anual de 1,500 mm (Contreras-Espinosa, 1993).

Frente a la costa se encuentra una barrera de arrecifes coralinos en el subsuelo de Cabo Rojo, a 12.5 m de profundidad. El suelo está compuesto por arena cuarcítica existen también evidencias de arrecifes muertos dentro y fuera de la laguna (Contreras-Espinosa, 1993). Actualmente cuenta con dos bocas: una artificial al norte del sistema llamada “Boca de Tampachichi”, de 200 m de ancho aproximadamente y otra al sur llamada “Boca de Corazones” (Vázquez-Yáñez, 1971).

La vegetación de esta zona se compone principalmente de manglar *Rhizophora mangle*, *Avicennia nitida*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus*; en las playas se encuentran algunas especies de los géneros *Ipomea*, *Craton*, *Coccoluba* y *Rondia* (Vázquez-Yáñez, 1971).

Materiales y Métodos.

- **Trabajo de campo**

Los organismos utilizados en el presente estudio fueron capturados por pescadores artesanales de Tamiahua, Veracruz. Los muestreos se realizaron durante los meses de Julio, Agosto y Diciembre del 2002 y Abril del 2004, lo cual es equivalente a tres muestreos estacionales (primavera, verano, invierno). Los cazones se obtuvieron con palangres con anzuelos de los números 7 y 8, a una profundidad aproximada de 35 brazas. Los organismos de la especie en estudio fueron identificados al ser desembarcados empleando las “Claves para la Determinación de los Tiburones del Golfo de México” (Marín-Osorno, 1992). Para la identificación del sexo se consideró la presencia de los órganos copuladores (gonopterigios o claspers) en los machos (Fig. 8).



Fig. 8. Macho adulto de *Rhizoprionodon terraenovae*. La flecha señala los órganos copuladores (claspers o gonopterigios) (Tomada de la página del Museo de Historia Natural de Florida).

La longitud total (LT) fue tomada en centímetros con ayuda de una cinta métrica, desde la punta del hocico hasta la punta de la aleta caudal, colocando al organismo en posición natural de manera horizontal en el piso (Fig. 9).



Fig. 9. Organismo de *Rhizoprionodon terraenovae* en posición natural listo para medirse

(Foto: Teresa Gaspar-Dillanes)

De igual manera, la longitud del clasper (LC) fue tomada con ayuda de una cinta métrica, desde la unión de la aleta pélvica con el clasper hasta la punta del mismo (Fig. 10).

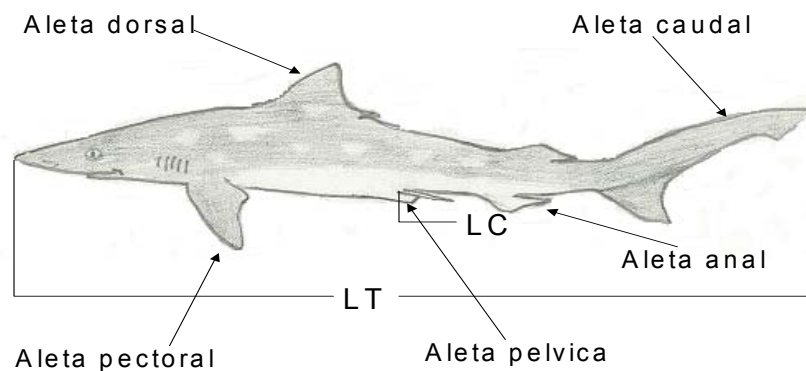


Fig.10. Medidas morfométricas obtenidas en los organismos muestreados.

El peso eviscerado se tomó una vez que el organismo había sido medido empleando una balanza romana (+/- 50 gr).

Una vez obtenidos los datos de peso y longitud se realizó la extracción de las vértebras haciendo una pequeña incisión con un cuchillo por debajo de la primera aleta dorsal. Se extrajeron de una a tres vértebras, mismas que fueron etiquetadas con los datos del organismo correspondiente.

Las vértebras fueron colocadas en frascos con alcohol isopropílico al 70% (Branstetter y Mc Earchran, 1986), para proceder después con la limpieza de las mismas en el laboratorio.

- **Trabajo en laboratorio**

Una vez en el laboratorio el músculo y cartílago circundante fueron removidos mecánicamente con ayuda de un cuchillo y pinzas. Los restos de tejido se eliminaron sumergiéndolas en una solución de hipoclorito de sodio al 5.0% de 10 a 40 minutos dependiendo del tamaño de la vértebra. En algunos casos hubo necesidad de dejarlas en la solución de hipoclorito de sodio hasta 90 minutos verificando los tiempos para evitar la descalcificación de la vértebra.

Las vértebras se dejaron secar para posteriormente realizar cortes sagitales de las mismas. Los cortes fueron obtenidos con una cortadora Isomet con disco de borde diamantado marca BUEHLER de 10.16 cm (4") de diámetro x 0.3 mm (0.012") de espesor, logrando un corte con la forma de un reloj de arena de 500 micras de grosor aproximadamente. Simpfendorfer (1993) menciona que lo mas adecuado es un corte de 200 a 400 micras, por lo que los cortes se fijaron en un portaobjetos con resina acrílica para lijarlos y hacerlos lo suficientemente delgados, finalmente se recubrieron con la resina acrílica con el fin de proteger las muestras y facilitar la lectura.

- **Determinación de la edad**

Los cortes se leyeron en un microscopio estereoscópico (o de disección) con luz transmitida (x6.4-x16). Las lecturas de las bandas de crecimiento (Fig. 11) fueron realizadas por más de una persona, una de ellas con experiencia en el tema. Las lecturas se repitieron tres veces con un periodo de tiempo entre cada una y sin conocimiento previo de la LT de los organismos.

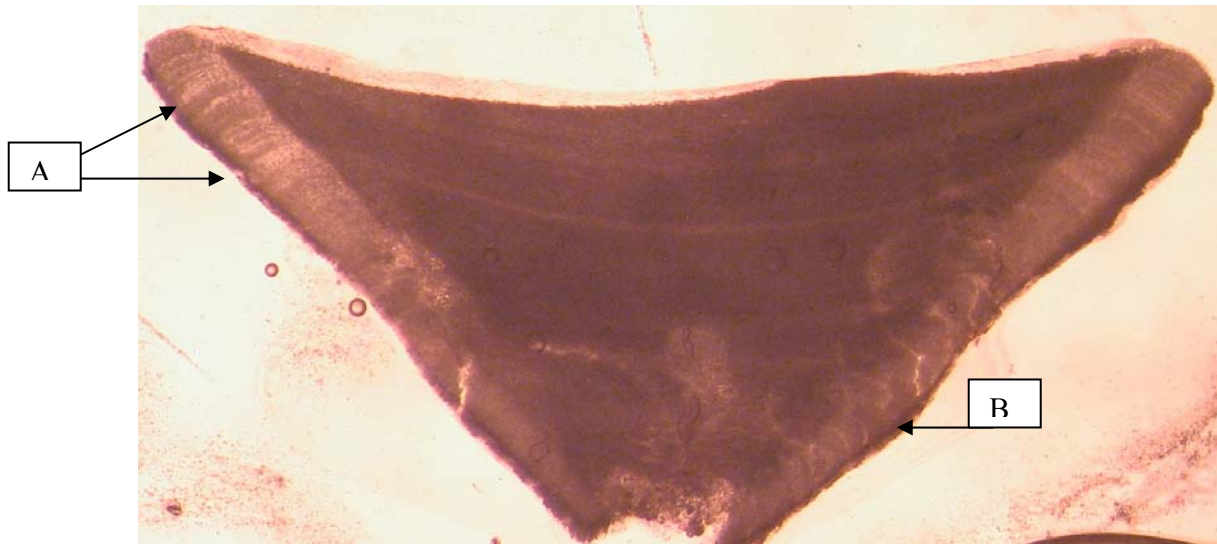


Fig.11. Imagen de una vértebra donde se observan: A. Bandas de crecimiento y B. Marca de nacimiento.

Las lecturas incluyeron la primer banda después de la marca de nacimiento. Un par de bandas (opaca y hialina) se consideró como una banda de crecimiento. Las bandas fueron consideradas únicamente si abarcaban todo el *corpus calcareum* e *intermedialia*, de no ser así se consideró como una banda falsa.

La precisión de las lecturas se calculó mediante el índice de error promedio porcentual (APE= Average Percentage Error) descrito por Beamish y Fournier (1981) cuya fórmula es la siguiente:

$$APE = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{j=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right] \times 100$$

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

De igual forma se calculó el coeficiente de variación (CV) propuesto por Chang (1982) (Campana, 2001).

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

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

El radio de la vértebra (RV) se obtuvo con ayuda de una reglilla, con el fin de estimar la relación entre el radio vertebral y la LT del tiburón. Asimismo se midió el radio de cada banda de crecimiento.

La validación de la formación de las bandas de crecimiento se realizó por medio del análisis de incremento marginal (IM) (Gallucci *et al.*, 1996), mediante la fórmula:

$$IM = \frac{(R - r_i)}{(r_i - r_{i-1})}$$

donde R es el radio total de la vértebra y r_i y r_{i-1} son los radios del último y penúltimo anillo respectivamente.

El IM se consideró como validación por ser un método confiable en el caso de organismos con crecimiento rápido (Campana, 2001), además de que se ha empleado anteriormente para *Rhizoprionodon terraenovae* (Loefer y Sedberry, 2003).

Las longitudes pretéritas se obtuvieron mediante un análisis de retro-cálculo, para lo cual se utilizó la fórmula propuesta por Fraser-Lee (1920) (Gallucci *et al.*, 1996):

$$Li = \frac{Si}{Sc} Lc$$

donde Li es la longitud pretérita del organismo a la edad i , Si es la longitud del foco a la banda formada en la vértebra a la edad i , y Lc y Sc son las longitudes del organismo al momento de la captura y del foco al último anillo formado al momento de la captura respectivamente.

- **Ajuste de la ecuación de von Bertalanffy (1938)**

Para describir el crecimiento se utilizó la ecuación de von Bertalanffy (ECVB):

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

donde L_∞ es la longitud máxima teórica, k es la constante de crecimiento y t_0 es la edad teórica a la que el individuo tiene longitud cero (Haddon, 2001).

Para la estimación de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy se utilizó el criterio de bondad de ajuste de máxima verosimilitud por medio de los métodos de búsqueda automatizada y búsqueda gráfica (Haddon, 2001). El primer método consiste en la utilización de un algoritmo de maximización de una función objetivo (la función de verosimilitud), mediante la modificación de los valores de los parámetros del modelo, utilizando la herramienta "solver" contenida en el Excel (Microsoft, 2001) para obtener el valor máximo de la función de verosimilitud. El método de búsqueda gráfica consiste en generar una superficie de respuesta de la función de verosimilitud para combinaciones de los parámetros del modelo (Haddon, 2001).

La función de máxima verosimilitud utilizada en el ajuste asume una distribución normal, que de acuerdo con Haddon (2001) es la mas comúnmente encontrada en los residuales de las estimaciones de crecimiento. La desviación estándar de los residuales se estimó como la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado (diferencias entre los datos observados y la predicción del modelo dividida entre el número de datos) (Haddon, 2001).

Los parámetros del modelo también se obtuvieron mediante el programa FISHPARM (Prager *et al.*, 1987). Este programa utiliza el criterio de bondad de ajuste de mínimos cuadrados, asumiendo una distribución normal de los residuales, con una misma desviación estándar al ajuste realizado por máxima verosimilitud.

Los intervalos de confianza (95%) de los parámetros se calcularon mediante el método de Venzon y Moolgavkar (1988) presentado en Haddon (2001), cuya fórmula es:

$$LL(\theta) = LL(\theta)_{MAX} - \frac{\chi_{gL,1-\alpha}^2}{2}$$

donde LL es el logaritmo de verosimilitud, $LL\theta$ es el logaritmo de verosimilitud que encierra el intervalo de confianza conjunto del 95%, $LL(\theta)_{MAX}$ el logaritmo de la máxima verosimilitud obtenida en el proceso de ajuste; siendo $\chi_{gL,1-\alpha}^2 = \chi^2$ el valor de la distribución para un valor de $\alpha = 0.05$, y grados de libertad igual al número de parámetros del modelo.

Los intervalos de confianza conjunta del 95% se muestran también en los gráficos de contornos de la superficie de respuesta de la función de verosimilitud, para

pares de parámetros que encierra valores iguales o mayores al resultado dado por esta última ecuación.

Resultados

Los organismos muestreados de *Rhizoprionodon terraenovae* presentaron longitudes de 59–98 cm de LT (Fig. 12), de los cuales 16 fueron hembras y 9 machos.

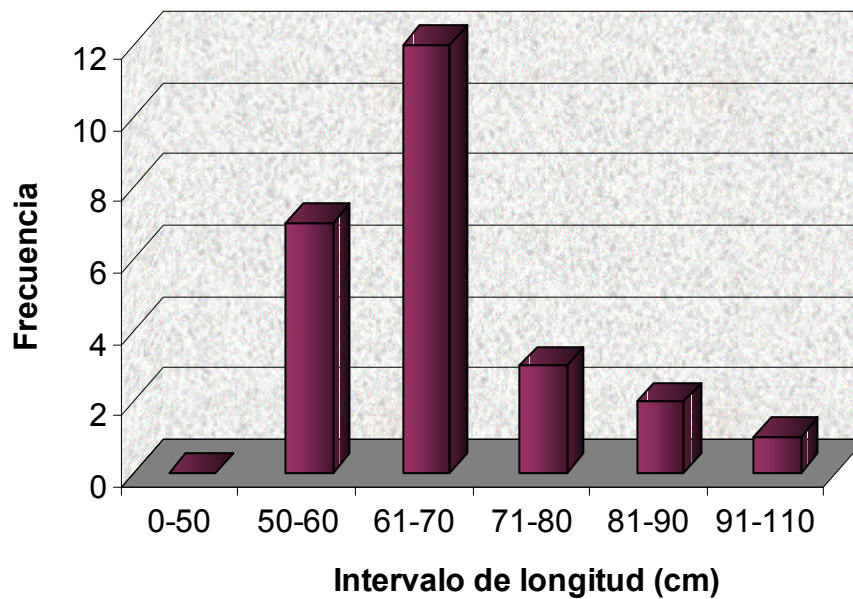


Fig. 12. Frecuencia de longitud de los organismos de *Rhizoprionodon terraenovae* muestreados en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz.

La relación entre la LT y el radio de la vértebra de los organismos fue lineal con una $r^2= 0.6181$ (Fig. 13), lo que indica que las vértebras y el cuerpo del organismo crecen proporcionalmente.

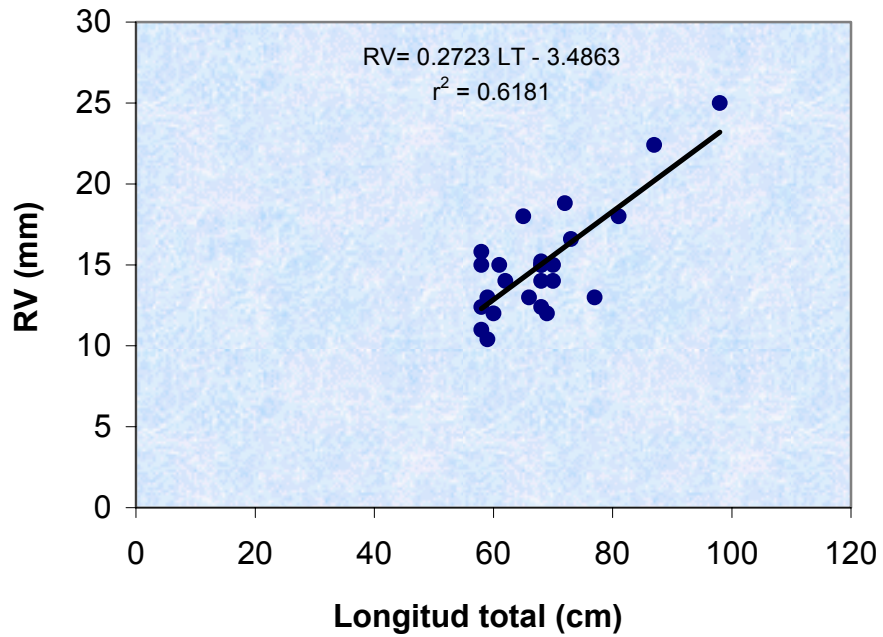


Fig.13. Relación entre la longitud total (LT) y el radio de la vértebra (RV) de los organismos de *Rhizoprionodon terraenovae* muestreados en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz.

- **Estimación de la edad**

A partir de la lectura de las bandas de crecimiento en las vértebras de *Rhizoprionodon terraenovae* se determinaron edades de 2 a 9 años en los organismos muestreados (Fig. 14).

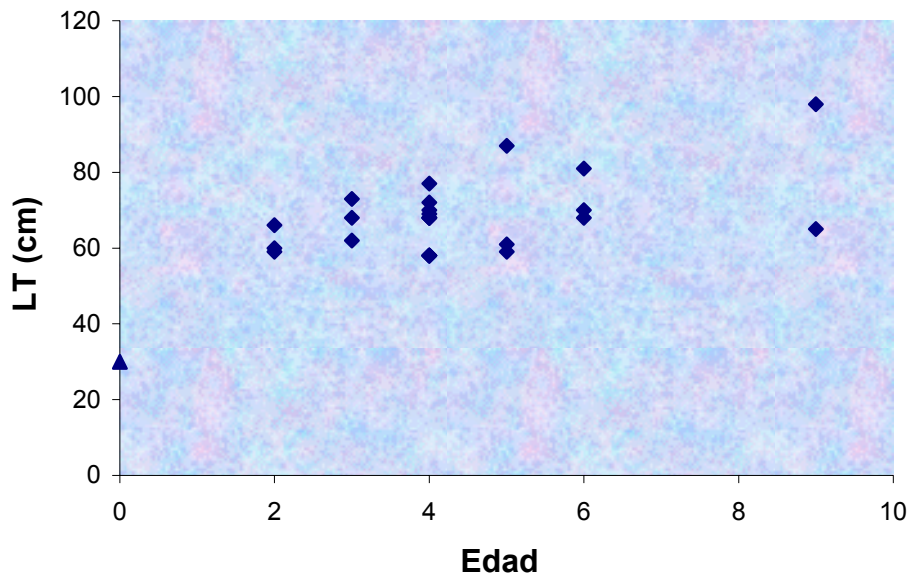


Figura 14. Relación entre la edad y la longitud total en organismos de *Rhizoprionodon terraenovae* muestreados en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz. ▲ es la longitud del organismo al momento de nacer (Marín-Osorno, 1992).

El APE estimado para las tres lecturas de la autora fue de 10%, para la primera y segunda lecturas fue de 5.9% y para la segunda y tercer lecturas fue de 4.1%. El APE para las tres lecturas del segundo lector fue de 12.5%. El CV estimado para las tres lecturas del primer lector fue de 12, para la primera y segunda lecturas fue de 7.5 y para la segunda y tercer lecturas fue de 5.8. El CV para las tres lecturas de un segundo lector fue de 13.

- **Validación de la formación de las bandas de crecimiento.**

El análisis de IM mostró un periodo de crecimiento de las vértebras mayor durante el invierno; sin embargo, la desviación estándar en este periodo (1.31) fue también mayor (Fig. 15). El valor de la desviación estándar en verano fue de 0.24.

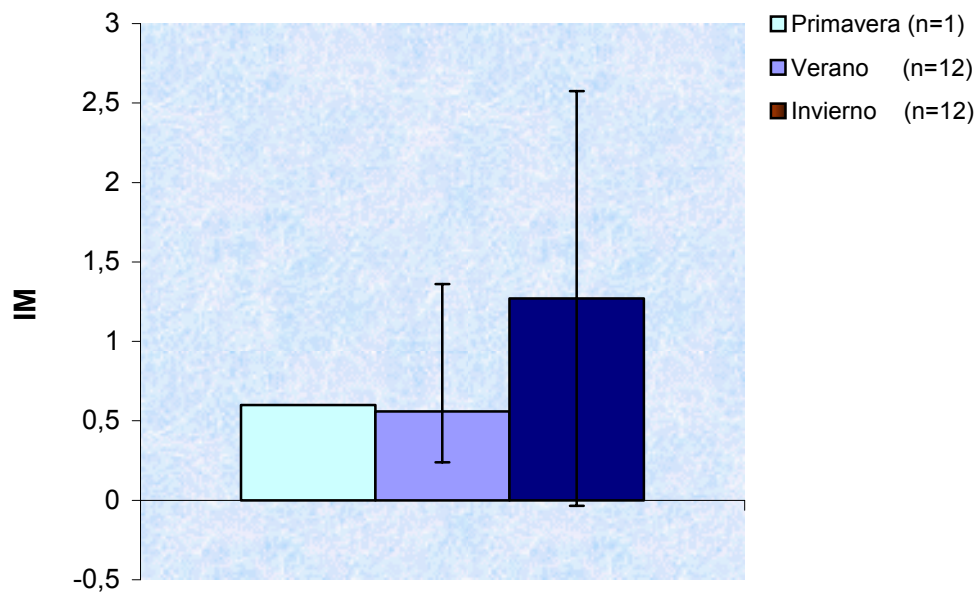


Fig. 15. Incremento Marginal estacional para *Rhizoprionodon terraenovae* en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz.

- **Ajuste de la ecuación de crecimiento**

Los parámetros de la ECVB y sus intervalos de confianza (95%) obtenidos para *Rhizoprionodon terraenovae* por máxima verosimilitud se presentan en la tabla 2 y en las figura 16 y 17. La curva de crecimiento se presenta en la figura 18.

Tabla 2. Parámetros de crecimiento de la ECVB para *Rhizoprionodon terraenovae* con valores mínimos y máximo del intervalo de confianza del 95%.

Parámetro	Estimado	mínimo	máximo
L_{∞} (cm)	77.5	66.6	95.2
K	0.38	0.25	0.81
t_0 (años)	-1.49	-0.4	-0.32

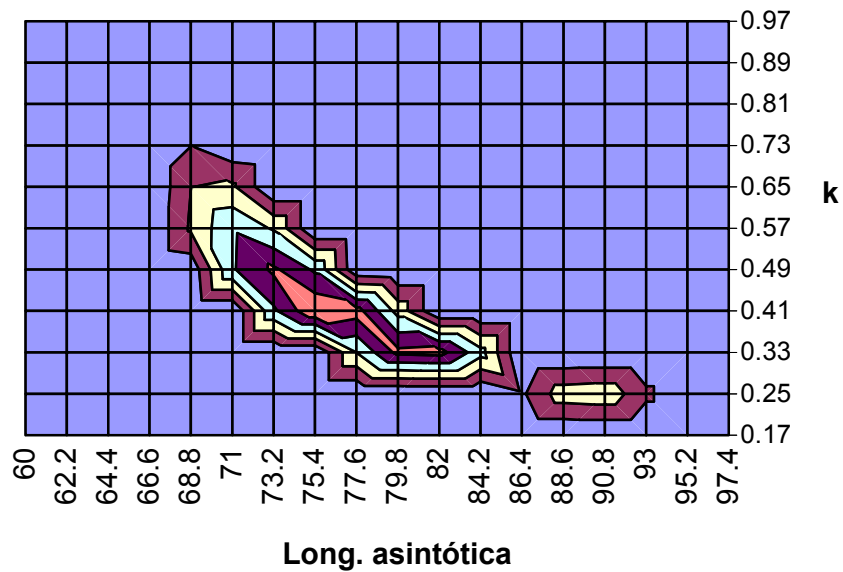


Fig. 16. Intervalo conjunto de los parámetros k y L_{∞} obtenidos por máxima verosimilitud para los organismos de *Rhizoprionodon terraenovae*. El contorno externo representa el intervalo del 95% de confianza para los parámetros.

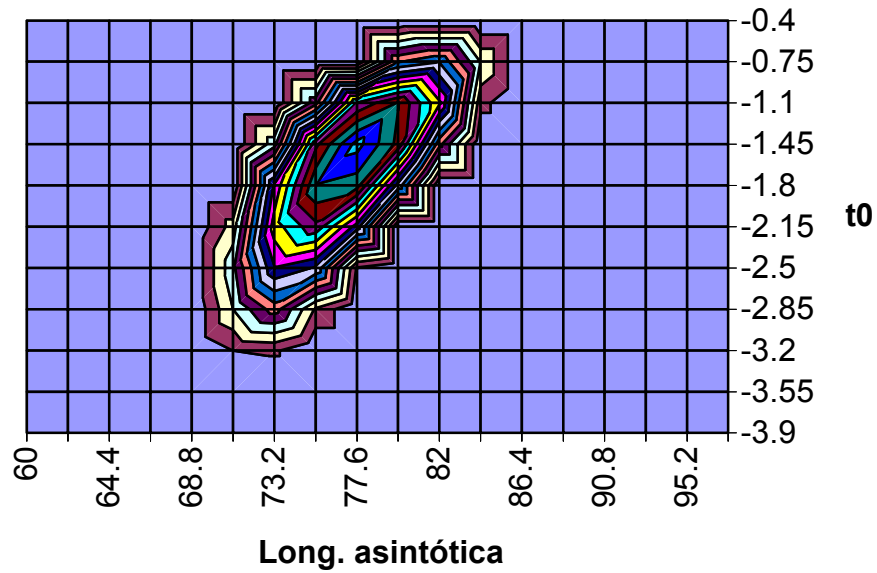


Fig.17. Intervalo conjunto de los parámetros t_0 y L_∞ obtenidos por máxima verosimilitud para los organismos de *Rhizoprionodon terraenovae*. El contorno externo representa el intervalo del 95% de confianza para los parámetros.

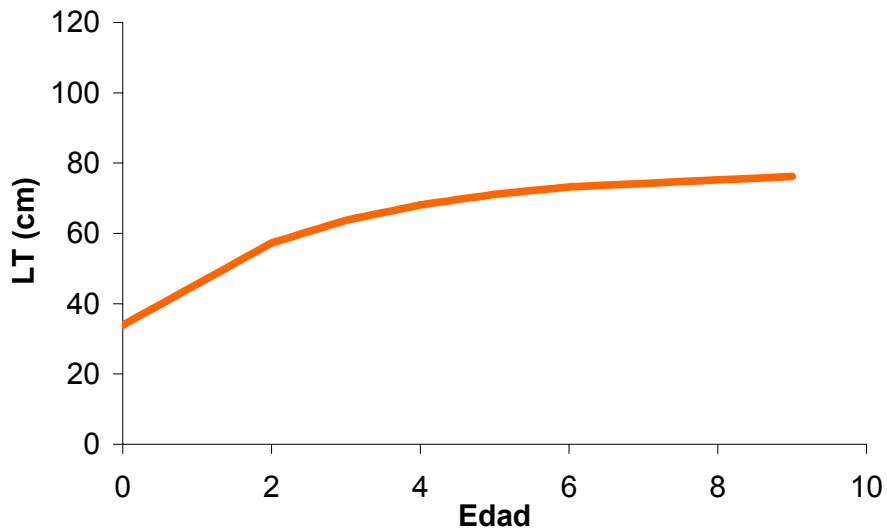


Fig. 18. Curva de crecimiento estimada para los organismos muestreados de *Rhizoprionodon terraenovae* en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz.

Los parámetros de crecimiento de la ECVB obtenidos mediante el programa FISHPARM fueron idénticos a los obtenidos por Máxima Verosimilitud.

- **Retrocálculo**

Los parámetros de la ECVB y sus intervalos de confianza (95%) obtenidos mediante longitudes retrocalculadas se presentan en la Tabla 4. La curva de crecimiento se presenta en la figura 19.

Tabla 3. Parámetros de crecimiento para las edades retrocalculadas con intervalo de confianza del 95% en organismos de *Rhizoprionodon terraenovae* muestreados en áreas adyacentes a la Laguna de Tamiahua, Veracruz.

L_{∞} (cm)	k	t_0 (años)
1418.9	0.00351	-7.11

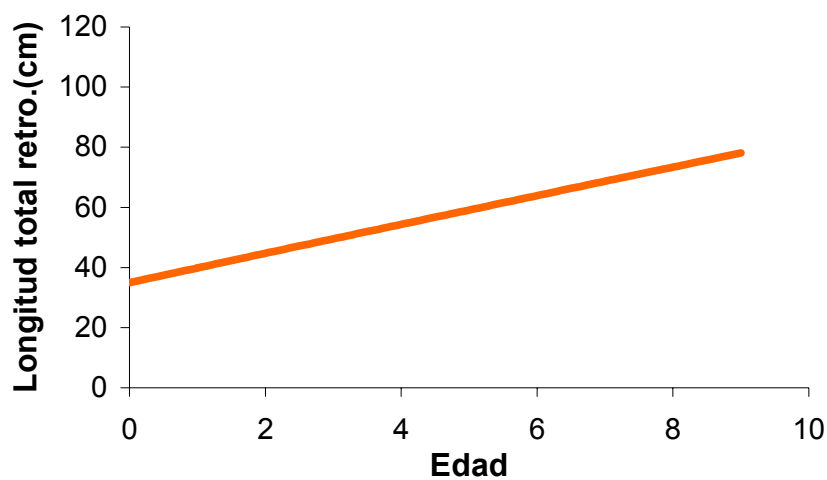


Fig.19. Curva de crecimiento para *Rhizoprionodon terraenovae* estimada mediante longitudes retrocalculadas.

Discusión

La estimación de crecimiento de *Rhizoprionodon terraenovae* en el presente trabajo estuvo limitada por el número de vértebras muestreadas. La obtención de vértebras de la especie se dificultó principalmente por la renuencia de los pescadores a remover trozos de la columna vertebral, debido al daño de la carne durante la extracción de las vértebras y consecuentemente la disminución de su valor comercial.

Las vértebras de *R. terraenovae* no están suficientemente calcificadas probablemente, por lo que la definición de las bandas de crecimiento es pobre e irregular. Parsons (1985) y Branstetter (1987) mencionan sin embargo, que las bandas de crecimiento de esta especie pueden ser observadas a simple vista. Dichos autores realizaron lecturas de las bandas de crecimiento en vértebras completas. En el presente trabajo no se lograron distinguir las bandas de crecimiento a simple vista por lo que se optó por realizar cortes sagitales de las vértebras para favoreciendo su observación. Los cortes sagitales de las vértebras han sido realizados también en estudios previos sobre esta especie (Carlson y Baremore, 2003).

Se observó que aún en los cortes sagitales de las vértebras las bandas de crecimiento no estaban bien definidas, dificultando su conteo y la medición de las distancias del foco a cada banda. La baja definición de las bandas de crecimiento

podría deberse también a la técnica de limpieza de las vértebras, ya que al ser sometidas a una solución de hipoclorito de sodio al 5.0% estas sufren cierto grado de descalcificación. Aunque el tiempo de permanencia de las vértebras en la solución de hipoclorito fue controlada, se desconoce con exactitud el grado al que podría haber sido afectada la estructura de las vértebras.

A pesar de la pobre definición de las bandas de crecimiento observada, el APE y el CV estimados indican que la precisión de las lecturas de las bandas de crecimiento en el presente estudio fue aceptable en comparación a los valores obtenidos en estudios de otras especies de tiburón (Campana, 2000) y de la misma especie. En trabajos anteriores de estimación de la edad de *R. terraenovae* se determinaron APEs para la lectura de bandas de crecimiento en cortes de vértebras menores (entre 3 y 7%) (Loefer y Sedberry, 2003; Carlson y Baremore, 2003).

El Incremento Marginal se ha considerado y empleado anteriormente como método de validación para *R. terraenovae* (Loefer y Sedberry, 2003) por ser un método relativamente fácil, de bajo costo y confiable en el caso de organismos con crecimiento rápido. Campana (2001) menciona sin embargo que existe un abuso de este método, ya que sólo es confiable si las vértebras presentan un patrón de bandeo muy preciso y sí se cuenta con una muestra representativa de todos los grupos de edad de la especie, ya que de lo contrario se obtienen resultados cuestionables.

Los resultados de Incremento Marginal obtenidos en el presente estudio son contrarios a los reportados previamente por Loefer y Sedberry (2003). Estos autores determinaron mediante este mismo método que para *Rhizoprionodon terraenovae* el crecimiento vertebral es mayor durante los meses de verano, similar a lo que ocurre en la mayoría de los tiburones. El crecimiento en verano se atribuye a que durante este periodo hay mayor disponibilidad del alimento (Cailliet y Goldman, 2004). Sin embargo, Branstetter (1987) utilizando el mismo método encontró que *R. terraenovae* presenta mayor crecimiento durante los meses de invierno, lo cual es similar con los resultados del presente estudio. Carlson y Baremore (2003) asumen que la validación realizada por Branstetter (1987) es correcta, considerando que la marca de nacimiento se asocia con un cambio de ángulo pronunciado en la *intermedialia*, la cuál se formó al momento de nacer (asumiendo el mes de Junio como la probable fecha de nacimiento), y que la siguiente banda opaca se formó durante el invierno.

Cabe mencionar que en el presente estudio se presentó una desviación estándar mayor en los valores de IM en el periodo de Invierno. Esta variación puede deberse a la dificultad para observar las bandas consecuentes de su poca definición o a la variabilidad real en el crecimiento de las vértebras, indicando probablemente que no todos los organismos crecen durante esta temporada.

Los resultados obtenidos en el presente estudio y algunos estudios previos contradicen el patrón de crecimiento vertebral de la mayoría de las especies de

tiburón. Las diferencias en los resultados obtenidos mediante el IM entre los diversos estudios pudieran ser el resultado de distintos factores. Primero, pueden deberse a que el crecimiento de los tiburones en la zona sur del Golfo de México es mayor durante periodos diferentes a la población en el norte del Golfo de México, como consecuencia de diferencias estacionales en la disponibilidad del alimento y los patrones de temperatura entre ambas zonas, u otros factores que afectan el crecimiento. Segundo, pueden deberse a diferencias en el método de procesamiento de la vértebra y lectura de las bandas de crecimiento utilizado. O tercero, pueden deberse a que el método de IM es un método altamente subjetivo y poco confiable para determinar el crecimiento de las bandas de esta especie.

Los métodos mas adecuados de validación de la edad son los directos, como el marcaje y recaptura de organismos inyectados con oxytetracyclina (OTC). Esta técnica ha sido usada satisfactoriamente en varias especies de elasmobranquios (Wintner y Cliff, 1999) pero requiere largos periodos de tiempo y costo, por lo que no pudo ser empleada en el presente estudio. Sin embargo, el costo-beneficio para una pesquería pudiera ser mayor ya que métodos de aparente bajo costo como el IM pueden conducir a estimaciones de edad erróneas.

Los dos métodos de ajuste de la curva de crecimiento (máxima verosimilitud y mínimos cuadrados) pueden ser aplicados a los datos de edad de la especie obteniendo los mismos resultados, cuando se asume una distribución normal en las edades de una población determinada, siendo ambos métodos en tal caso equivalentes. Solo en el caso de asumir una distribución diferente a la normal seria

conveniente emplear el método de máxima verosimilitud, ya que el método de mínimos cuadrados solo es aplicable a datos con distribución normal (Haddon, 2004). La incorporación de distribución diferente a la normal en datos de longitud a edad puede realizarse mediante el uso de modelos estocásticos de determinación del crecimiento (Francis 1988; Troynikov y Walker, 1999).

Los parámetros de crecimiento estimados para *R. terraenovae* en trabajos anteriores son diferentes a los estimados en el presente trabajo, incluyendo los intervalos de confianza. Estas diferencia pudieran deberse a diversas razones. Primero, a que existen diferencias reales en el crecimiento de la especie en las diferentes localidades de estudio, ya que los trabajos anteriores se realizaron con poblaciones del norte del Golfo de México. Segundo, a que existen diferencias en las edades estimadas debido a los métodos de observación y conteo de las bandas de crecimiento empleados, ya que en algunos de los trabajos anteriores se leyeron vértebras completas y en este trabajo se realizaron cortes. Tercero, las diferencias pudieran deberse a sesgos en el muestreo.

Existen evidencias de migración de tiburones de esta especie marcados en el norte del Golfo de México recapturados en aguas mexicanas (Casey *et al.*, 1993), por lo que resulta poco probable la primera hipótesis (que las diferencias se deban a distintas poblaciones), aunque no es imposible, ya que el grado exacto de similitud entre las poblaciones de tiburones de ambas áreas del Golfo de México se desconoce, pudiendo presentarse diferencias clinales o temporales (Loefer y Sedberry, 2003). En el caso de la segunda hipótesis, algunos de los estudios

previos utilizaron la lectura de cortes sagitales al igual que en el presente (Carlson y Baremore, 2003; Loefer y Sedberry, 2003), por lo que las diferencias pudieran deberse únicamente al tratamiento de las muestras previo al corte (descalcificación por exceso de cloro durante la limpieza). Finalmente, en el caso de la tercer hipótesis, en el presente estudio la mayor parte de los individuos utilizados fueron juveniles o subadultos por debajo de los 80 cm de LT y de los 6 años de edad y sólo un individuo con longitudes cercanas a los 100 cm de LT. Esto pudo haber generado alteraciones en los parámetros del modelo al faltar datos que den continuidad a las tallas y edades de los organismos muestreados. Los parámetros obtenidos mediante el modelo de crecimiento provienen además de una muestra pequeña por lo que tienen una baja confiabilidad.

La diferencia entre los parámetros de crecimiento obtenidos mediante edades estimadas por medio del análisis de retrocálculo y los estimados a partir de edades observadas puede deberse de igual manera a la baja definición de las bandas de crecimiento, dificultando las mediciones de la distancia del foco a cada banda, medida base para el retrocálculo. En algunos trabajos el retrocálculo permite compensar los datos faltantes en los muestreos, siempre y cuando tengan una muestra con varias tallas (Campana, 2001). El análisis del retrocálculo puede generar resultados poco satisfactorios o que están muy por debajo de los datos observados porque se empleó una fórmula incorrecta, porque no se cuente con una muestra amplia, o bien, por mortalidad selectiva (Gallucci *et al.*, 1996). Carlson y Baremore (2003) mencionan de igual manera haber tenido dificultades con el análisis del retrocálculo, en sus resultados puede observarse que las tallas

retrocalculadas para tiburones pequeños son mayores a las tallas observadas en tiburones de la misma edad, esta diferencia es atribuida a un probable fenómeno de Rosa-Lee (Gallucci *et al.*, 1996). Sin embargo en el presente estudio lo más probable es que no se obtuvieron resultados más precisos debido a la ausencia de tallas.

Conclusiones

- Las vértebras de *Rhizoprionodon terraenovae* presentan una calcificación deficiente que genera una estimación de la edad poco confiable, aun cuando las lecturas sean altamente reproducibles.
- El Incremento Marginal no permite validar en esta especie la formación anual de las bandas de crecimiento debido a la poca definición de las mismas, resultando en un método muy subjetivo.
- Los métodos de mínimos cuadrados y máxima verosimilitud pueden ser usados indistintamente para la estimación de los parámetros de crecimiento si se asume una distribución normal de los datos.
- Los parámetros de crecimiento de la especie en el suroeste del Golfo de México son distintos a los reportados previamente para el norte del Golfo.
- El análisis del retrocálculo es un método poco eficaz si la definición de las bandas de crecimiento es baja.
- Es necesario por lo tanto encontrar un método mas seguro y confiable para la determinación de la edad en esta especie, que permita determinar la

dinámica poblacional de esta especie de tiburón, de gran importancia pesquera en el Golfo de México.

Bibliografía:

- Alcántara-Zavala, A. 2003. Verificación y validación de la edad estimada por anillos de crecimiento en vértebras de *Carcharhinus limbatus*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 36 p.
- Anislado-Tolentino, V. y C. Robinson-Mendoza. 2001. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834) en el Pacífico central de México. Ciencias Marinas, 27: 4.
- Applegate, S. P., L. Espinosa, L. B. Menchaca y F. Sotelo. 1979. Tiburones mexicanos. Subsecretaría de Educación e Investigación. Dirección General de Ciencia y Tecnología del Mar. México. 147 p.
- Bagenal, T. B. and F. N. Tesch. 1978. Age and Growth. *In*: Methods for Assessment of Fish Production in Freshwaters. Bagenal, T. (ed.) Blackwell Scientific Publications. USA. 352 p.
- Beamish, R. J. and D. A. Fournier. 1981. A method of comparing the precision of a set of age determinations. Can. J. Fish Aquat. Sci. 38: 982-983.
- Branstetter, S. and J. D. Mc Earchran. 1986. Age and growth of four carcharhinid sharks common to the Gulf of Mexico: a summary paper. *In*: Uyeno, T., R. Arai, T. Taniuchi & K. Matura (eds). Indo Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International

Conference on Indo-Pacific Fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo. pp: 361-371.

- Branstetter, S. 1987. Age and growth validations of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. Copeia 2: 291-300.
- Bonfil, R., D. de Anda and A. R. Mena. 1993. Biological parameters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis* from the Campeche Bank, México. *In*: Branstetter, S. (Ed). Conservation Biology of Sharks. NOAA Tech. Rep. NMFS 115: 73-86.
- Bonfil, R. 1997. Status of shark resources in the southern Gulf of Mexico and Caribbean: implications for management. Fish. Res. (Amsterdam) 29:101-17.
- Cailliet, G. M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an update review. *In*: Pratt, H. L., S. H. Gruber and T. Taniuchi (eds.). Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS 90: 157-165.
- Cailliet, G. M., L. K. Martin, D. Kusher, P. Wolf and B. A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. *In*: Prince, D. and L. M. Pulos (eds). Proceeding of the International Workshop on Age determination of

Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Bullfishes and Sharks. NOAA Tech. Rep., NMFS 8: 157-166.

- Cailliet, G. M., R. L. Radtke and B. A. Welden. 1986. Elasmobranch age determination and verification: a review. *In*: Uyeno, T. R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsura (eds). Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the second international Conference on Indo-Pacific Fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo. pp: 345-360.
- Cailliet, G. M. and R. L. Radtke. 1987. Progress report on the electron microprobe analysis technique for age determination and verification in elasmobranchs. *In*: Summerfelt, R. C. and G. E. Hall (eds). The Age and Growth of Fish. Iowa State University Press. USA. pp: 359-369.
- Cailliet, G. M. and K. J. Goldman. 2004. Age determination and Validation in Chondrichthyan Fishes. *In*: CRC Press. pp: 399-439.
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal of Fish Biology 59: 197-242.
- Carlson, J. K. and I. E. Baremore. 2003. Changes in biological parameters of Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* in the Gulf of Mexico: evidence for density-depend growth and maturity? Marine and Freshwater Research 54: 227-234.

- Casey, J. G., H. W. Pratt, N. E. Kohler, L. J. Natanson, P. Turner, R. Briggs. 1993. The shark tagger 1993 summary. U. S. Dept. commerce, NOAA/NMFS/NEFSC. 18 p.
- Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra. 2005. Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, A. C. México. 627 p.
- Castillo-Geniz, J. L. 1992. Diagnóstico de la pesca de tiburón en México. INP. Secretaría de Pesca. 76 p.
- Compagno, J. V. 1984. FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. FAO Fisheries Synopsis (125) 4:655 p.
- Compagno, J. V. 1988. Sharks of the Order Carcharhiniformes. Princeton University Press. USA.
- Compagno, J. V. 1999. FAO species catalogue sharks of the world. Annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO Fish. Synop.
- Contreras-Espinosa, F. 1993. Ecosistemas costeros mexicanos. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México. pp: 154-156.
- Cruz-Martínez, A., X. Chiappa-Carrara and V. Arenas-Fuentes. 2005. Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from southern Gulf of Mexico. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 35: 367-374.

- De la Lanza-Espino G. 1991. Oceanografía de Mares Mexicanos. DGT Editor, S. A. México. D. F. pp. 3-111.
- De la Lanza-Espino G. y J. C. Gómez-Rojas. 2005. Características Físicas y Químicas del Golfo de México. en: Caso, M., I. Pisanty y E. Escurra (eds.). Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, A. C. México. pp: 102-110.
- Francis, R. I. 1988. Are growth parameters estimated from tagging and age-length data comparable? Fish. Res. Div. Ministry of Agriculture and Fisheries. 45:936-942.
- Gallucci, V. F. , S. B. Saila, D. J. Gustafson and B. J. Rothschild (eds). 1996. Stock assessment, quantitative methods and applications for small-scale fisheries. CRC: Lewis Publishers.
- Gruber, S. H. and R. G. Stout. 1983. Biological materials for the study of age and growth in a tropical marine elasmobranch, the lemmon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). *In*: Prince, D. and L. M. Pulos (eds). Proceeding of the International Workshop on Age determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Bullfishes and Sharks. NOAA Tech. Rep. NMFS 8: 193-205.
- Guitart-Manday, D. 1998. Field Guide to Requiem Sharks (Elasmobranchiomorphi: Carcharhinidae) of the Western North Atlantic. NOAA Tech. Rep. NMFS. 153. p.

- Gulland, J. A. 1971. Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces. Ed. Acribia. Zaragoza, España.
- Haddon, M. 2001. Modeling and quantitative methods in fisheries. Chapman and Hall CRC Press. 905 p.
- Hoening, J. M. and C. A. Brown. 1988. A simple technique for staining growth bands in elasmobranch vertebrae. Bull. Mar. Sci. 42(2): 334-337.
- La Marca, M. J. 1966. A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranches. Copeia 2:351-2.
- Lessa, R. and F. Marcante-Santana. 1998. Age determination and growth of the small tail shark, *Carcharhinus porosus*, from northern Brazil. Mar. Freshwater Res. 49:705-11.
- Lessa, R., F. Marcante-Santana and R. Paglerani. 1999. Age and growth and stock structure of the oceanic white tip shark, *Carcharhinus longimanus*, from the southwestern equatorial Atlantic. Fish. Res. 42:21-30.
- Loefer, J. K. and G. R. Sedberry. 2003 Life history of the Atlantic sharp nose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) (Richardson, 1836) off the southeastern United States. Fish. Bull. 101:75-88.
- Marin-Osorno, R. 1992. Clave para la Determinación de los Tiburones del Golfo de México. Universidad Veracruzana, Dirección General de Extensión Universitaria y Difusión Cultural, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. Méx. 31 p.

- Márquez-Farías, J. F. and J. L. Castillo-Geniz. 1988. Fishery biology and demography of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Southern Gulf of Mexico. Fish. Res. 39: 183-198.
- Moulton, P. L., T. I. Walker and S. R. Saddler. 1992. Age and growth studies of the gummy shark, *Mustelus anctarticus* Günther, and school shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus), from Southern Australian waters. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 43:1241-67.
- Natanson, L. J. and G. M. Cailliet. 1990. Vertebral Growth zone deposition in angel sharks. Copeia, 4:1103-1115.
- Natanson, L. J., J. G. Casey and N. E. Kholer. 1999. Growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the Western North Atlantic based on tag and length frequencies; and a note of effects of tagging. Fish. Bull. 97: 944-953.
- Natanson, L.J., J. J. Mello and S. E. Campana. 2002. Validated age and growth of the porbeagle, *Lamna nasus* in the Western North Atlantic Ocean. Fish. Bull. 100: 266-278.
- Officer, R. A., Gason, A. S., Walker, T. I. & Clement, J. G. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, *Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: implications for age determination. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 1765–1777.

- Parsons, G. R. 1983. An Examination of the Vertebral Rings of the Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae*., Northeast Gulf Sci. 6(1):63-66.
- Parsons, G. 1985. Growth and age estimation of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*: a comparison of techniques. Copeia 1: 80-85.
- Prager, M. H., S. B. Saila and C. W Recksiek. 1987. FISHPARM: a microcomputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science. Dept. Oceanog. Old Dominion Univ. Norfolk, VA. Tech. Rep. 87-10: 1-37.
- Ridewood, W. G. 1921. On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B. Biol. Sci. 210: 311-407.
- Ribot-Carballal, M. C. 2002. Determinación de la edad del tiburón mako, *Isurus oxyrinchus*, capturado en las costas de Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 44 p.
- SAGARPA. 2003. Norma Oficial Mexicana 029-PESC-2000, Pesca Responsable de Tiburones y Rayas. Diario Oficial de la Federación 12-Nov-2003.
- SAGARPA. 2004. Anuario estadístico de Pesca 2003. México (versión electrónica).

- Simpfendorfer, C. A. 1993. Age and growth of the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from North Queensland, Australia. Environmental Biology of Fishes 36: 233-241.
- Smith, S. E. 1984. Timing of vertebral band deposition in tetracycline injected leopard sharks. Trans. Am. Fish. Soc. 113(3):308 - 313.
- Stevens, J. D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.) J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 55: 657-665.
- Tovar-Ávila, J. 2000. Edad y crecimiento del tiburón puntas negras *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839) en el Golfo de México. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar Oceanografía Biológica y Pesquera. UNAM. 67 p.
- Troynikov, V. S. and Walker, T. I. 1999. Vertebral size-at-age-heterogeneity in gummy shark harvested off southern Australia. Journal of Fish Biology. 54: 863-877.
- Vázquez-Yáñez, C. 1971. La vegetación de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 64 p.
- Wintner, S. P. and G. Cliff. 1999. Age and growth determination of the white shark, *Carcharodon carcharias*, from the east coasts of South Africa. Fish. Bull. 97(1): 153-169.