



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

DEMOGRAFÍA DEL TIBURÓN SEDOSO,
Carcharhinus falciformis (MÜLLER Y HENLE, 1839),
EN EL PACÍFICO CENTRAL MEXICANO

T E S I S
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA MARINA)

P R E S E N T A:
BIOL. MAR. LEONORA FERNANDA MONDRAGÓN SÁNCHEZ

TUTOR: DR. JAVIER TOVAR ÁVILA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DRA. ELAINE ESPINO BARR
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA,
DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA,
DR. JUAN FERNANDO MÁRQUEZ FARÍAS
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA,
DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D.F. ABRIL 2015



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.

*A los que en su andar les encontró la IRCT.
Para mis padres y hermanos con gran aprecio.*

AGRADECIMIENTOS

Reitero mi efusivo agradecimiento al Dr. Javier Tovar Ávila del CRIP Bahía de Banderas-INAPESCA, por su instrucción y contribuciones hacia la tesis y mi persona.

Agradezco atentamente al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por las becas y apoyos económicos otorgados.

Al Dr. Heriberto Santana del CRIP Manzanillo-INAPESCA, por las muestras proporcionadas. Agradezco a los Drs. Matías Braccini de Western Australian Fisheries and Marine Research Laboratories-Department of Fisheries, Juan Fernando Márquez Farías de la Universidad Autónoma de Sinaloa, e Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM, por su colaboración, enseñanzas y todas sus atenciones durante las visitas a sus respectivos centros de trabajo.

A los Drs. Suzanne Kohin y Steven Teo del SWFSC, NMFS-NOAA y a la Dra. Carolina Minte-Vera de la CIAT, por el curso complementario de Stock Synthesis y los medios facilitados para tomarlo.

A los Doctores Elaine Espino Barr y Píndaro Díaz Jaimes por sus revisiones y sugerencias.

Gracias Alicia Repetto por la hospitalidad y amables atenciones durante la estancia en Perth, Australia.

A Manuel Aviña por colaborar en el procesamiento de muestras.

A Edith Zárate por sus tantas contribuciones una vez más.

A Erik Márquez por la elaboración de mapas.

A Esmeralda Morales por haberme ayudado tanto.

A Ricardo Cruz por facilitarme apuntes y recomendaciones con las asignaturas.

A León Martínez por la ayuda con los despejes.

A Nataly Bolaño por el préstamo de material de estudio.

A Jorge D. Acosta por su amistad y aportaciones durante el Foro.

A Raúl Lara por toda la hospitalidad brindada además de varias intervenciones.

A M. Edgar Montes de Oca por el gran apoyo que con aprecio siempre me ha brindado.

A Jhosafat Rentería por alentarme y brindarme oportunas atenciones con mucha estima.

A Patricia Robles y Sergio Aguirre por la base de operaciones, confianza y amistad.

A J. Alberto Ramírez por sus intervenciones en los tiempos Wobbegong.
A Javier Osornio por siempre ofrecer su ayuda.
A Blanca Escamilla y Marta Puebla por las atenciones y asilo brindado.
A Perla Carrasco por sus colaboraciones durante toda la maestría.
A Ricardo E. Hernández por facilitarme información y apoyo con trámites.
A Francisco J. Márquez por sus amabilidades y traslado.
A Melina López por los sagrados alimentos y reuniones en casa.
A Mario A. Moreno por su gran ayuda con trámites.
A Omar Cabello por todas sus atenciones.
A Mateo y Tomas Braccini por toda su magia que me compartieron.
A los integrantes del C.C.A.50 A. C. por motivarme con su admirable labor, a colaborar para crear el mundo que se quiere ver.
A Leonor Sánchez por haber hecho posible esto y todo lo involucrado.
A Fernando M. Santos por encaminarme hasta este punto.
A Itzel Mondragón por la motivación y haberme impulsado tanto.
A Fernando Mondragón por alentarme a ser impecable.
A Pascual por su compañía en las caminatas recorridas.

He aquí hacia donde fueron encaminadas sus contribuciones, muchas gracias.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	i
ÍNDICE DE TABLAS	iii
RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
INTRODUCCIÓN	1
Determinación y uso de la edad en la evaluación de poblaciones	4
Análisis demográficos	6
Antecedentes	8
HIPÓTESIS	11
OBJETIVOS	12
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
MATERIAL Y MÉTODO	13
Área de estudio	13
Obtención de las muestras	15
Determinación de la edad	16
Análisis demográfico	18
Potencial de recuperación r_{2M}	22
Análisis de elasticidad y escenarios de explotación	23
RESULTADOS	24
Estructura de tallas	24
Edad	26
Análisis demográfico	29
Potencial de recuperación r_{2M}	31
Análisis de elasticidad	31
Escenarios de explotación	32
DISCUSIÓN	40
Estructura de tallas	40
Edad	42

Análisis demográfico	43
Potencial de recuperación r_{2M}	45
Análisis de elasticidad	47
Escenarios de explotación	49
CONCLUSIONES	51
REFERENCIAS	53
ANEXO	66

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Embarcaciones tiburonerías menores (superior) y de mediana altura (inferior) del Pacífico mexicano. 1
- Figura 2. Distribución geográfica de *Carcharhinus falciformis*. Zonas bien establecidas con sombreado oscuro y distribución incierta con sombreado claro (Bonfil, 2008). 3
- Figura 3. *Carcharhinus falciformis* o tiburón sedoso (Martínez-Ortiz *et al.*, 2011). 3
- Figura 4. Bandas de crecimiento en un corte sagital de vértebra postcefálica de *Carcharhinus falciformis*. 5
- Figura 5. Zona de captura de tiburón para la flota menor y de mediana altura (línea punteada) en la entrada al Golfo de California y Pacífico central mexicano. 13
- Figura 6. Zona de pesca de tiburón de la flota de mediana altura con base en el puerto de Manzanillo, Col. de acuerdo a los lances de pesca registrados durante 2003-2011 (Santana-Hernández y Valdez-Flores, 2014). 14
- Figura 7. Longitudes registradas para *C. falciformis* en el PCM. LT= longitud total y LA= longitud alternativa (Modificado de FAO, 2014). 16
- Figura 8. Estimador de densidad por kernel gaussiano con la mitad de la amplitud de banda óptima gaussiana para longitud total de *Carcharhinus falciformis* capturado por la flota ribereña ($h = 6.84$) y de mediana altura ($h = 6$) (superior) y para hembras ($h = 8.35$) y machos ($h = 7.43$) (inferior) en el Pacífico central mexicano. La línea gris correspondiente a la flota ribereña y la punteada a la de mediana altura en el gráfico superior, y la línea gris corresponden a las hembras y la punteada a los machos en el gráfico inferior. 25
- Figura 9. Distribución de edades de *Carcharhinus falciformis* capturado por la flota ribereña y de mediana altura (superior) y por sexos (inferior) en el Pacífico central mexicano. 27
- Figura 10. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para hembras (superior, $n = 112$) y para sexos combinados (inferior, $n = 196$) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano. 28
- Figura 11. Predicción de la distribución estable por edades de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, escenario uno. La flecha indica la edad de madurez estimada para la región. 30
- Figura 12. Predicción de la distribución estable por edades de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, escenario dos. La flecha indica la edad de madurez estimada para la región. 31

Figura 13. Curva de supervivencia (superior) y tasa reproductiva (inferior) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano con la mortalidad natural (M) estimada y variando la mortalidad por pesca (F) y edades de primera captura (Epc). 33

Figura 14. Distribución estable por edades (superior), valor reproductivo (intermedia) y esperanza de vida (inferior) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano con la mortalidad natural (M) estimada y variando la mortalidad por pesca (F) y edades de primera captura (Epc). 35

Figura 15. Superficie de respuesta de la tasa finita de incremento poblacional de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc). 37

Figura 16. Superficie de respuesta de los valores de la tasa neta reproductiva de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, bajo distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc). 39

Figura 17. Productividad y susceptibilidad de especies objetivo e incidentales capturadas con red de cerco en el Pacífico oriental durante el 2005–2011 (Modificado de Hinton *et al.*, 2014). 46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros del modelo de crecimiento de von Bertalanffy, edades (años) y tallas (LT, longitud total en cm) de hembras (H) y machos (M) de *Carcharhinus falciformis* del Océano Pacífico. L_{∞} = longitud asintótica, k = coeficiente de crecimiento, t_0 = edad a la longitud cero. 8

Tabla 2. Parámetros demográficos reportados para *Carcharhinus falciformis*. M = mortalidad natural, r = tasa intrínseca de incremento poblacional, R_0 = tasa neta reproductiva por generación, G = tiempo generacional, $l_{\alpha,2M}$ = supervivencia a la madurez cuando $Z= 2M$, r_{2M} = potencial de recuperación, T_D = tiempo de duplicación de la población en años. 9

Tabla 3. Parámetros reproductivos reportados para las hembras de *Carcharhinus falciformis* en el Océano Pacífico. LT= longitud total en cm. 21

Tabla 4. Valores de productividad biológica de peces marinos (Modificado de Musick, 1999). 22

Tabla 5. Parámetros de crecimiento de von Bertalanffy para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano. L_{∞} = longitud asintótica (cm), k = coeficiente de crecimiento (años^{-1}), t_0 = edad a la longitud cero (años). 26

Tabla 6. Prueba de T^2 de Hotelling para la comparación de los parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy de hembras y machos de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano. 28

Tabla 7. Parámetros demográficos estimados para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, considerando únicamente mortalidad natural (M), primer escenario. 29

Tabla 8. Parámetros demográficos estimados para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, considerando únicamente mortalidad natural (M), segundo escenario. 30

Tabla 9. Elasticidad de distintos estadios de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano. 31

Tabla 10. Parámetros demográficos de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano considerando la mortalidad natural (M) estimada y distintas tasas de explotación ($E=F/M+F$) variando la mortalidad por pesca (F) y edades de primera captura en años (E_{pc}). r = tasa intrínseca de incremento poblacional, λ = tasa finita de incremento poblacional, R_0 = tasa neta reproductiva, G = tiempo generacional, tx_2 = tasa de duplicación poblacional. 32

Tabla 11. Simulación de la tasa finita de incremento poblacional (λ) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano bajo diferentes niveles de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (E_{pc}). Los valores sombreados indican los casos en los que la población disminuye. 36

Tabla 12. Simulación de la tasa neta reproductiva R_0 de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano bajo diferentes niveles de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (E_{pc}). Los valores sombreados son los casos de $R_0 < 1$. 38

Tabla 13. Parámetros de historia de vida reportados para varias especies de tiburones (modificado de Cortés, 1995). 44

Tabla 14. Potencial de recuperación de diferentes tiburones estimados por Smith et al. (1998) y para *Carcharhinus falciformis* en el presente estudio*. 47

RESUMEN

El tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, es una especie comúnmente capturada por diversas pesquerías a lo largo del Pacífico central mexicano (PCM). La especie ha recibido recientemente gran interés de organismos internacionales, ya que la intensa presión pesquera y su vulnerabilidad a la sobreexplotación han generado aparentemente una disminución de su abundancia. Debido a la necesidad de contar con mejor información para el desarrollo de medidas de manejo de las poblaciones de esta especie en México, en el presente estudio se estimaron los parámetros demográficos de *C. falciformis* en el PCM, mediante una Matriz de Leslie y una tabla de vida, con base en datos de longitud a edad determinadas a través del conteo de bandas de crecimiento en las vértebras de organismos capturados por las pesquerías ribereña y de mediana altura durante 2007–2011. Las capturas de organismos juveniles de menor talla se obtuvieron principalmente de la pesca ribereña, en tanto que los organismos adultos y de mayor talla se obtuvieron de la pesca de mediana altura. La edad máxima estimada fue de 31 años, no encontrándose diferencias significativas entre los parámetros del modelo de crecimiento de von Bertalanffy de ambos sexos ($L_{\infty} = 336.61$, $k = 0.036$, $t_0 = -4.439$ para sexos combinados; T^2 calculada = 0.00 << T^2 tablas = 11.77). La tasa finita de incremento poblacional (λ) caracterizó a *C. falciformis* como una especie de productividad biológica baja (1.06) con respecto a otras especies de tiburón, siendo considerablemente menor si se asume un ciclo reproductivo bienal. El potencial de recuperación ante incrementos en la mortalidad por pesca también fue bajo ($r_{2M} = 0.02$) en comparación con otros tiburones. El análisis de elasticidad mostró que λ depende principalmente de la supervivencia de los juveniles seguidos de la de los adultos, por lo que las acciones de manejo y conservación debieran dirigirse hacia éstos. El análisis de diversos escenarios de explotación demostró que *C. falciformis* en el PCM es altamente susceptible a la sobreexplotación si es capturado durante su etapa juvenil. Se sugiere por lo tanto que las medidas de manejo deben estar enfocadas a reducir la mortalidad en los juveniles, por ejemplo aumentando la edad de primera captura.

Palabras clave: edad, edad de primera captura, incremento poblacional, mortalidad, pesquería ribereña, pesquería de mediana altura.

ABSTRACT

The silky shark, *Carcharhinus falciformis*, is a species commonly caught by several fisheries along the Central Mexican Pacific (CMP). This species has recently received great interest from international organizations, since the intense fishing pressure and its vulnerability to overexploitation have apparently produced a decrease on its abundance. Due to the necessity of better information for the development of management measures for the populations of this species in Mexico, in the present study the demographic parameters of *C. falciformis* from the CMP were estimated, using a Leslie Matrix and a life table, based on length-at-age data estimated through growth band counts in vertebrae of individuals caught by the artisanal and semi-industrial fisheries during 2007–2011. Small size juveniles were caught mainly by the artisanal fishery, whereas adults with larger size were caught by the semi-industrial fishery. The maximum estimated age was 31 years, and not significant differences were found between the parameters of the von Bertalanffy growth model of both sexes ($L_{\infty} = 336.61$, $k = 0.036$, $t_0 = -4.439$ for combined sexes; T^2 calculated= 0.00 << T^2 tables= 11.77). The finite rate of population increase (λ) characterized *C. falciformis* as a species with low biological productivity (1.06) in comparison to other shark species, being considerably lower if a biennial reproductive cycle is assumed. The rebound potential to fishing mortality increase was low ($r_{2M} = 0.02$) in comparison to other sharks as well. The elasticity analysis showed that the value of λ depends mainly on the survival of juveniles followed by the adults' survival, thus management and conservation actions should be directed towards them. The analysis of several exploitation scenarios demonstrated that *C. falciformis* from the CMP is highly susceptible to overexploitation if it is caught during its juvenile stage. It is suggested therefore that the management measures must focus to reduce the mortality of juveniles, for example increasing the age at first capture.

Keywords: age, age at first capture, population increase, mortality, artisanal fishery, medium weight fishery.

INTRODUCCIÓN

El tiburón sedoso, piloto o tunero, *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839), es una de las especies más abundantes en las capturas de las pesquerías de tiburón del Pacífico mexicano, tanto en la pesquería ribereña como en la de mediana altura (CONAPESCA-INP, 2004) (Fig. 1). En la entrada al Golfo de California (GC) fue la tercer especie más abundante en las capturas de la pesca artesanal durante el periodo 2007–2012 (Mondragón-Sánchez, 2011; Tovar-Ávila *et al.*, 2013), mientras que en el Pacífico central mexicano (PCM) fue la especie más abundante en las capturas de la pesca de mediana altura durante 2006 y 2007 (Cruz *et al.*, 2011) y del 2003 al 2011 (Santana-Hernández y Valdez-Flores, 2014). La especie es también capturada comúnmente de manera incidental en otras pesquerías oceánicas del Pacífico mexicano, como la de atún (Santana-Hernández *et al.*, 2009).



Figura 1. Embarcaciones tiburonerías menores (superior) y de mediana altura (inferior) del Pacífico mexicano.

La especie se encuentra actualmente bajo una intensa presión de pesca. Además, las características de su historia de vida, típicas de los elasmobranquios tales como crecimiento lento, fecundidad baja, madurez sexual tardía y gran longevidad, la hacen vulnerable a la sobreexplotación debido a una productividad biológica relativamente baja en comparación a

otro tipo de peces (Smith *et al.*, 1998). Por tal motivo, *C. falciformis* ha sido en años recientes objeto de atención y preocupación de organismos internacionales, como la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) y el Comité Científico Internacional (ISC, International Scientific Committee). Estos organismos internacionales, de los cuales México es miembro, han destacado la necesidad urgente de contar con información sobre el estatus de las poblaciones de la especie (ISSF, 2013). La especie ha sido incluida también en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, International Union for the Conservation of Nature) como especie casi amenazada (próxima a enfrentar un riesgo de extinción alto) (IUCN, 2012).

Diversos autores han señalado la disminución de las capturas de *C. falciformis* en el Pacífico oriental de 1993 al 2004 (Minami *et al.*, 2007; Watson *et al.*, 2009). Se considera que las especies sometidas a una pesca intensiva, como *C. falciformis*, pudiesen modificar sus estrategias reproductivas, para compensar el abatimiento del stock por efecto de los mecanismos densodependientes (Ronquillo-Benítez, 1999; Hoyos-Padilla, 2003), siendo necesario evaluar posibles cambios en la dinámica poblacional de la especie.

Aires-da-Silva *et al.* (2014) mencionan que a la fecha no se han desarrollado ni probado reglas de control para el aprovechamiento de este recurso, por lo que en términos de manejo y conservación es fundamental implementar medidas precautorias que permitan a la población de *C. falciformis* recuperarse en Pacífico oriental. Poisson *et al.* (2014) señalan a su vez la prioridad de las investigaciones que permitan establecer medidas de control referentes a las capturas del tiburón sedoso.

Carcharhinus falciformis habita las aguas tropicales y subtropicales, oceánicas y costeras de todo el mundo, desde la superficie hasta profundidades de por lo menos 500 m. En el Pacífico oriental se distribuye desde Baja California Sur hasta el norte de Chile, incluyendo el GC (Compagno *et al.*, 2006; Bonfil, 2008; Last y Stevens, 2009) (Fig. 2).



Figura 2. Distribución geográfica de *Carcharhinus falciformis*. Zonas bien establecidas con sombreado oscuro y distribución incierta con sombreado claro (Bonfil, 2008).

Carcharhinus falciformis se caracteriza por una piel suave cubierta con finos dentículos dérmicos, así como la primera aleta dorsal y las aletas pectorales falcadas (con forma de hoz, de ahí su nombre latinizado). La primera aleta dorsal presenta un ápice redondeado, es relativamente pequeña y se origina por detrás de las puntas libres de las aletas pectorales. La segunda aleta dorsal es muy pequeña, con una punta final (flap) muy larga que casi llega a la muesca precaudal (Fig. 3).



Figura 3. *Carcharhinus falciformis* o tiburón sedoso (Martínez-Ortiz et al., 2011).

Se ha reportado para *C. falciformis* un amplio intervalo de tallas al nacer, que va desde 48 hasta 87 cm de longitud total (LT), y una talla máxima de 330 cm de LT en adultos. La reproducción de la especie es de tipo vivípara placentaria, con una fecundidad máxima de 16 crías por camada. El periodo de gestación se considera generalmente de 12 meses (aunque se ha

señalado la posibilidad de hasta 18 a 20 meses). No presenta un periodo reproductivo definido (sincrónico) en el año, siendo la periodicidad del ciclo reproductivo desconocida. Sin embargo, existen evidencias de que pudiera ser mayor a un año y algunos autores lo consideran incluso bienal. Se alimenta principalmente de peces, cefalópodos y crustáceos (Cadena-Cárdenas, 2001; Oshitani *et al.*, 2003; Compagno *et al.*, 2006; Galván-Tirado, 2007; Bonfil, 2008; Last y Stevens, 2009; Hall *et al.*, 2012; Hoyos-Padilla *et al.*, 2012).

Bonfil (2008) sugirió que de acuerdo a diferencias en los parámetros de historia de vida existen al menos tres poblaciones de *C. falciformis* a escala mundial, dos de ellas en el Océano Pacífico; una en el Pacífico centro-occidental y otra en el Pacífico oriental. Recientemente ha sido descrito el ADN mitocondrial completo de esta especie (Galván-Tirado *et al.*, 2014) y estudios genéticos han confirmado la existencia de ambas poblaciones en el Océano Pacífico (Galván-Tirado *et al.*, 2013). La estructura genética poblacional de la especie en el Pacífico mexicano ha sido estudiada de manera preliminar, encontrando que no existe divergencia poblacional significativa (Castillo-Olguín y Uribe Alcocer, 2006). De igual manera, actividades de marcaje y recaptura realizadas en la entrada del GC han demostrado de manera preliminar la migración de organismos juveniles de *C. falciformis* hacia el Pacífico central mexicano (PCM) (Tovar-Ávila *et al.*, 2014), sugiriendo la posibilidad de una sola población en la región.

Determinación y uso de la edad en la evaluación de poblaciones

La determinación de la edad es una de las herramientas más importantes de la biología pesquera (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005), debido a que posibilita estimar la longevidad de una especie, la edad de primera madurez e incluso la tasa de reclutamiento (Gulland, 1971). La precisión y exactitud de la información de edad es la clave para obtener estimaciones confiables del crecimiento de una población y otras tasas vitales como la mortalidad natural, esencial para diversos modelos poblacionales y para el manejo exitoso de las pesquerías (Goldman, 2005). Por el contrario, la inapropiada determinación de edad en los estudios de dinámica poblacional pueden conducir a serios errores en la evaluación de poblaciones resultando en riesgo de sobreexplotación (Campana, 2001).

La estimación de la edad es de gran importancia particularmente para evaluar el estado de una población mediante modelos demográficos, al ser modelos estructurados por edades

(Cortés, 1998). Contar con una aproximación confiable acerca de la edad y crecimiento posibilita mejores estimaciones del potencial de crecimiento de las poblaciones de condricios, especialmente ante factores adicionales como la mortalidad por pesca. Las especies que tienen una alta tasa de crecimiento poblacional frecuentemente maduran a una edad temprana y son de baja longevidad, dando lugar a poblaciones capaces de cambiar en respuesta a mortalidad por pesca. En el caso opuesto, especies que maduran a una edad tardía y tienen alta longevidad presentan una baja tasa de crecimiento poblacional y, en consecuencia, una baja capacidad de recuperarse a mortalidades por pesca elevadas (Cailliet y Goldman, 2004).

La edad se refiere al número de años de vida concluidos (Ricker, 1975). Los métodos para estimar la edad pueden ser indirectos (e.g. basados en el análisis de distribución de tallas) y directos, los que involucran el conteo de marcas de crecimiento en estructuras duras. Las marcas suelen nombrarse bandas de crecimiento y aunque son mejor vistas en tejido óseo (Han-Lin *et al.*, 1996), también se forman en algunos tejidos cartilagosos (Cailliet y Goldman, 2004). Las vértebras han sido una herramienta efectiva para determinar la edad de elasmobranquios (Gallucci *et al.*, 1996) (Fig. 4).

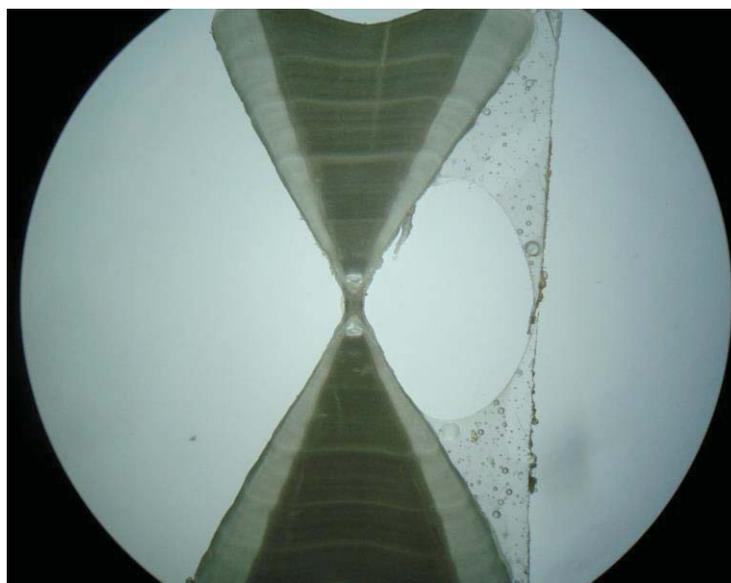


Figura 4. Bandas de crecimiento en un corte sagital de vértebra postcefálica de *Carcharhinus falciformis*.

Análisis demográficos

Los análisis o modelos demográficos son una herramienta de evaluación y manejo poblacional que permiten estimar si el tamaño de una población aumenta, disminuye o permanece constante (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). La información que aportan es de gran importancia para el desarrollo de medidas de protección y planes de manejo pesquero, contribuyendo a lograr el aprovechamiento sustentable de una población (Simpfendorfer, 2005). Esta información es particularmente útil cuando no es posible desarrollar modelos de evaluación pesquera tradicionales, debido a que la información de captura y esfuerzo es limitada, como es el caso de las pesquerías de tiburón en México.

Los parámetros poblacionales estimados mediante modelos demográficos pueden servir como puntos de referencia biológicos, ayudando a determinar la capacidad de una población para soportar la presión de pesca (Cortés, 1998). Dichos modelos permiten evaluar la vulnerabilidad de las poblaciones a diferentes tasas de explotación, comparando y evaluando el efecto de mortalidades asociadas a actividades como la pesca en el crecimiento poblacional, mediante la elaboración de diversos escenarios probables o análisis de sensibilidad (Simpfendorfer, 2005).

El principal parámetro estimado por los modelos demográficos es la tasa intrínseca de incremento poblacional (r), la cual mide el número de individuos que producirá un organismo de la población en cualquier unidad de tiempo, siendo entonces una tasa de cambio continuo (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). La interpretación de r depende del marco del trabajo. Si se asume denso-independencia resulta de proyectar infinitamente hacia el futuro las tasas vitales presentes, que debieran corresponder a las de una población no explotada o virgen. Por el contrario, asumiendo denso-dependencia como en los modelos tradicionales de pesquerías, r sólo puede presentar valores positivos después de la explotación, alcanzando un máximo en niveles bajos de la población (Cortés, 2007).

La tasa intrínseca de incremento poblacional es un parámetro clave para medir la resiliencia de una población y también su productividad biológica, al incorporar importantes componentes de la historia de vida (Musick, 1999; Cortés *et al.*, 2010). Es importante, sin embargo, tener precaución con los parámetros que se introduzcan al modelo, así como con la

incertidumbre en los caracteres demográficos, puesto que pudieran derivar en estimaciones erróneas de r (Cortés, 2007).

Otro de los parámetros clave en la demografía es la tasa finita de incremento poblacional (λ), que explica la tasa de multiplicación a la que crecerá la población una vez transcurrido un tiempo determinado, como una proporción o porcentaje y como una función de tiempo absoluto. Es entonces una tasa de cambio discontinuo que explica el incremento poblacional en unidades discretas de tiempo (Lemos-Espinal *et al.*, 2005)

Las tablas de vida y los modelos matriciales son dos técnicas diferentes para estimar r y λ . Las tablas de vida fueron desarrolladas originalmente para determinar las expectativas de vida de los humanos, posteriormente fueron adaptadas por los ecólogos buscando responder cuestionamientos de las poblaciones de otros seres vivos. Este método se basa en la ecuación de Euler-Lotka (Au y Smith, 1997; Caswell, 2001). Por su parte la matriz de transición, comúnmente conocida como Matriz de Leslie por haber sido quien desarrolló el método adecuado de representación matricial a partir de las tablas de vida, posibilita calcular los mismos parámetros demográficos que una tabla de vida, además de realizar análisis de sensibilidad y elasticidad (Hoenig y Gruber, 1990; Caswell, 2001; Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

Además de la información de edad y crecimiento, los modelos demográficos incorporan otra información importante de la historia de vida para determinar su capacidad de incremento poblacional, como los parámetros reproductivos (fecundidad, proporción sexual y edad de madurez), así como la mortalidad natural, que puede ser derivada a su vez de la longevidad. Entre las ventajas de estos modelos se encuentra la facilidad para examinar la influencia de todos estos parámetros biológicos (e.g. las tasa de mortalidad y reproductivas) sobre la r , a través también de análisis de sensibilidad (Cortés, 1998). Estos modelos permiten también analizar, a través de análisis de elasticidad, la contribución de los distintos componentes de una cohorte (grupos de edad o estadios) al incremento poblacional, en lo que los cambios más pequeños en las tasas vitales producen los mayores cambios en la r , representando una potente herramienta para identificar dónde las acciones de conservación y manejo pueden producir los mayores beneficios a la población (Simpfendorfer, 2005).

Las ventajas de este tipo de modelos hacen necesario dar prioridad a investigaciones que complementen la información biológica y pesquera que permita determinar con mayor

certidumbre el estado actual de las poblaciones y su resiliencia, por ejemplo a través de la estimación de la r .

Antecedentes

Existen diversos estudios de edad y crecimiento para *C. falciformis* en el Océano Pacífico, incluyendo distintas regiones del Pacífico mexicano (Tabla 1). Todos los estudios realizados han utilizado el modelo de crecimiento de von Bertalanffy, siendo uno de los modelos de mayor uso para describir el crecimiento en peces (Cailliet y Goldman, 2004). Los parámetros han sido reportados para sexos combinados, ya que no se han encontrado diferencias (Oshitani *et al.*, 2003; Sánchez de Ita *et al.*, 2011; Cervantes-Gutiérrez, 2013).

Tabla 1. Parámetros del modelo de crecimiento de von Bertalanffy, edades (años) y tallas (LT, longitud total en cm) de hembras (H) y machos (M) de *Carcharhinus falciformis* del Océano Pacífico. L_{∞} = longitud asintótica, k = coeficiente de crecimiento, t_0 = edad a la longitud cero.

L_{∞}	k	t_0	Edad máxima	LT	Zona	Referencia
288	0.15	-1.76	13	65–245	Océano Pacífico	Oshitani <i>et al.</i> (2003)
320	0.09	-2.25	30	50–338 H 50–340 M	Oaxaca	Soriano-Velásquez <i>et al.</i> (2006)
315	0.10	-1.69	13	51–308 M 54–300 H	Oaxaca	Zea-de la Cruz (2007)
280	0.08	-3.82	32	47–120	Oaxaca	Cruz-Jiménez (2010)
240	0.14	-2.98	16	88–230 H 142–260 M	Baja California Sur	Sánchez- de Ita <i>et al.</i> (2011)
340	0.04	-6.53	19	57–221 H 59–206 M	Pacífico oriental	Cervantes-Gutiérrez (2013)

A pesar de su importancia pesquera en la región y la preocupación por su estado poblacional, a la fecha sólo se ha caracterizado la demografía de *C. falciformis* de manera general para el Océano Pacífico (Smith *et al.*, 1998), y de forma particular para la población del Pacífico sur mexicano en la región del Golfo de Tehuantepec (Soriano-Velásquez *et al.*, 2006) (Tabla 2). La tasa intrínseca de incremento poblacional de *C. falciformis* ha sido también estimada en el Océano Atlántico (Cortés, 2010).

Tabla 2. Parámetros demográficos reportados para *Carcharhinus falciformis*. M = mortalidad natural, r = tasa intrínseca de incremento poblacional, R_0 = tasa neta reproductiva por generación, G = tiempo generacional, $l_{a,2M}$ = supervivencia a la madurez cuando $Z=2M$, r_{2M} = potencial de recuperación, T_D = tiempo de duplicación de la población en años.

M	r	R_0	G	$l_{a,2M}$	r_{2M}	T_D	Región	Referencia
0.179				0.116	0.043	16	O. Pacífico	Smith <i>et al.</i> (1998)
	0.048	2.161	16.115				Golfo de México	Beerkircher <i>et al.</i> (2003)
1.132	0.163	7.836	19.778			4	Golfo de Tehuantepec	Soriano-Velásquez <i>et al.</i> (2006)
	0.063						O. Atlántico	Cortés <i>et al.</i> (2010)
0.16–0.65	- 0.053*						O. Pacífico	Román-Verdesoto (2014)
0.26							Golfo de California	Furlong-Estrada <i>et al.</i> (2014)

*Calculada a partir de la tasa finita de incremento poblacional reportada ($\lambda=0.9487$).

Los parámetros demográficos estimados para la especie son altamente variables, ya que dependen de los parámetros de entrada, los cuales difieren mucho entre los estudios reportados y presentan gran incertidumbre. En el sur del Pacífico mexicano se ha estimado la tasa de incremento poblacional más alta para la especie, aunque para ello se emplearon los parámetros de crecimiento reportados para la especie en el Golfo de México debido a la ausencia de información para la región hasta ese momento. Beerkircher *et al.* (2003) señalaron que para la población de *C. falciformis* en el Atlántico, los resultados de los estudios reportados debieran ser considerados como preliminares por la incertidumbre en la estimación de la longevidad y la fecundidad.

Ya que la población de *C. falciformis* capturada en el PCM es impactada por varias flotas (Soriano-Velásquez *et al.*, 2006; Medina-Bautista, 2014; Román-Verdesoto, 2014), al tratarse de una especie de hábitos pelágicos y semioceánicos, es importante considerar que el efecto de flotas de altura y de mediana altura, pudiera ser mayor que el de la flota menor (Furlong-Estrada *et al.*, 2014), siendo probablemente su susceptibilidad de captura y el riesgo ecológico generalmente mayores cuando se combinan diversas pesquerías (Cortés *et al.*, 2010). Por lo anterior, en el presente estudio se incluye información de ambas pesquerías.

Debido a lo anterior y considerando la estrategia de vida K de *C. falciformis* (Stevens, 1999), en el presente estudio se busca comprobar la posibilidad de que en el PCM la especie tenga una capacidad para soportar la presión de pesca menor a la estimada previamente. La estimación de los parámetros demográficos se realiza por primera vez en el PCM con base en la estructura de edades estimadas directamente a partir del conteo de bandas de crecimiento en cortes sagitales de vértebras, obtenidas de organismos capturados tanto por la flota menor como de mediana altura. Se considera también la posibilidad de un ciclo reproductivo bienal para la especie y se determina la capacidad de respuesta de la población ante diversos escenarios de aprovechamiento, con lo que se aportará un sustento actual para diseñar y priorizar políticas de manejo pesquero.

HIPÓTESIS

Carcharhinus falciformis en el Pacífico central presenta una tasa de incremento poblacional baja, y en consecuencia, una limitada capacidad para soportar la presión de pesca, por lo que la población de esta región está en riesgo de sobreexplotación al ser una de las especies más capturadas por diversas pesquerías.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar los parámetros demográficos de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, y analizar su capacidad para soportar distintos niveles de mortalidad por pesca.

Objetivos específicos

1. Comparar la estructura de tallas de *C. falciformis* capturados por las distintas flotas tiburoneras que operan en la entrada del GC y en el PCM.
2. Determinar la edad de *C. falciformis* capturados por las distintas flotas en la zona de estudio mediante el conteo de bandas de crecimiento en sus vértebras, y estimar los parámetros de crecimiento.
3. Determinar las tasas intrínseca (r) y finita (λ) de incremento de la población de *C. falciformis* en la zona de estudio, entre otros parámetros demográficos.
4. Estimar el potencial de recuperación (r_{2M}) de la población.
5. Identificar el efecto de los parámetros biológicos de la especie y niveles de mortalidad de distintos componentes de la población en los parámetros demográficos a través de análisis de elasticidad.
6. Determinar el efecto en la población de diversos escenarios de aprovechamiento (mortalidad por pesca).

MATERIAL Y MÉTODO

Área de estudio

La zona de estudio abarca el área de captura de *C. falciformis* por las flotas artesanal del sur de Nayarit y de mediana altura del PCM. La zona de pesca de *C. falciformis* por la flota artesanal de Nayarit se encuentra en la zona de entrada al GC, incluyendo la Bahía de Banderas, los alrededores de la Isla María Cleofas del Archipiélago de las Islas Marías y el norte de Jalisco frente a Cabo Corrientes. La zona de pesca de la flota de mediana altura del PCM con base en el puerto de Manzanillo, Colima, por su parte abarca también el límite sur de la entrada al GC, incluyendo la zona frente al sur de Nayarit, así como las aguas del PCM (Jalisco, Colima y Michoacán) hasta 200 millas náuticas a partir de la línea de costa (Fig. 5 y 6).

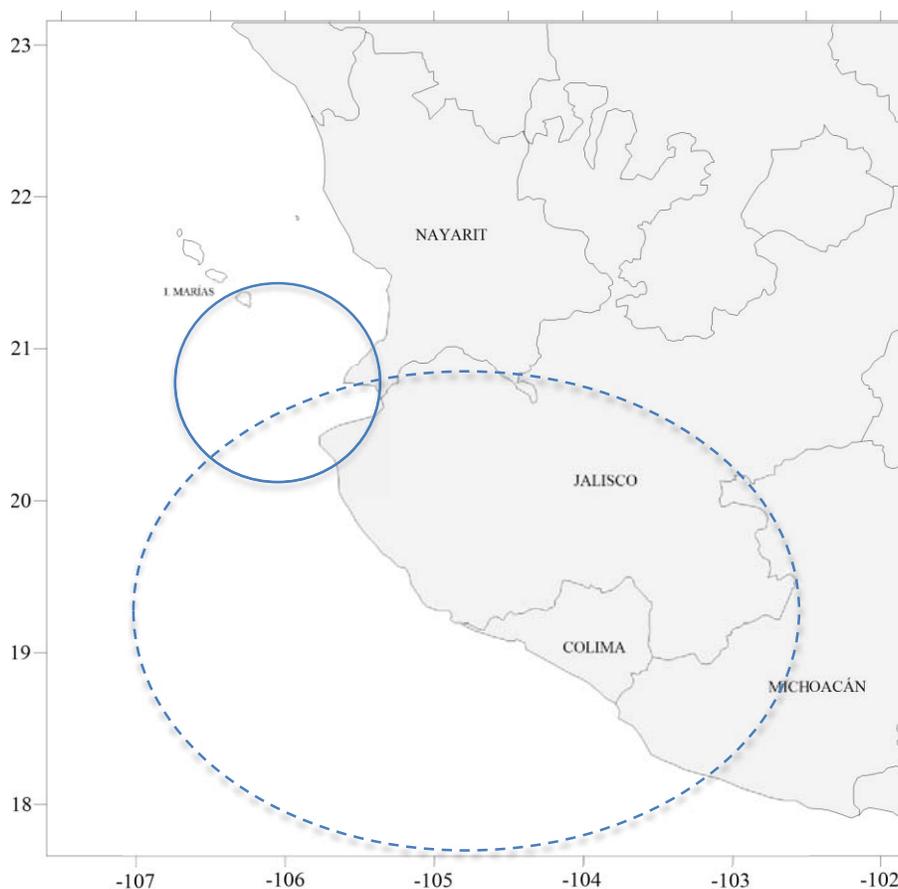


Figura 5. Zona de captura de tiburón para la flota menor y de mediana altura (línea punteada) en la entrada al Golfo de California y Pacífico central mexicano.

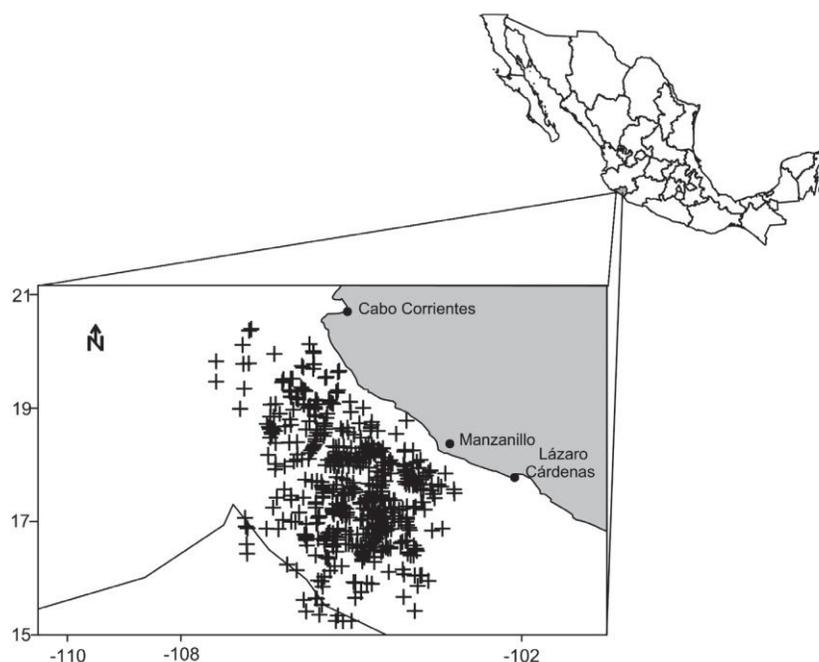


Figura 6. Zona de pesca de tiburón de la flota de mediana altura con base en el puerto de Manzanillo, Col. de acuerdo a los lanzes de pesca registrados durante 2003-2011 (Santana-Hernández y Valdez-Flores, 2014).

La entrada al GC (Lavín y Marinone, 2003) es considerada una zona de transición entre zonas tropicales y templadas, con tres masas de agua superficiales identificadas. La corriente de agua fría, de baja salinidad proveniente de la Corriente de California, presente de enero a abril; la corriente de agua cálida con salinidades intermedias venida de la Corriente de Costa Rica, durante los meses de agosto a diciembre; y una corriente más de agua cálida altamente salina proveniente del interior del Golfo de California (Stevenson, 1970; Kessler, 2006).

El Pacífico central mexicano abarca la costa que va desde el sur de Nayarit hasta Michoacán, influenciado fuertemente por la temporalidad de los grandes procesos de circulación superficial del Pacífico oriental, siendo la zona donde convergen las provincias biogeográficas del GC al norte, y la mexicana al sur (Jiménez-Quiroz y Espino-Barr, 2006).

El Pacífico Tropical Mexicano delimitado desde Puerto Vallarta, Jalisco hasta Tehuantepec, Oaxaca, tiene una longitud aproximada de 1260 km. Su línea de costa es paralela a la Trinchera Mesoamérica y de plataforma continental muy angosta (Carranza-Edwards *et al.*, 1975; De la Lanza-Espino, 1991). Queda incluido dentro de la Planicie Costera Suroccidental, limitada al norte por la Sierra Madre del Sur, al oeste por la Cordillera Neovolcánica y al este por el Portillo Istmico (Tamayo, 1970). De acuerdo al estudio de Santana-Hernández *et al.*

(2008) la región central de la Zona Económica Exclusiva del Pacífico Mexicano va desde Jalisco hasta Guerrero, por sus características oceanográficas de transición donde pueden dominar las condiciones cálidas o templadas con respecto a la temporada del año (de enero a junio influenciado fuertemente por las corrientes del Norte y de julio a diciembre por las corrientes del Sur), variando la magnitud de su influencia en cada zona debido a la configuración del océano y a la circulación superficial sometida a una considerable variabilidad en respuesta al cambio del sistema de vientos (Wirtky, 1965). Los estados de Jalisco y Colima son catalogados dentro de la zona económica Centro-Occidente de México, con extensiones de 341.9 y 157 km de litoral (INEGI, 1981a; INEGI, 1981b), mientras que el litoral del estado de Michoacán abarca los 246 km (SEPESCA, 1994).

A diferencia de la zona central del Océano Pacífico, donde los vientos son casi zonales y las propiedades del océano, así como la circulación son casi independientes de la longitud, el Pacífico oriental tropical se distingue por la fuerza del viento que está influenciado por la topografía del continente americano. Su circulación se caracteriza por escalas zonales cortas, remolinos permanentes y significativas surgencias ecuatoriales (Kessler, 2006).

Aunque como se ha señalado, existen diferencias oceanográficas entre la entrada al GC y el PCM, en el presente estudio se consideró a los organismos capturados en el sur de la entrada al GC (capturados por la flota ribereña) y del PCM (capturados por la flota de mediana altura) como de una misma región, denominada únicamente como PCM.

Obtención de las muestras

Por medio de muestreos realizados por los Centros Regionales de Investigación Pesquera (CRIP) de Bahía de Banderas y Manzanillo, del 2007 al 2011 se muestrearon 201 tiburones: 122 tiburones (68 hembras y 54 machos) de las capturas de la flota menor y 79 tiburones (46 hembras y 33 machos) de las capturas de la flota de mediana altura.

De cada organismo muestreado se determinó el sexo y se tomó la LT, de la punta del hocico a la punta de la aleta caudal colocando al organismo en posición natural y con la cola extendida. Cuando no fue posible obtener la LT porque el organismo había sido eviscerado y descabezado en altamar, se obtuvo la longitud alternativa (LA) del origen de la base de la primera aleta dorsal a la muesca precaudal (Fig. 7). La LT se estimó posteriormente a partir de

la LA mediante la ecuación $LT= 229LA+10.50$ ($r^2= 0.95$, $n= 391$) (Ramírez-Santiago *et al.*, 2006).

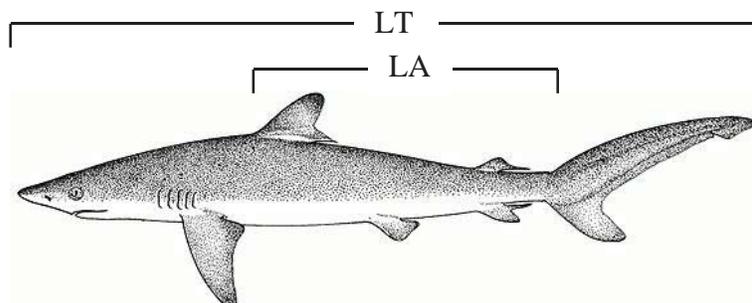


Figura 7. Longitudes registradas para *C. falciformis* en el PCM. LT= longitud total y LA= longitud alternativa (Modificado de FAO, 2014).

La frecuencia de tallas de los organismos capturados por las diferentes flotas, así como de cada sexo, fueron analizadas empleando estimadores de densidad por kernel (EDKs) de amplitud de banda fija (Rosenblatt, 1956; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). Las distribuciones de tallas fueron comparadas posteriormente mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras (Zar, 1984).

Determinación de la edad

La edad de *C. falciformis* se estimó a partir del conteo de bandas de crecimiento en vértebras de 196 organismos (112 hembras y 84 machos). Para la estimación de la edad no se consideraron cinco organismos por presentar una baja legibilidad y precisión en el número de bandas contadas. De cada organismo se obtuvieron alrededor de cinco vértebras cervicales una vez eviscerados y descabezados. Las vértebras se limpiaron con ayuda de pinzas y cuchillo así como con una solución de hipoclorito de sodio al 4%, se enjuagaron con abundante agua de la llave para eliminar residuos de hipoclorito de sodio. Una vez limpias y secadas, las vértebras se cortaron sagitalmente mediante una cortadora de baja velocidad (Buehler) con cuchilla de borde diamantado, obteniéndose cortes de aproximadamente 350-450 μ . Los cortes fueron observados al microscopio estereoscópico con luz transmitida OLYMPUS SZ60, fotografiados con una cámara de video digital Hitachi KP-D50 y el programa Image Pro Plus 4.5.1.22 para cuantificar

los pares de bandas opacas y translúcidas asociadas a variaciones estacionales (verano–invierno) (Cailliet y Goldman, 2004).

Aunque no existen estudios de validación directa de la edad para *C. falciformis*, diversos estudios previos han validado indirectamente la formación anual de las bandas de crecimiento en la vértebras de la especie (Oshitani *et al.*, 2003; Zea-de la Cruz, 2007; Hall *et al.*, 2012), por lo que en el presente estudio se asumió que cada par de banda representan un año de vida. Sólo se cuantificaron las bandas observadas a lo largo de la intermedialia y cuerpo calcáreo (Casselman, 1983), a fin de evitar el conteo de bandas falsas. La estimación de la edad se hizo a partir del número de pares de bandas contadas, sin incluir la primera banda translúcida observable cercana al foco de la vértebra, asumiendo que ésta correspondió a la marca de nacimiento (Branstetter, 1987a).

Se realizaron dos conteos no consecutivos de las muestras para determinar el grado de precisión intralector. Los conteos fueron comparados también con los de un segundo lector para determinar la precisión interlector. La precisión se estimó mediante el coeficiente de variación (CV) (Campana, 2001):

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

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.

Cuando hubo coincidencia en la edad estimada de los organismos por ambos lectores, ésta se determinó como la edad definitiva, recurriendo a la opinión de un tercer lector cuando existieron diferencias. Cuando no existía acuerdo entre la edad estimada por los tres lectores, la edad final fue estimada discutiéndose con base en la fotografía del corte vertebral.

Mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras se compararon las edades estimadas para los organismos de ambas flotas, tanto para hembras como para machos. Para la estimación del crecimiento se utilizaron los datos de longitud a edad obtenidos de ambas

pesquerías, considerando que se complementaban y tenían una mayor representatividad de los diferentes grupos de edad.

Para estimar el crecimiento se ajustó el modelo tradicional de von Bertalanffy (1938) a los datos de longitud-edad obtenidos:

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

donde: L_∞ es la longitud asintótica (cm), k es el coeficiente de crecimiento (año^{-1}) y t_0 es la edad teórica a la longitud cero.

El modelo de crecimiento se ajustó a los datos para sexos separados y combinados. Las curvas de crecimiento de hembras y machos fueron comparadas mediante una T^2 de Hotelling (Bernard, 1981). Los EDKs, las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y la T^2 de Hotelling se realizaron con el programa Stata SE 11.0 (StataCorp, 2009).

Análisis demográfico

Los parámetros demográficos, como las tasas intrínseca (r) y finita (λ) de incremento poblacional, entre otros, se estimaron tanto por una Matriz de Leslie como por una tabla de vida. La Matriz de Leslie se expresó de la forma siguiente:

$$N_{t+1} = AN_t$$

donde: N es un vector que describe la composición de edades de la población (ya sea t o $t+1$) y A es la matriz de transición, normalmente conocida como matriz de proyección:

$$A = \begin{bmatrix} m_0 & m_1 & m_2 & \dots & m_w \\ l_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & l_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & l_{w-1} & 0 \end{bmatrix}$$

donde cada columna representa una clase de edad y los valores de supervivencia es la división entre la probabilidad de que un individuo pase de una etapa a la siguiente y la probabilidad de

que permanezca en la misma etapa (Hoenig y Gruber, 1990; Simpfendorfer, 2005). La r es igual al eigenvalor dominante que aporta información en los valores reproductivos y estructura de edad estable. La matriz se resolvió con el programa PopTools 3.2.5 (Hood, 2010).

La tabla de vida r se estimó mediante la solución de la ecuación de Euler-Lotka:

$$\sum_{x=0}^w l_x e^{-rx} m_x = 1.0$$

donde: l_x y m_x son la supervivencia y fecundidad a la edad x (crías hembras producidas por cada hembra) respectivamente.

Ya que existen evidencias de que la ovulación no ocurre de manera inmediata después del alumbramiento (Cadena-Cárdenas, 2001; Galván-Tirado, 2007; Ortíz-Pérez, 2011), y debido a que se desconoce el periodo exacto que tarda en ocurrir, se consideró un ciclo reproductivo anual y como escenario alternativo un ciclo bienal. El periodo bienal ha sido considerado en otros estudios demográficos de la especie (Beerkircher *et al.*, 2003; Aires-da-Silva *et al.* 2013; Román-Verdesoto, 2014).

Para ambos casos se consideró una fecundidad de 11 embriones, con base en el promedio del número máximo de embriones reportado por camada (Tabla 3), para evitar una posible subestimación por los abortos que pudieron haber ocurrido (Bonfil *et al.*, 1993). No se consideraron los valores de fecundidad reportados en estudios de diferentes poblaciones del Océano Pacífico. La tasa de producción de crías hembras se estimó a partir del tamaño total de la camada multiplicado por la proporción de embriones hembras (Simpfendorfer, 2005). Por su parte, a es la edad de madurez y w es la edad máxima reproductiva.

La edad de madurez de las hembras del PCM en ambos escenarios se estimó mediante la ecuación inversa de von Bertalanffy de la siguiente manera:

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

donde L_m es la talla de madurez de las hembras reportada para el GC y Nayarit (Tabla 3).

La proporción de la población superviviente (l_x) al inicio de cada clase de edad derivó de la estimación natural y/o tasas de mortalidad total:

$$l_x = l_{x-1}e^{-Z}$$

donde: Z es la mortalidad total y l_{x-1} es la supervivencia del año anterior.

La r puede ser expresada como la tasa finita de incremento poblacional (λ) estimada de la siguiente forma:

$$\lambda = e^r$$

También se estimó la tasa neta reproductiva (R_0), que representa el total de hembras que producen descendientes por individuo en una sola cohorte:

$$R_0 = \sum_{x=\alpha}^w l_x m_x$$

El tiempo generacional (G), que representa el periodo medio entre el nacimiento de un padre y el nacimiento de sus descendientes:

$$G = \frac{\sum_{x=\alpha}^w l_x m_x x}{R_0}$$

La tasa de duplicación poblacional (t_{x2}), útil para representar diferencias entre poblaciones, mortalidad, reproducción y diferentes escenarios:

$$t_{x2} = \frac{\ln(2)}{r}$$

Y la distribución estable de la edad poblacional, es decir la proporción de individuos en cada clase de edad C_x :

$$C_x = \frac{(e^r)^{-x} l_x}{\sum_{x=0}^w (e^r)^{-x} l_x}$$

En estas ecuaciones, l_x es la función de supervivencia (en condición natural), m_x es la fecundidad y w es la longevidad.

La mortalidad natural (M) de las hembras de la especie en el PCM se calculó por medio del método indirecto de Hoenig (1983):

$$\ln Z = 1.46 - 1.01 \ln T_{\max}$$

donde: $Z \approx M$ y T_{\max} es la edad máxima en años. Este método es de manera estandarizada el más utilizado para tiburones debido a sus características de historia de vida (Simpfendorfer, 2005).

Tabla 3. Parámetros reproductivos reportados para las hembras de *Carcharhinus falciformis* en el Océano Pacífico. LT= longitud total en cm.

Fecundidad	Talla media y mínima (¹) de madurez	Edad de madurez (años)	Referencia
<i>Golfo de Tehuantepec</i>			
2-8	140 ¹	–	Ronquillo-Benítez (1999)
–	177	6 y 7	Zea-de la Cruz (2007)
2-14	190	–	Galván-Tirado (2007)
3-14	169 ¹	–	Alejo-Plata <i>et al.</i> (2007)
2-7	177	6	Soriano-Velásquez <i>et al.</i> (2006)
–	120	3	Cruz-Jiménez (2010)
3-10	170	–	Ortíz-Pérez (2011)
<i>Costa occidental de Baja California</i>			
1-12	180	–	Cadena-Cárdenas (2001)
–	–	7 y 8	Sánchez-de Ita <i>et al.</i> (2011)
2-9	180	–	Hoyos-Padilla <i>et al.</i> (2012)
<i>O. Pacífico</i>			
2-11	213 ¹	–	Strasburg (1958)
1-16	186	6-7	Oshitani <i>et al.</i> (2003)
2-18	164*	–	García-Cortés <i>et al.</i> (2011)
–	–	12	Cervantes-Gutiérrez (2013)
<i>Nayarit</i>			
3-7	183 ¹	–	Furlong-Estrada y Barragán-Cuencas (1997)
7 y 11	182 ¹	–	Tovar-Ávila <i>et al.</i> (2010)

* cm de longitud furcal (LF).

La resiliencia de la especie se estimó con base en la categorización de productividad biológica propuesta por Musick (1999) para peces marinos (Tabla 4):

Tabla 4. Valores de productividad biológica de peces marinos (Modificado de Musick, 1999).

Parámetro	Productividad biológica			
	Alta	Media	Baja	Muy baja
r (años ⁻¹)	>0.50	0.16–0.50	0.05–0.15	<0.05
Edad de madurez (años)	<1	2–4	5–10	>10
k de von Bertalanffy	>0.30	0.16–0.30	0.5–0.15	<0.5
Edad máxima (años)	1–3	4–10	11–30	>30

Potencial de recuperación r_{2M}

El potencial de recuperación (r_{2M}) de la especie para el primer escenario se estimó en tres pasos (Au y Smith, 1997; Smith *et al.*, 1998). Primero se calculó r a partir de la siguiente ecuación modificada de Euler-Lotka:

$$e^{-(Z+r)} = l_{\alpha} b e^{-r\alpha} \left[1 - e^{-(Z+r)(w-\alpha+1)} \right] = 1.0$$

donde: el valor de Z corresponde a la mortalidad total sustituida por l_x (supervivencia a la edad x).

El siguiente paso fue asumir que el rendimiento máximo sostenible (RMS) se alcanza a una $Z = 2M$. Se consideró que toda la compensación en la población ocurre a una tasa de incremento como resultado de incrementar la supervivencia a la edad de madurez (l_{α}). Por lo tanto mediante la sustitución de $r = 0$ y $Z = 2M$ dentro de la ecuación anterior, se calculó el incremento de l_{α} ($l_{\alpha, 2M}$).

Finalmente el valor de r_{2M} se obtuvo eliminando la presión pesquera de la población pero conservando el incremento del valor de $l_{\alpha, 2M}$. Se estimó también $r_{1.25M}$ y $r_{1.5M}$, como escenarios de distinta mortalidad, ya que se ha señalado que para tiburones podrían ser valores más probables a los cuales se alcanza el RMS (Simpfendorfer, 2005).

Análisis de elasticidad y escenarios de explotación

A través de un análisis de elasticidad se identificó la contribución de los diversos componentes de la población (neonatos, juveniles y adultos) en la r y λ , para el primer escenario únicamente. La elasticidad de cada componente de la población se obtuvo mediante la suma aritmética de las elasticidades de los grupos de edad que lo integran, siendo ésta una propiedad de la matriz de elasticidad (Heppell *et al.*, 2000). La matriz de elasticidad se estimó también con el programa PopTools (Hood, 2010).

Se desarrollaron distintos escenarios variando la mortalidad total (Z), asumiendo distintos valores de mortalidad por pesca (F) con respecto a diferentes edades de primera captura (Epc) (Cortés, 1995). Los posibles valores de F fueron seleccionados de entre un mínimo de 0.05 hasta 1, como se han analizado en otros estudios por ser estimaciones comunes entre tiburones (Simpfendorfer, 1999; Worm *et al.*, 2013), en tanto que las Epc consideradas fueron el segundo año de vida, un año posterior a la edad de madurez y a la edad que las hembras presentan la mayor abundancia en las capturas de las diferentes flotas. Para cada escenario se estimó mediante el programa PopTools la Cx , el valor reproductivo (Vx) o contribución relativa de cada grupo de edad al incremento poblacional (Krebs, 1985), y la esperanza de vida (ex) o tiempo en promedio que le queda por vivir a un organismo de determinada edad (Rabinovich, 1982).

RESULTADOS

Estructura de tallas

Las tallas de los organismos capturados por la flota ribereña fueron de 58–242 cm de LT para las hembras (Promedio = 121, Desv. Est. = 45) y de 67–206 cm de LT para los machos (Promedio = 111, Desv. Est. = 32), en tanto que los capturados por la flota de mediana altura fueron de 73–230 cm de LT para las hembras (Promedio = 174, Desv. Est. = 32) y de 98–206 cm de LT para machos (Promedio = 162, Desv. Est. = 31) (Fig. 8).

Se detectaron diferencias significativas entre las tallas obtenidas por la flota ribereña y de mediana altura en el PCM, tanto para hembras ($D = 114$, $p = 0.000$) como para machos ($D = 87$, $p = 0.000$) de *Carcharhinus falciformis*, siendo mayores las hembras de la flota ribereña (Fig. 8).

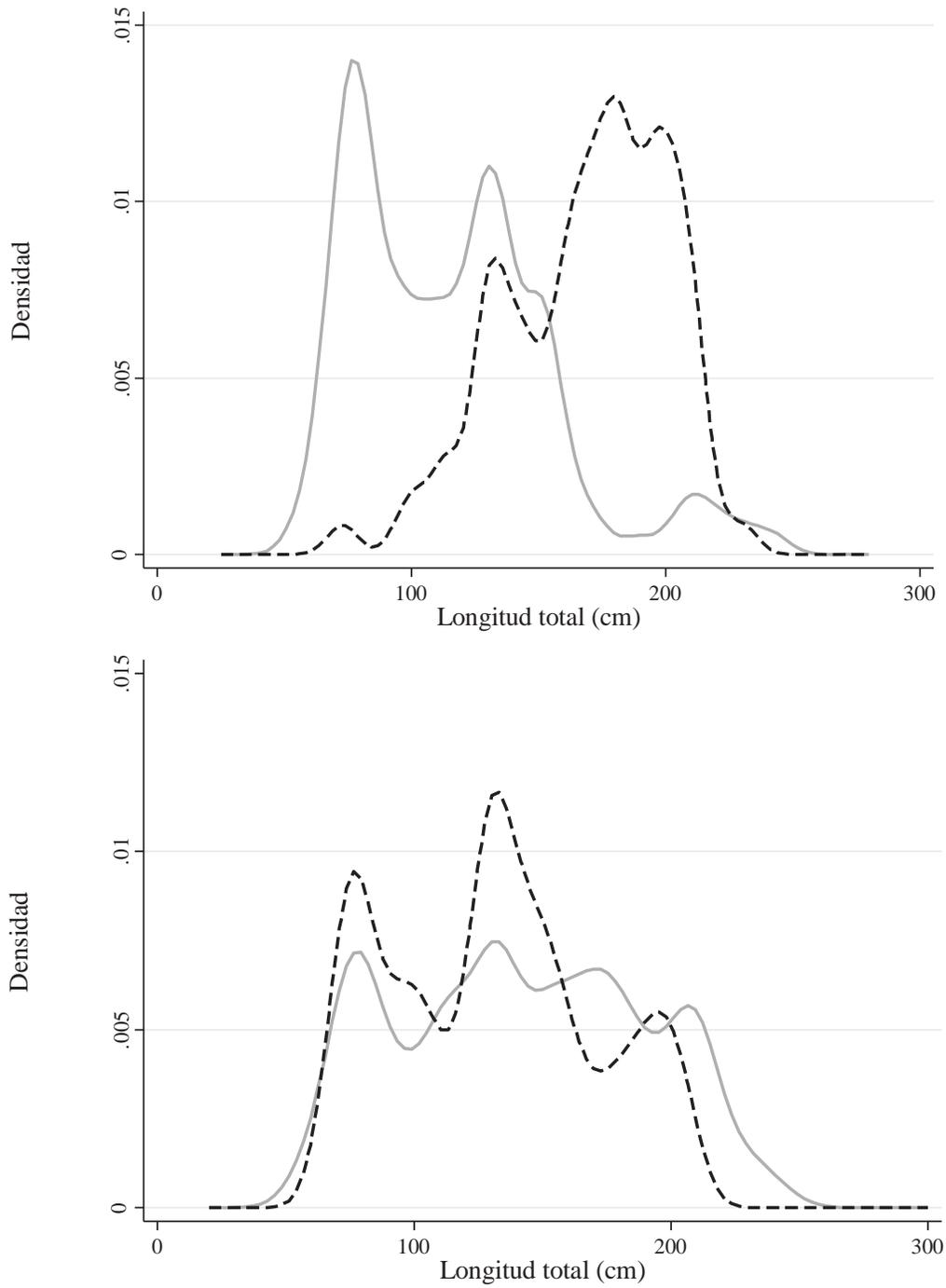


Figura 8. Estimador de densidad por kernel gaussiano con la mitad de la amplitud de banda óptima gaussiana para longitud total de *Carcharhinus falciformis* capturado por la flota ribereña ($h = 6.84$) y de mediana altura ($h = 6$) (superior) y para hembras ($h = 8.35$) y machos ($h = 7.43$) (inferior) en el Pacífico central mexicano. La línea gris correspondiente a la flota ribereña y la punteada a la de mediana altura en el gráfico superior, y la línea gris corresponde a las hembras y la punteada a los machos en el gráfico inferior.

Edad

Los conteos de las bandas de crecimiento presentaron un error de precisión intralector (CV = 9.14%) ligeramente mayor al interlector (CV = 5.36%).

Las edades estimadas para los tiburones obtenidos por la flota ribereña abarcaron de uno a 24 años para las hembras (Promedio = 9, Desv. Est. = 6) y de dos a 17 años para los machos (Promedio = 7, Desv. Est. = 4), mientras que para las capturas de la flota de mediana altura fueron de dos a 31 (Promedio = 16, Desv. Est. = 5) para las hembras y de seis a 23 para los machos (Promedio = 14, Desv. Est. = 5) (Fig. 9).

Al igual que en el caso de las tallas, las edades estimadas de las hembras ($D = 112$, $p = 0.000$) y machos ($D = 84$, $p = 0.000$) capturados por las flotas ribereña y de mediana altura en el PCM fueron significativamente diferentes (Figura 10).

El modelo de von Bertalanffy describió adecuadamente los datos de longitud a edad de *C. falciformis* en el PCM (Tabla 5 y Fig. 10). No se encontraron diferencias significativas entre las curvas de crecimiento de hembras y machos (Tabla 6).

Tabla 5. Parámetros de crecimiento de von Bertalanffy para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano. L_{∞} = longitud asintótica (cm), k = coeficiente de crecimiento (años^{-1}), t_0 = edad a la longitud cero (años).

	L_{∞}	k	t_0
Hembras	335.77	0.037	-4.264
Machos	314.02	0.039	-4.427
Combinados	336.61	0.036	-4.439

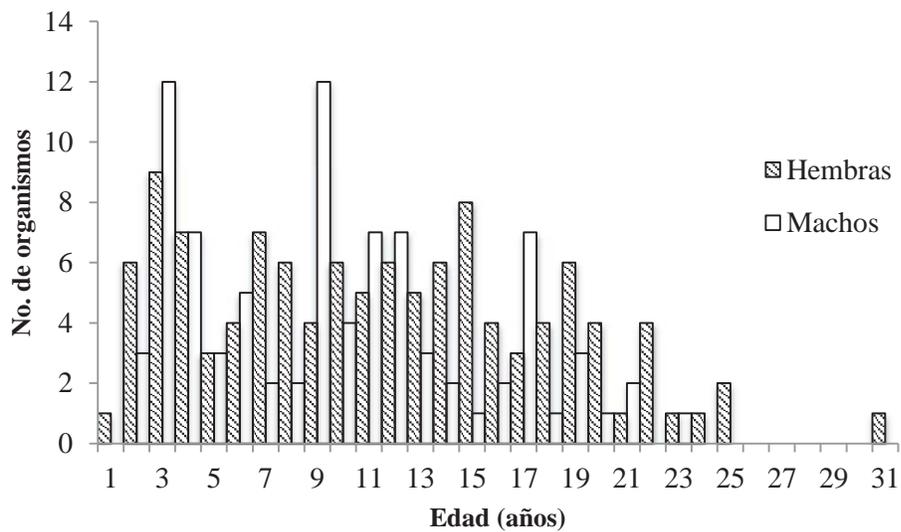
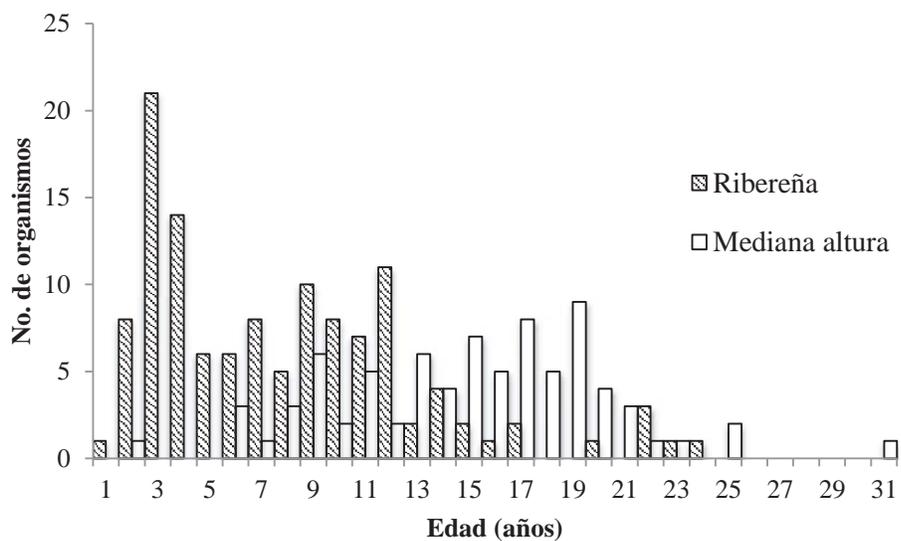


Figura 9 Distribución de edades de *Carcharhinus falciformis* capturado por la flota ribereña y de mediana altura (superior) y por sexos (inferior) en el Pacífico central mexicano.

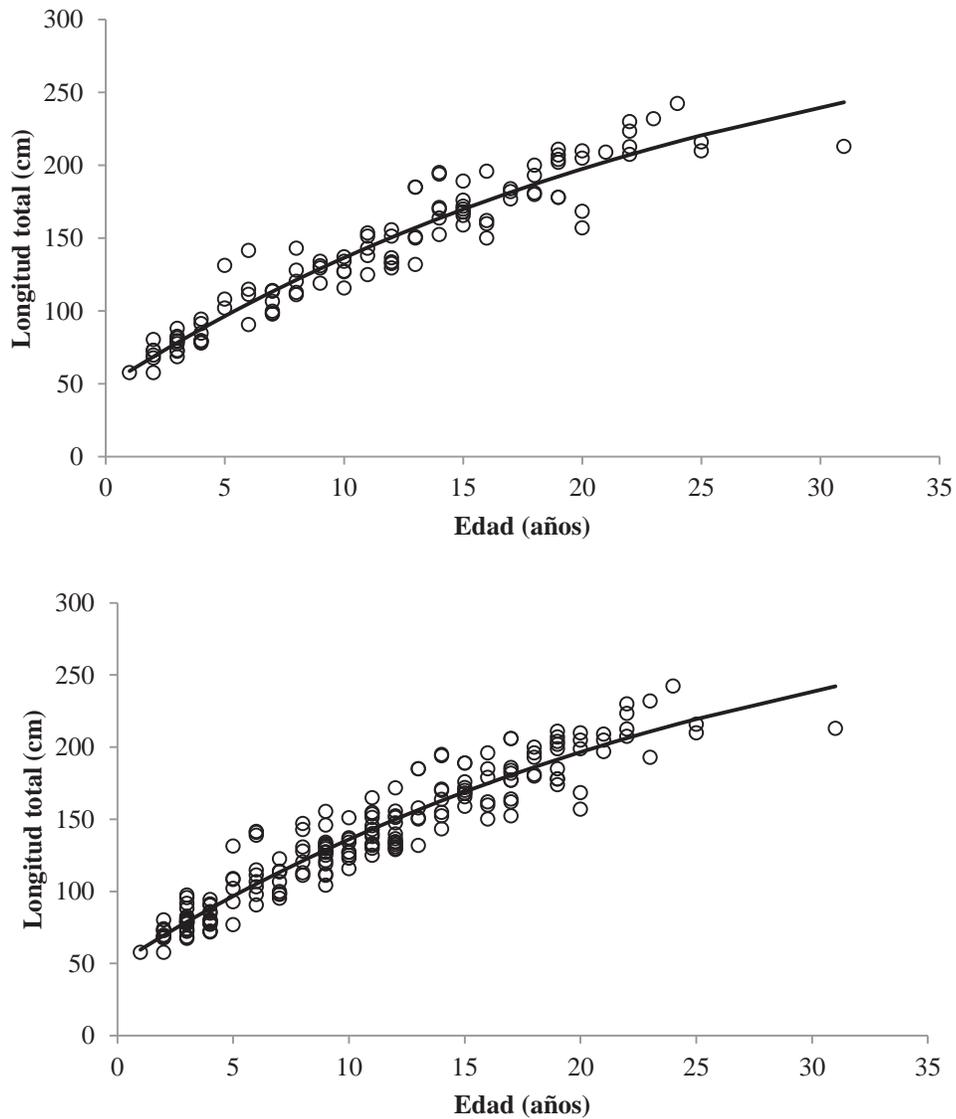


Figura 10. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para hembras (superior, n = 112) y para sexos combinados (inferior, n = 196) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano.

Tabla 6. Prueba de T^2 de Hotelling para la comparación de los parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy de hembras y machos de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano.

Matriz de varianza-covarianza (S)			Inversa de S		
4734.1634	-1.0511499	-77.879809	.078713834	441.986305	-1.19350173
	.00023632	.01819135		2515640.26	-7086.29762
		1.6004258			23.0936429
[0.0000 0.0000 0.0000] = [P1 - P2]'					
$T^2 = 0.0000$		$T^2_{0.01; 3,192} = 11.7771$	$F_{0.01; 3,192} = 3.8852$		

Análisis demográfico

La edad de madurez obtenida para *C. falciformis* en el PCM fue de 17 años. Los parámetros demográficos estimados para el primer escenario indicaron que, aún en ausencia de mortalidad por pesca, la población de tiene una capacidad relativamente baja para recuperarse con un incremento de tan sólo el 6% al año. Se estimó que, en promedio, las hembras contribuyen al aumento de la población con cuatro crías hembras y deben transcurrir en promedio 22 años entre el nacimiento de una hembra hasta el nacimiento de dichas crías. Así mismo, la población tarda en duplicarse 11 años (Tabla 7 y Anexo: Tabla A1 y Fig. A1).

Tabla 7. Parámetros demográficos estimados para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, considerando únicamente mortalidad natural (M), primer escenario.

Parámetro	
Tasa intrínseca de incremento poblacional (r)	0.06
Tasa finita de incremento poblacional (λ)	1.06
Tasa neta reproductiva (R_0)	3.81
Tiempo generacional (G)	21.65
Tasa de duplicación poblacional (t_{x2})	10.98

La proporción de grupos de edad en la población de *C. falciformis* es dominada por las primeras clases de edad en el PCM, correspondientes a organismos mayormente inmaduros (Fig. 11).

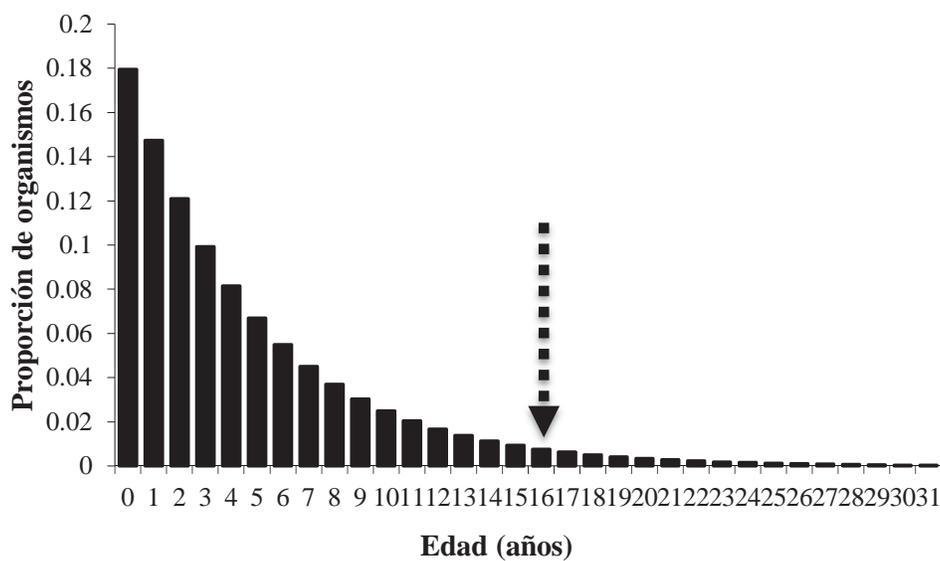


Figura 11. Predicción de la distribución estable por edades de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, escenario uno. La flecha indica la edad de madurez estimada de acuerdo a la talla de madurez estimada para la región.

De acuerdo al segundo escenario (ciclo reproductivo bienal), la población tiene una capacidad menor para recuperarse a cambios, con un incremento de tan solo 3% al año (Tabla 8). En promedio las hembras contribuyen al aumento de la población con tres crías hembras y deben transcurrir en promedio 22 años entre el nacimiento de una hembra hasta el nacimiento de sus crías. Además la población tarda en duplicarse 20 años.

Igualmente que en el primer escenario, la proporción de grupos de edad en la población es dominada por las primeras clases de edad, siendo organismos mayormente inmaduros (Fig. 12).

Tabla 8. Parámetros demográficos estimados para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, considerando únicamente mortalidad natural (M), segundo escenario.

Parámetro	
Tasa intrínseca de incremento poblacional (r)	0.03
Tasa finita de incremento poblacional (λ)	1.03
Tasa neta reproductiva (R_0)	2.08
Tiempo generacional (G)	21.65
Tasa de duplicación poblacional (t_{x2})	20.27

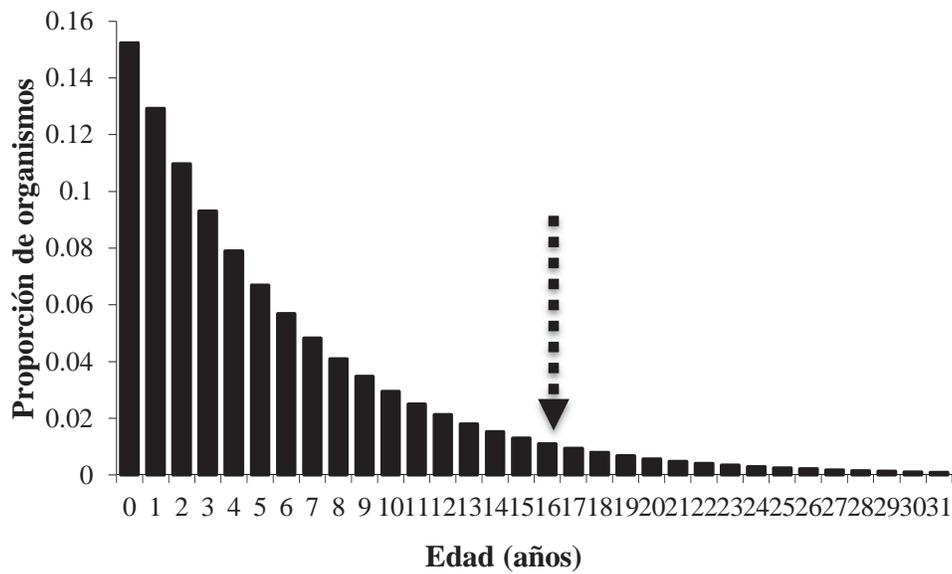


Figura 12. Predicción de la distribución estable por edades de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, escenario dos. La flecha indica la edad de madurez estimada para la región.

Potencial de recuperación r_{2M}

La habilidad de *C. falciformis* en el PCM para recuperarse ante un incremento de F del doble de M (r_{2M}) fue de 0.023, en tanto que sería de 0.013 y 0.007 si el RMS se alcanza a 1.5 y 1.25 de M , respectivamente.

Análisis de elasticidad

La mayor contribución a la r de *C. falciformis* en el PCM la producen los juveniles, seguida de los adultos y siendo mínima de los neonatos, por lo que cambios en la M de los juveniles y adultos causa mayor impacto en r (Tabla 9 y Anexo: Fig. A2).

Tabla 9. Elasticidad de distintos estadios de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano.

Estado	Elasticidad
Juveniles	0.771
Adultos	0.181
Neonatos	0.048

Escenarios de explotación

Algunos escenarios de explotación se presentan en la tabla 10. Como era de esperarse, se observó que al aumentar la F se producen tasas de incremento poblacional menores a las obtenidas, considerando únicamente mortalidad natural, así como cambios en otros parámetros demográficos. Sin embargo, el aumento de la Epc puede compensar el impacto negativo de F , pues se observó que al aumentar dicha edad se obtienen valores positivos de r .

Tabla 10. Parámetros demográficos de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano considerando la mortalidad natural (M) estimada y distintas tasas de explotación ($E=F/M+F$) variando la mortalidad por pesca (F) y edades de primera captura en años (Epc). r = tasa intrínseca de incremento poblacional, λ = tasa finita de incremento poblacional, R_0 = tasa neta reproductiva, G = tiempo generacional, t_{x2} = tasa de duplicación poblacional.

Parámetro	M	E			
		27%	43%	53%	60%
		F 0.05 Epc 2	F 0.10 Epc 9	F 0.15 Epc 16	F 0.20 Epc 18
r	0.063	0.016	0.002	0.025	0.034
λ	1.065	1.016	1.002	1.025	1.035
R_0	3.811	1.382	1.043	1.631	1.931
G	21.65	20.93	20.33	19.83	19.42
t_{x2}	10.98	44.62	330.95	27.95	20.32

Las curvas de supervivencia y tasa reproductiva bajo diferentes condiciones de explotación (F y Epc) se presentan en la figura 13. La influencia de F a edades tempranas produjo los mayores decrementos en la supervivencia y la tasa reproductiva. Ambas curvas comienzan a incrementar conforme la Epc se aproxima a la edad de madurez.

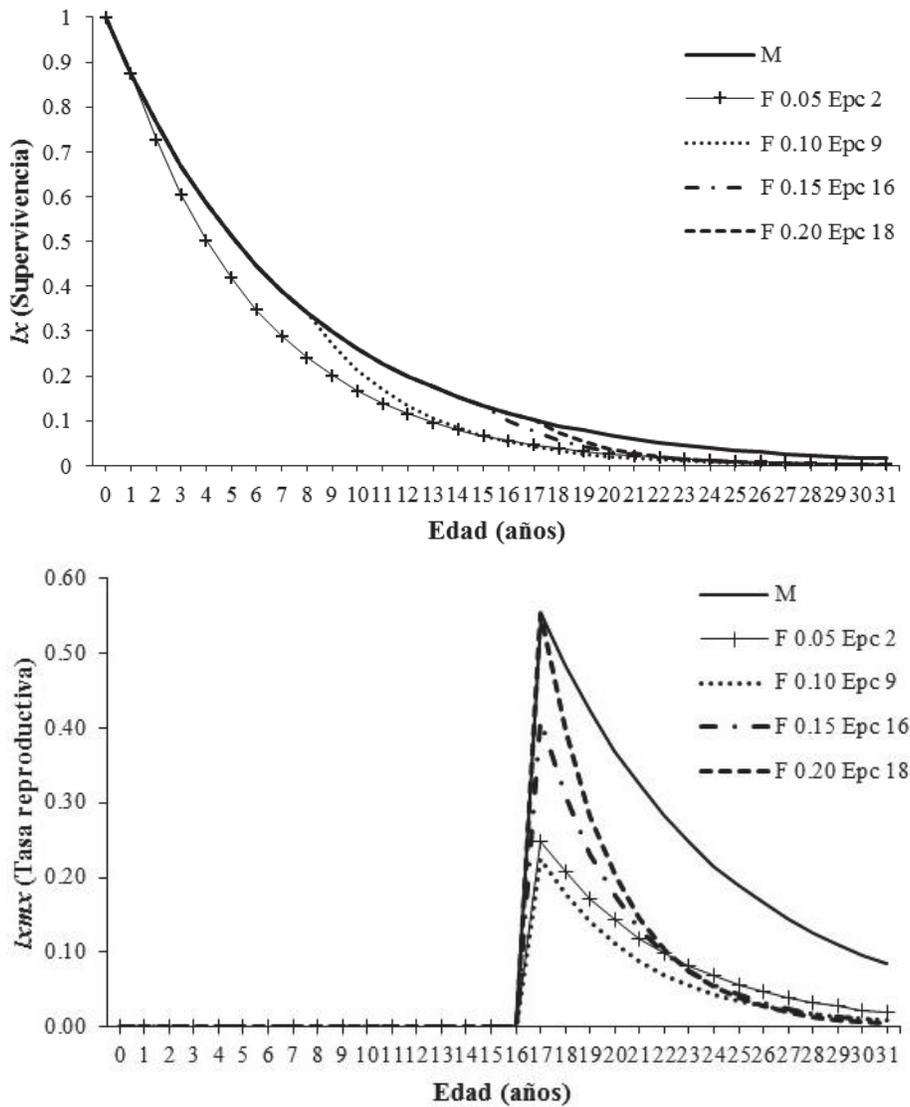


Figura 13. Curva de supervivencia (superior) y tasa reproductiva (inferior) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano con la mortalidad natural (M) estimada y variando la mortalidad por pesca (F) y edades de primera captura (Epc).

El análisis de sensibilidad reveló que, al igual que en condiciones de no explotación (M), el aumento en la F y Epc produce una distribución estable por edades de la población de *C. falciformis* en el PCM representada principalmente por organismos de cero a tres años, (Fig. 14). Sin embargo, se presenta un ligero aumento en la proporción de organismos de cinco a 18 años. El valor reproductivo alcanza lentamente en todos los escenarios su mayor nivel a los 16 años y posteriormente decrece drásticamente, siendo gradual el decremento con las tasas de explotación del 53 y 60% (Fig. 14). El vector de esperanza de vida disminuye de manera más

evidente en los dos primeros escenarios (E de 27 y 43%), aunque con respecto a todos los casos se observa ligeramente mayor en las dos primeras edades, decreciendo posteriormente conforme aumenta la edad (Fig. 14).

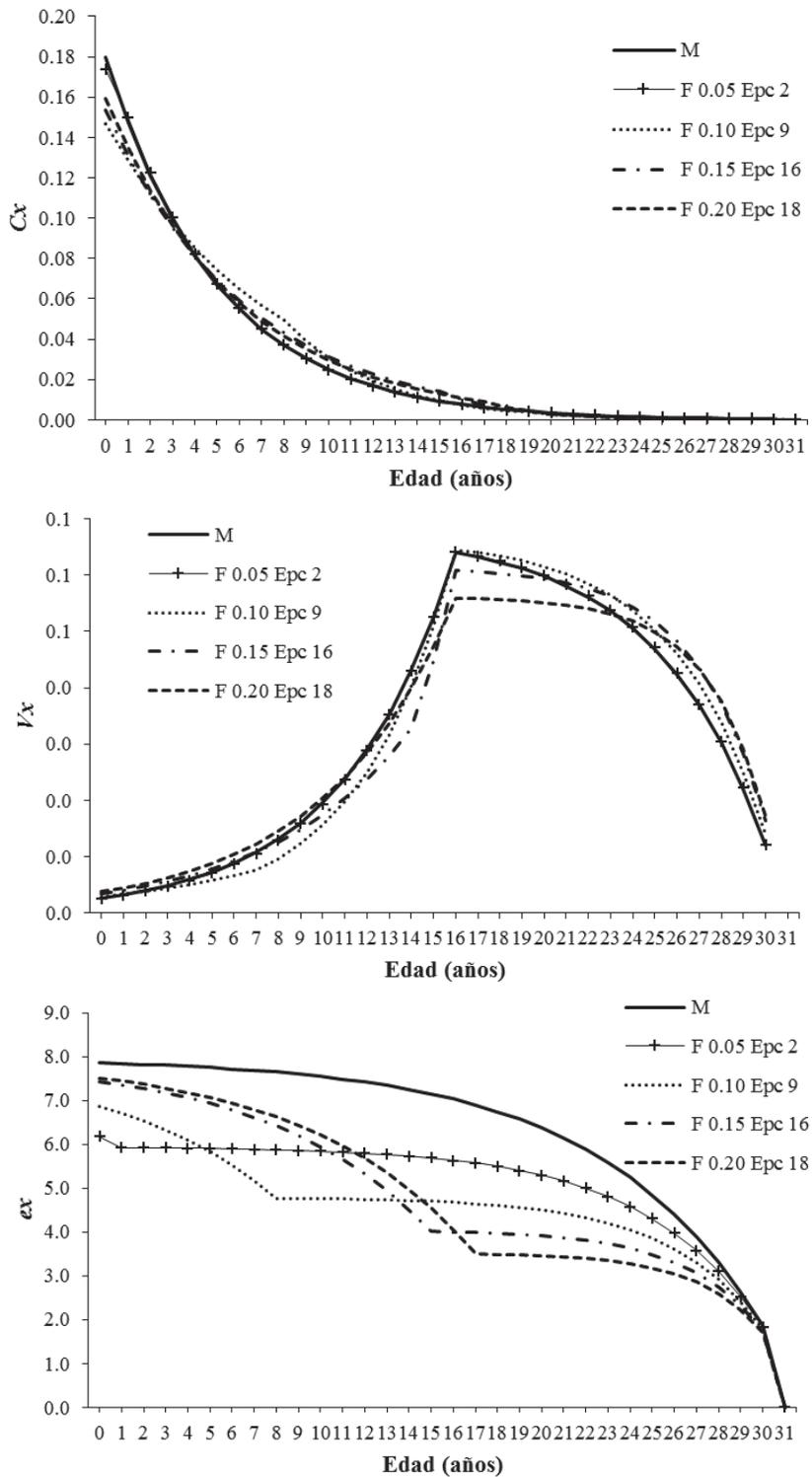


Figura 14. Distribución estable por edades (superior), valor reproductivo (intermedia) y esperanza de vida (inferior) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano con la mortalidad natural (M) estimada y variando la mortalidad por pesca (F) y edades de primera captura (Epc).

La exploración del comportamiento de la λ ante distintos niveles de explotación (Tabla 11 y Fig. 15) mostró que la población puede mantener su equilibrio ($\lambda \geq 1$) a cualquier Epc siempre y cuando no se aplique una $F > 0.05$ antes de los siete años. De igual manera, la población alcanza un equilibrio con una $F = 0.1$ a una $Epc > 14$ años, $F = 0.2$ a una $Epc > 16$ años, $F = 0.4$ a una $Epc > 17$ años, e incluso cuando $F = 0.7$ a una $Epc > 18$ años ($\lambda \leq 1$ en todos estos casos). Una vez alcanzados los 19 años cualquier valor de F (0.1 a 1.0) permite mantener el equilibrio.

Tabla 11. Simulación de la tasa finita de incremento poblacional (λ) de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano bajo diferentes niveles de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados indican los casos en los que la población decrece.

		F										
Epc	λ	0.05	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
0	1.03	0.97	0.88	0.80	0.72	0.64	0.58	0.52	0.48	0.43	0.39	
1	1.03	0.97	0.88	0.80	0.72	0.64	0.58	0.52	0.48	0.43	0.39	
2	1.03	0.97	0.89	0.81	0.74	0.65	0.59	0.54	0.49	0.45	0.41	
3	1.03	0.98	0.89	0.82	0.75	0.67	0.61	0.56	0.51	0.47	0.43	
4	1.04	0.98	0.90	0.83	0.77	0.69	0.63	0.58	0.54	0.49	0.46	
5	1.04	0.99	0.91	0.84	0.78	0.70	0.65	0.60	0.56	0.52	0.48	
6	1.04	0.99	0.92	0.86	0.80	0.72	0.67	0.63	0.58	0.54	0.51	
7	1.04	0.99	0.93	0.87	0.81	0.74	0.69	0.65	0.61	0.57	0.53	
8	1.04	1.00	0.94	0.88	0.83	0.76	0.72	0.68	0.64	0.60	0.56	
9	1.04	1.00	0.95	0.89	0.84	0.78	0.74	0.70	0.66	0.63	0.60	
10	1.05	1.01	0.96	0.91	0.86	0.81	0.77	0.73	0.69	0.66	0.63	
11	1.05	1.01	0.97	0.92	0.88	0.83	0.79	0.76	0.73	0.69	0.67	
12	1.05	1.02	0.98	0.94	0.90	0.85	0.82	0.79	0.76	0.73	0.70	
13	1.05	1.02	0.99	0.95	0.92	0.88	0.85	0.82	0.79	0.77	0.74	
14	1.05	1.03	0.99	0.96	0.94	0.90	0.88	0.85	0.83	0.81	0.79	
15	1.05	1.03	1.00	0.98	0.95	0.93	0.91	0.89	0.87	0.85	0.83	
16	1.06	1.04	1.01	0.99	0.98	0.95	0.94	0.92	0.91	0.89	0.88	
17	1.06	1.04	1.03	1.01	1.00	0.98	0.97	0.96	0.95	0.94	0.93	
18	1.06	1.05	1.04	1.03	1.02	1.01	1.00	1.00	0.99	0.99	0.99	
19	1.06	1.05	1.04	1.04	1.03	1.02	1.02	1.02	1.02	1.01	1.01	
20	1.06	1.06	1.05	1.04	1.04	1.04	1.03	1.03	1.03	1.03	1.03	
21	1.06	1.06	1.05	1.05	1.05	1.04	1.04	1.04	1.04	1.04	1.04	
22	1.06	1.06	1.06	1.05	1.05	1.05	1.05	1.05	1.05	1.05	1.05	
23	1.06	1.06	1.06	1.06	1.05	1.05	1.05	1.05	1.05	1.05	1.05	
24	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.05	1.05	1.05	1.05	
25	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	
26	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	
27	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	
28	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	
29	1.07	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	
30	1.07	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	
31	1.07	1.07	1.07	1.07	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	1.06	

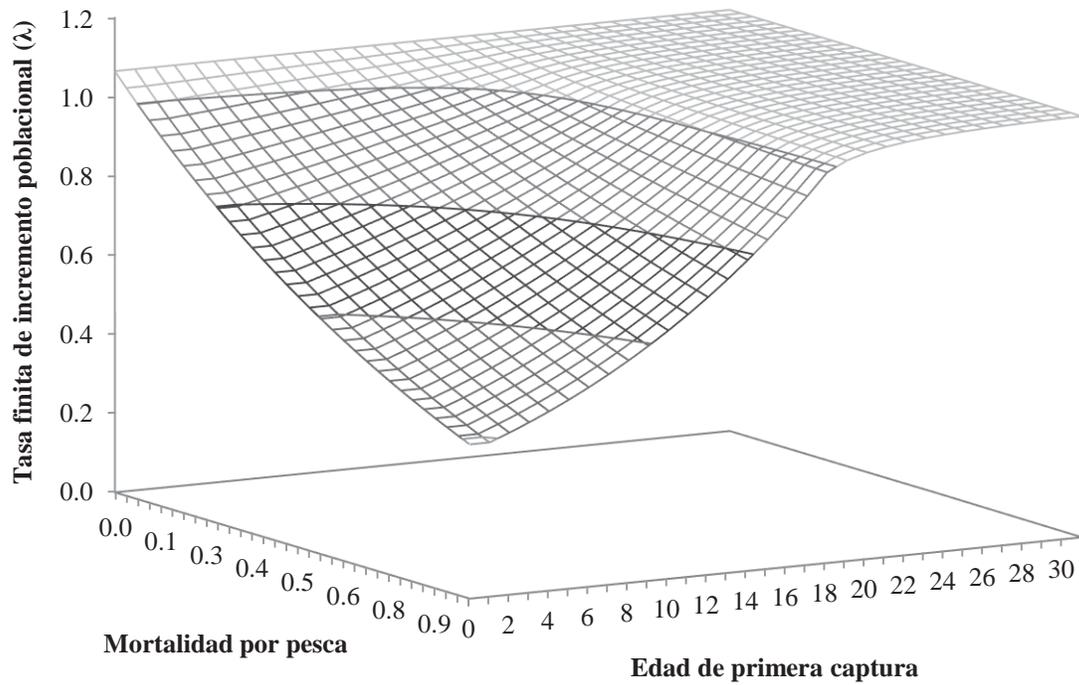


Figura 15. Superficie de respuesta de la tasa finita de incremento poblacional de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (E_{pc}).

Con base en el análisis de sensibilidad de R_0 se infiere que *C. falciformis* en el PCM puede ser capturado a cualquier F después de 18 años (Tabla 12 y Fig. 16). La tendencia de R_0 en función de la E_{pc} evidenció un incremento logístico, donde la asíntota o límite superior del poder reproductivo es R_0 en condición natural, mientras que tiende a disminuir exponencialmente en función de los valores de F , desde $F > 0$.

Tabla 12. Simulación de la tasa neta reproductiva R_0 de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano bajo diferentes niveles de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados son los casos de $R_0 < 1$.

		F										
R_0	Epc	0.05	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
1.91	0	1.91	0.50	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
1.91	1	1.91	0.50	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
1.97	2	1.97	0.55	0.09	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.04	3	2.04	0.61	0.11	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.10	4	2.10	0.67	0.13	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.17	5	2.17	0.74	0.16	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.24	6	2.24	0.81	0.19	0.05	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.32	7	2.32	0.89	0.23	0.07	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.39	8	2.39	0.99	0.28	0.09	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.47	9	2.47	1.09	0.34	0.12	0.04	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2.55	10	2.55	1.20	0.42	0.16	0.06	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
2.64	11	2.64	1.32	0.51	0.21	0.09	0.04	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
2.72	12	2.72	1.45	0.61	0.28	0.13	0.07	0.03	0.01	0.01	0.00	0.00
2.81	13	2.81	1.60	0.75	0.37	0.20	0.11	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01
2.91	14	2.91	1.76	0.90	0.50	0.29	0.17	0.09	0.06	0.04	0.02	0.01
3.00	15	3.00	1.94	1.10	0.67	0.43	0.28	0.17	0.12	0.08	0.06	0.04
3.10	16	3.10	2.14	1.33	0.89	0.63	0.46	0.31	0.23	0.18	0.14	0.11
3.20	17	3.20	2.36	1.62	1.19	0.92	0.74	0.57	0.48	0.40	0.35	0.30
3.31	18	3.31	2.59	1.96	1.59	1.36	1.20	1.05	0.97	0.91	0.86	0.81
3.40	19	3.40	2.80	2.26	1.94	1.74	1.60	1.47	1.40	1.34	1.30	1.26
3.47	20	3.47	2.98	2.53	2.25	2.07	1.95	1.84	1.78	1.73	1.69	1.66
3.54	21	3.54	3.14	2.75	2.52	2.36	2.26	2.16	2.11	2.06	2.03	2.00
3.60	22	3.60	3.27	2.95	2.75	2.62	2.53	2.44	2.39	2.36	2.33	2.30
3.64	23	3.64	3.38	3.12	2.95	2.84	2.76	2.69	2.65	2.61	2.59	2.57
3.68	24	3.68	3.48	3.27	3.13	3.03	2.97	2.90	2.87	2.84	2.81	2.80
3.72	25	3.72	3.56	3.40	3.28	3.20	3.14	3.09	3.06	3.03	3.01	3.00
3.74	26	3.74	3.63	3.50	3.41	3.35	3.30	3.25	3.23	3.20	3.19	3.17
3.76	27	3.76	3.68	3.59	3.52	3.47	3.43	3.39	3.37	3.35	3.34	3.33
3.78	28	3.78	3.73	3.66	3.62	3.58	3.55	3.52	3.50	3.48	3.47	3.46
3.79	29	3.79	3.76	3.72	3.69	3.67	3.64	3.62	3.61	3.60	3.59	3.58
3.80	30	3.80	3.79	3.77	3.75	3.73	3.72	3.71	3.70	3.69	3.68	3.68
3.81	31	3.81	3.80	3.80	3.79	3.78	3.78	3.77	3.77	3.76	3.76	3.76

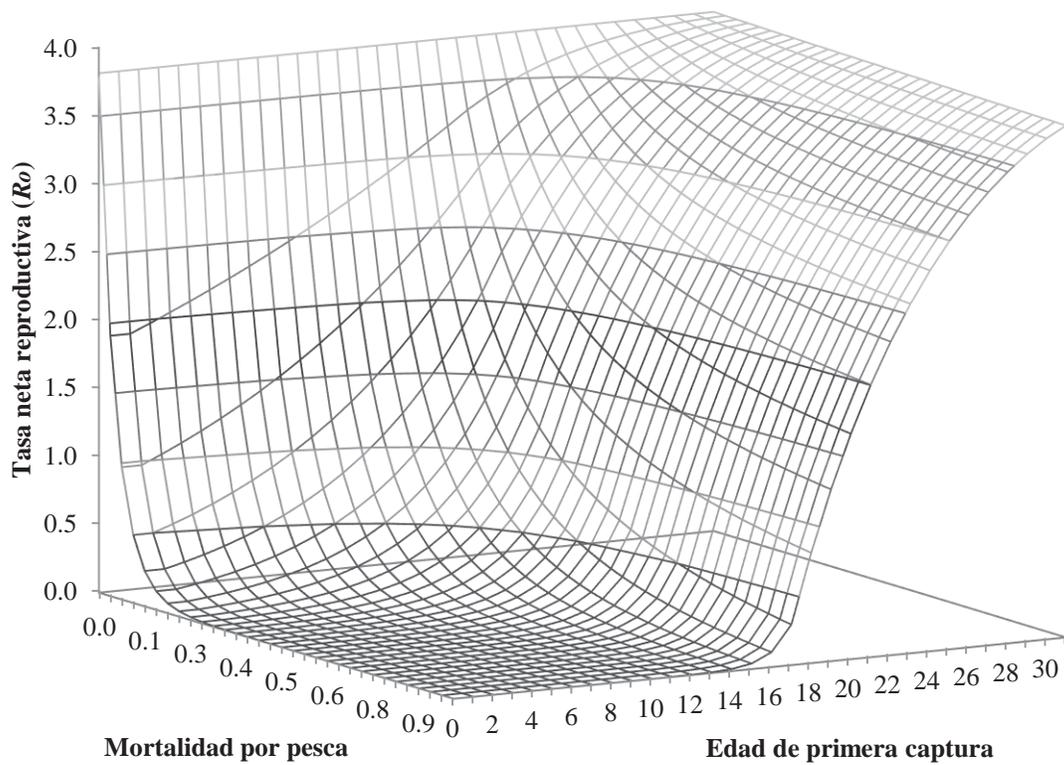


Figura 16. Superficie de respuesta de los valores de la tasa neta reproductiva de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano, bajo distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (E_{pc}).

DISCUSIÓN

Estructura de tallas

Las diferencias encontradas entre las tallas de los organismos de *C. falciformis* capturados por las diversas flotas que capturan tiburón en el PCM pueden estar relacionadas con varios factores, incluyendo la selectividad de los métodos de captura utilizados, la zona de pesca, así como la distribución espacial (horizontal y vertical) y temporal de la población en la región. La selectividad de las artes de pesca es un factor de gran importancia en la composición de tallas de los organismos capturados en una pesquería (Santana-Hernández *et al.*, 2008). La pesquería ribereña del PCM utiliza diversos métodos de pesca que van desde redes agalleras y palangres, ya sean de fondo o deriva, hasta líneas de mano e incluso arpón (Pérez-Jiménez *et al.*, 2005). Las embarcaciones de mediana altura en cambio utilizan únicamente palangre de deriva (Santana-Hernández y Valdez-Flores, 2014), por lo que es de esperarse diferencias en las tallas capturadas por estas dos pesquerías relacionadas con la selectividad.

La captura de distintos componentes de una población en una pesquería, y en consecuencia las tallas de los organismos, se encuentran también relacionada con su disponibilidad, que depende de la distribución horizontal de las especies y la zona de operación de las flotas. Se ha documentado que en los tiburones existe una tendencia de los adultos por habitar aguas profundas, mientras que los juveniles prefieren aguas someras debido a que encuentran alimento y protección ante sus depredadores (Bonfil, 1997; Compagno *et al.*, 2006; Alejo-Plata *et al.*, 2007). Las embarcaciones ribereñas de Nayarit realizan en ocasiones viajes de pesca a zonas alejadas de la costa, particularmente alrededor de las Isla Marías, sin embargo, generalmente concentran su actividad en zonas cercanas al litoral, debido a su autonomía limitada por las características de las embarcaciones (Soriano-Velásquez *et al.*, 2005; Hernández-Díaz *et al.*, 2006). A diferencia de estas, las embarcaciones de mediana altura operan en zonas más alejadas de la costa (hasta las 250 mn), teniendo una mayor autonomía al contar con bodega para almacenar alimentos, carnada y producto de la pesca hasta por 12 días. Tales diferencias influyen en que las tallas capturadas de *C. falciformis* sean distintas, por la tendencia a extraer organismos de cierto estado de desarrollo dependiendo de la zona de captura.

Se ha determinado una correlación positiva entre la Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) de *C. falciformis* y la Temperatura Superficial del Mar (TSM), siendo favorecida la captura de esta especie en el PCM por la TSM durante verano y otoño (Santana-Hernández y Valdez-Flores, 2014). De igual manera, la preferencia y tolerancia por cierta temperatura del agua está relacionada con el estado de desarrollo de los organismos (García-Cortés *et al.*, 2011). La pesca de las embarcaciones, tanto ribereñas como de mediana altura ocurre en zonas alejadas de la costa principalmente durante los meses de invierno y primavera, debido a que durante verano y otoño las tormentas tropicales limitan la realización de viajes lejos de la costa, influyendo en las tallas capturadas de la especie y estado de desarrollo. Las diferencias de tallas observadas en las capturas de cada pesquería durante el presente estudio son resultado por lo tanto de la combinación de factores como disponibilidad, posibilidad de encuentro, selectividad así como la estacionalidad de la temporada de pesca.

Como en la mayoría de las poblaciones de tiburones (Cortés, 2000), las hembras de *C. falciformis* del PCM presentan tallas mayores que los machos, siendo este fenómeno consistente en los muestreos obtenidos de ambas pesquerías. La presencia de hembras de mayor tamaño de esta especie ha sido reportado también en la pesquería de pez espada y atún en la zona del Pacífico y Pacífico Oriental (García-Cortés *et al.*, 2011; Cervantes-Gutiérrez, 2013), así como en la pesquería comercial con palangre al noreste de Taiwán y en las capturas de redes de enmalle y palangres en la zona oriental del Océano Índico (Joung *et al.*, 2008; Hall *et al.*, 2012).

Al conjuntar las tallas de los organismos capturados por las pesquerías artesanal y de mediana altura en el PCM, el intervalo de tallas abarcó las reportadas en estudios previos de la región (Tabla 1), indicando que diversas pesquerías podrían estar incidiendo sobre la misma población de *C. falciformis* en el Pacífico oriental (Galván-Tirado *et al.*, 2013). Se ha sugerido la existencia de dos poblaciones de la especie en el Pacífico oriental, separadas por el Ecuador (Aires-da-Silva *et al.*, 2014). Strasburg (1958) plantea que *C. falciformis* migra en verano del Ecuador hacia mayores latitudes dentro del Pacífico oriental, mientras que Soriano-Velásquez *et al.* (2006) señalan que migra del Golfo de California hacia Centroamérica durante marzo-abril y de sur a norte en julio-septiembre. Lo anterior soporta la idea de que al menos en el Pacífico oriental norte se encuentra una sola población con constantes movimientos migratorios.

Las diferencias significativas entre las tallas de las hembras y machos de *C. falciformis* capturados por ambas pesquerías, y el incremento en el intervalo de tallas al conjuntarlos

demuestran la importancia de realizar muestreos complementarios con ambas pesquerías, a fin de evitar sesgos en los parámetros poblacionales estimados, incluyendo los parámetros de crecimiento y la longevidad (Mondragón-Sánchez *et al.*, 2014). Se ha demostrado que factores como la selectividad pueden tener efectos importantes en la estimación de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy, como el “fenómeno de cambio aparente de la constante de crecimiento”, encontrado en el tiburón *Mustelus antarcticus* del sur de Australia debido a cambios temporales en la selectividad de las redes agalleras (Walker *et al.*, 1998).

Edad

La precisión de los conteos de las bandas de crecimiento en las vértebras de *C. falciformis*, tanto intra como interlector, fueron cercanas al valor comúnmente reportado en los estudios de estimación de edad de tiburones con base en dichas estructuras (CV = 10%) (Campana, 2001), o ligeramente menor a la reportada en otros estudios de la misma especie (CV = 10.91%) (Cruz-Jiménez, 2010). Las edades estimadas en el presente estudio pueden considerarse por lo tanto con un aceptable grado de confiabilidad.

Las hembras y machos de *C. falciformis* más longevos fueron capturados por la pesquería de media altura, probablemente como resultado también de la selectividad y zona de captura de dicha flota (Cruz *et al.*, 2011; Santana-Hernández y Valdez-Flores, 2014), así como la preferencia de los adultos por habitar aguas oceánicas y más profundas (Joung *et al.*, 2008). De manera opuesta, organismos de menor edad fueron capturados por la flota ribereña en zonas más cercanas a la costa. Alejo-Plata *et al.* (2007) reportaron la presencia de neonatos (enero a septiembre) y juveniles (a lo largo de todo el año) durante el periodo 2001 a 2005 en la costa oaxaqueña, sugiriendo el uso de la zona costeras como área de crianza.

En las capturas de *C. falciformis* de la flota atunera Oshitani *et al.* (2003) no encontraron diferencias significativas entre la composición de edades de ambos sexos ($F = 1.71$, $p > 0.05$, g.l. = 296), al igual que Sánchez-de Ita *et al.* (2011) en las capturas de la pesca artesanal de Baja California mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov ($p > 0.05$). Por el contrario, las edades estimadas para las hembras de ambas pesquerías en el presente estudio fueron mayores a las de los machos, siendo una tendencia señalada en otros estudios de la especie (Tabla 1).

La edad máxima estimada en el presente estudio fue cercana a la reportada por Soriano-Velásquez *et al.* (2006), así como por Cruz-Jiménez (2010), quien estimó los grupos de talla mediante retrocálculo y un análisis de Bhattacharya. Sin embargo, la edad máxima estimada fue considerablemente mayor a la reportada en otros estudios para el O. Pacífico (Tabla 1), así como en el Golfo de México (Branstetter, 1987a), Campeche (Bonfil *et al.*, 1993), Taiwán (Joung *et al.*, 2008) y el Océano Índico (Hall *et al.*, 2012). Diferencias en el método de determinación de edad pudiesen ser una de las causas entre las distintas edades obtenidas, pero sobre todo puede ser atribuido a diferencias en la biología de las distintas poblaciones de regiones diferentes (Bonfil, 2008).

Los parámetros del modelo de von Bertalanffy de machos y hembras fueron significativamente diferentes, semejante a lo reportado previamente (Zea-De la Cruz, 2007; Bonfil *et al.*, 1993; Joung *et al.*, 2008; Hall *et al.*, 2012). Los parámetros de crecimiento, tanto para hembras como para machos de *C. falciformis* en el PCM, fueron además similares a algunos de los reportados para el Pacífico oriental y el Golfo de Tehuantepec (Tabla 1). Se encontró, sin embargo, discrepancia con los parámetros de crecimiento de la especie en otras regiones, como el Océano Atlántico (Branstetter, 1987a; Bonfil *et al.*, 1993). La L_{∞} estimada fue cercana a la longitud máxima reportada para la especie (Compagno, 1984) y la constante de crecimiento (k) caracterizó a la especie como de crecimiento lento, de acuerdo a la escala propuesta por Branstetter (1987b) (0.05–0.10).

Análisis demográfico

La edad de madurez obtenida para para *C. falciformis* en el PCM difiere con respecto a las edades reportadas previamente (Tabla 3), sin embargo se aproxima a lo señalado por Cervantes-Gutiérrez (2013), quién también plantea la posibilidad de una edad de madurez mucho más tardía, atribuyéndose dichas diferencias a la longevidad estimada entre cada estudio, además de la influencia de la presión pesquera y condiciones de su hábitat (Hoenig y Gruber, 1990; Ronquillo-Benítez, 1999; Hoyos-Padilla, 2003). De acuerdo a los parámetros demográficos estimados, la especie presenta una baja productividad biológica en comparación a otros peces marinos (Musick, 1999). Zamora-García (2013) señala que a pesar de la poca información disponible sobre demografía de teleósteos, se sabe que estos presentan tasas de

crecimiento poblacional considerablemente mayores a los tiburones y rayas, como por ejemplo la sierra, *Scomberomorus sierra*, cuya tasa finita de incremento poblacional ($\lambda = 1.70$) la hace un pez altamente productivo. La λ estimada en el presente trabajo caracteriza a *C. falciformis*, sin embargo, como una especie con potencial de incremento en ausencia de mortalidad por pesca (Heppell *et al.*, 1999).

Con respecto a los parámetros demográficos reportados para otras especies de tiburón (Tabla 13), *C. falciformis* se ubica, de acuerdo a los resultados del primer escenario, entre las especies con capacidad de incremento poblacional intermedio, similar a lo reportado para especies costeras de gran tamaño (Cortés, 1998). Las tasas de incremento poblacional de este primer escenario fueron similares a las reportadas previamente para el Océano Atlántico, no así para el noroeste del Golfo de México (Cortés, 2002) (Tabla 2). Por su parte, el tiempo generacional (G) fue mayor al del Golfo de México, pero cercano al reportado hacia el Golfo de Tehuantepec. La variabilidad en los parámetros demográficos está fuertemente relacionada con los parámetros de historia de vida considerados por cada autor a partir de la información de historia de vida disponible (Cailliet, 1992), además del tipo de análisis demográfico utilizado, ya que éstos pueden tener enfoques distintos, por ejemplo determinísticos y estocásticos (Cortés, 2002; Tovar-Ávila *et al.*, 2010).

Tabla 13. Parámetros de historia de vida reportados para varias especies de tiburones (modificado de Cortés, 1995).

Especie	R_0	G	r	e^r	t_{x2}	Estudio
<i>Sphyrna tiburo</i>	3.6	5.1	0.28	1.33	2.4	Cortés y Parsons (1996)
<i>Rhizoprionodon taylori</i>	1.5	2.2	0.21	1.24	3.3	Simpfendorfer (1999)
<i>Prionace glauca</i>	8.3	9.4	0.21	1.23	3.1	Aires-da-Silva y Gallucci (2007)
<i>Heterodontus portusjacksoni</i>			0.09	1.09	16.4	Tovar-Ávila <i>et al.</i> (2010)
<i>Triakis semifasciata</i>	4.5	22.3	0.07	1.07	10.3	Cailliet (1992)
<i>Carcharhinus falciformis</i>	3.8	21.6	0.06	1.06	10.9	Presente estudio
<i>Squatina californica</i>	2.2	14.5	0.06	1.06	12.4	Cailliet <i>et al.</i> (1992)
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	1.3	5.8	0.04	1.04	15.7	Cortés (1995)
<i>Carcharhinus obscurus</i>	2.1	26.8	0.03	1.03		Cortés (1998)
<i>Squalus acanthias</i>	3.0	49.6	0.02	1.02	30.1	Jones y Geen (1977)
<i>Carcharhinus limbatus</i>	1.2	9.0	0.02	1.02		Cortés (1998)
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	1.5	21.5	0.02	1.02	38.5	Hoff (1990)
<i>Negaprion brevirostris</i>	1.3	16.2	0.01	1.01	47.6	Hoenig y Gruber (1990)

A pesar de la existencia de diversos estudios de reproducción de *C. falciformis* (Branstetter 1987; Bonfil *et al.*, 1993; Cadena-Cárdenas, 2001; Soriano-Velázquez *et al.*, 2006; Galván-Tirado, 2007; Ortíz-Pérez, 2011; Hoyos-Padilla *et al.*, 2012; García-Cortés *et al.*, 2011),

la delimitación del ciclo reproductivo de la especie es aún incierta debido en parte a la falta de sincronía de su reproducción. Tal incertidumbre deriva en una alta variación de los parámetros demográficos, mostrando la necesidad de realizar estudios que incorporen tal incertidumbre en los modelos poblacionales.

La distribución estable por edades (C_x) mostró una predominancia de organismos inmaduros de poca edad en la población, tendencia común en los tiburones (Cailliet, 1992; Cortés, 1995; Cortés y Parsons, 1996; Márquez-Farías *et al.*, 1998; Márquez-Farías y Castillo-Géniz, 1998; Aires-da-Silva, 2007). Dicha tendencia ha sido atribuida a que la proporción actual sujeta a explotación se desconoce, por la falta de datos referentes a tallas y edades de primera captura en las diferentes pesquerías (Cortés, 1998). La C_x de *C. falciformis* en el PCM ante condiciones naturales podría ser una evidencia también de que organismos pequeños están siendo capturadas en varias pesquerías, pero la proporción a cada clase de edad es desconocida (Cortés, 1995).

En el caso del segundo escenario la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) fue similar a la reportada por Beerkircher *et al.* (2003), caracterizando a *C. falciformis* como una especie de productividad biológica muy baja (Musick, 1999; Hobday *et al.*, 2011), resaltando la necesidad de cuidadosas medidas de manejo.

Potencial de recuperación r_{2M}

En comparación con otros peces marinos, los tiburones tienen una productividad biológica relativamente baja (Figura 17), con una habilidad limitada para sostener la presión pesquera debido a su baja fecundidad, edad de madurez tardía y gran longevidad (Simpfendorfer, 2005). Sin embargo, presentan un amplio intervalo de productividades, lo que les da distinta capacidad para soportar o recuperarse ante la explotación (Walker, 1998). El potencial de *C. falciformis* estimado en el PCM para recuperarse ante el incremento de la presión pesquera (r_{2M}) fue menor al estimado para otras especies y al reportado previamente por Smith *et al.* (1998) (Tabla 14).

Semejante a lo reportado para otros tiburones (Tovar-Ávila *et al.*, 2010), el r_{2M} de *C. falciformis* disminuyó al asumir que el RMS se pudiese alcanzar a un nivel menor de Z . Una $Z = 1.5M$ ha sido considerado como un valor más apropiado para alcanzar el RMS en los tiburones

(Simpfendorfer, 2005), por lo que sería más adecuado considerar la estimación bajo esta condición.

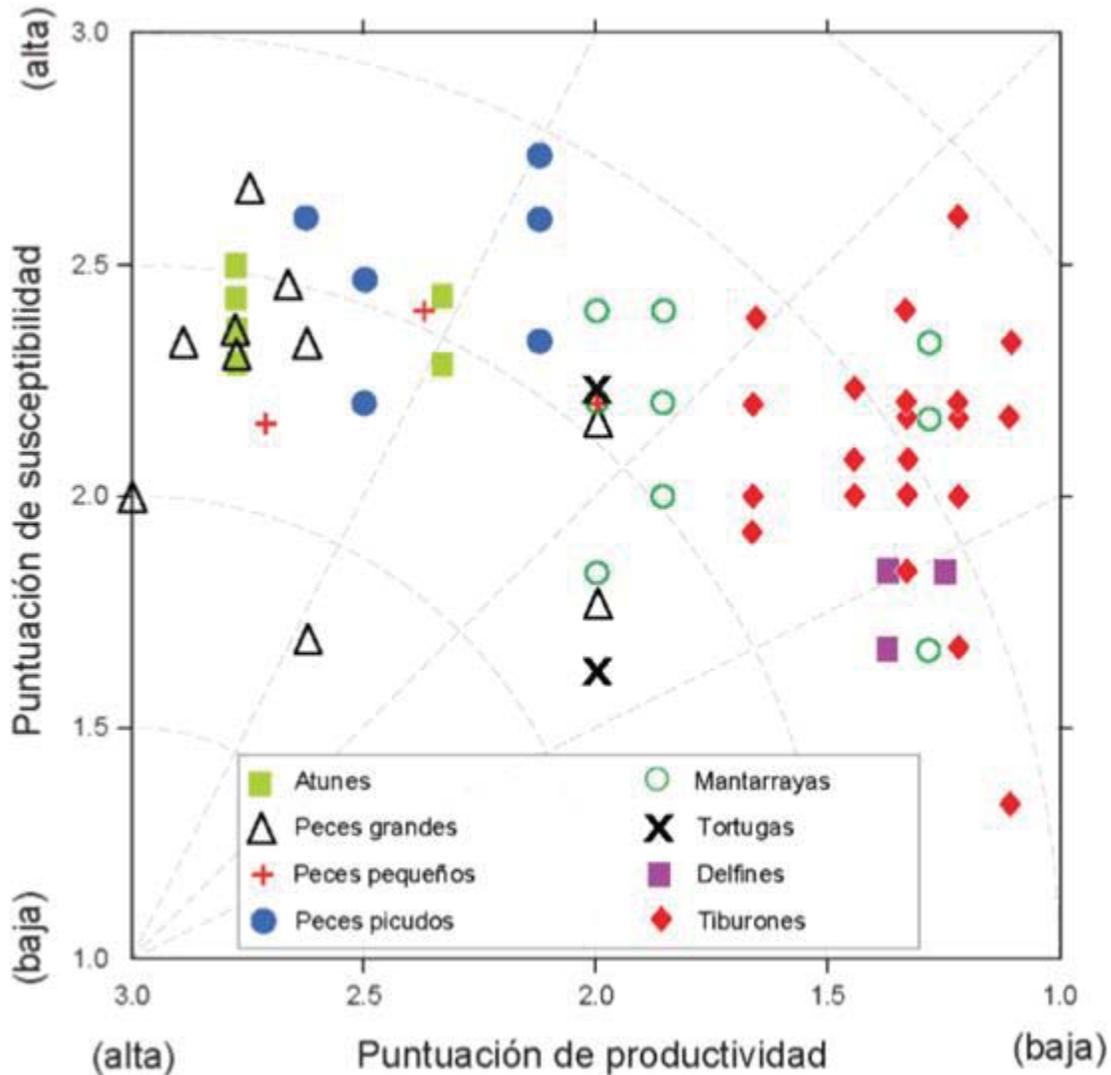


Figura 17. Productividad y susceptibilidad de especies objetivo e incidentales capturadas con red de cerco en el Pacífico oriental durante el 2005–2011 (Modificado de Hinton *et al.*, 2014).

Se ha señalado que especies con valores bajos de r_{2M} tienden a presentar madurez sexual tardía y tallas medianas a grandes, mientras que un r_{2M} alto se asocia a especies de madurez sexual temprana y talla pequeña (Smith *et al.*, 1998). *Carcharhinus falciformis* presentan las características descritas para el primer tipo de especies, por lo que su potencial de recuperación es bajo en comparación a otros peces y recursos marinos, poniéndolo en riesgo de

sobreexplotación ante la presión pesquera. La categorización de esta especie como un recurso frágil por sus características de historia de vida ha sido señalada previamente (Bonfil *et al.*, 1993; Bonfil 2008). Ya que la recuperación de una población de tiburones requiere mucho tiempo una vez que han sido sobreexplotados, se recomienda el manejo cuidadoso de las poblaciones (Stevens, 1999).

Tabla 14. Potencial de recuperación de diferentes tiburones estimados por Smith *et al.* (1998) y para *Carcharhinus falciformis* en el presente estudio*.

Especie	Edad de madurez	Edad máxima	Fecundidad	<i>M</i>	<i>r</i> _{2M}
<i>Mustelus californicus</i>	2	12	1.6	0.37	0.14
<i>Mustelus henlei</i>	2	15	1.9	0.29	0.13
<i>Sphyrna tiburo</i>	3	12	4.5	0.37	0.10
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	4	10	2.5	0.44	0.08
<i>Alopias vulpinus</i>	5	19	2.0	0.23	0.07
<i>Carcharhinus longimanus</i>	5	22	3.0	0.20	0.07
<i>Prionace glauca</i>	6	20	11.6	0.22	0.06
<i>Carcharhinus limbatus</i>	7	18	2.6	0.25	0.05
<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	7	18	2.5	0.25	0.05
<i>Carcharias taurus</i>	6	35	1.0	0.13	0.05
<i>Isurus oxyrinchus</i>	7	28	4.0	0.16	0.05
<i>Triaenodon obesus</i>	8	16	1.1	0.28	0.05
<i>Carcharhinus galapagensis</i>	8	24	4.0	0.19	0.05
<i>Carcharhinus falciformis</i>	9	25	2.6	0.18	0.04
<i>Caleocerdo cuvier</i>	9	28	17.2	0.16	0.04
<i>Carcharodon carcharias</i>	9	36	3.5	0.12	0.04
<i>Squatina californica</i>	10	35	3.0	0.13	0.04
<i>Negaprion brevirostris</i>	12	25	4.1	0.18	0.03
<i>Squalus acanthias</i> ^A	10	50	3.0	0.09	0.03
<i>Galeorhinus galeus</i>	12	40	14.0	0.11	0.03
<i>Triakis semifasciata</i>	13	30	6.0	0.15	0.03
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	15	30	3.9	0.15	0.03
<i>Sphyrna lewini</i>	15	35	10.8	0.13	0.03
<i>Carcharhinus leucas</i>	15	27	1.8	0.17	0.03
<i>Notorynchus cepedianus</i>	16	32	44.1	0.14	0.03
<i>Carcharhinus falciformis</i>*	17	31	5.4	0.13	0.02
<i>Carcharhinus obscurus</i>	21	40	3.2	0.11	0.02
<i>Squalus acanthias</i> ^B	25	70	3.6	0.06	0.02

^ANorte occidental del Atlántico, ^BColumbia Británica.

Análisis de elasticidad

El análisis de elasticidad es una herramienta útil para el desarrollo de medidas de conservación, manejo, aprovechamiento y control de especies, posibilitando simular a través de matrices de transición el aumento o disminución de tasas vitales, evaluando su impacto en las

tasas de incremento poblacional (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). De acuerdo a este análisis, las acciones de manejo y conservación dirigidas principalmente a los juveniles de *C. falciformis* podrían tener un mayor impacto positivo en el incremento de la población del PCM, puesto que las alteraciones en sus tasas vitales, producen mayores cambios en la tasa de incremento poblacional. Los adultos de *C. falciformis* presentan, sin embargo, una elasticidad considerable, aunque menor a los juveniles, como sucede en otras especies de tiburón (Simpfendorfer, 2005). Valores de alta elasticidad de los adultos se asocian a especies longevas, considerando que los adultos tienen mayor valor reproductivo per cápita que los juveniles y, debido a la selectividad, los juveniles de mayor talla tienden a ser más susceptibles de ser capturados y fuertemente impactados (Heppell *et al.*, 1999).

La elasticidad estimada para los distintos estadios de *C. falciformis* en el PCM fue semejante a la reportada para la especie por Cortés (2002), quien estimó una elasticidad para los juveniles de 64.4 y para los adultos de 27.0. La vulnerabilidad de tiburones de poca edad o juveniles también ha sido reportada en otros estudios demográficos de tiburones (Smith *et al.*, 1998; Heppell *et al.*, 2000; Aires-da-Silva y Gallucci, 2007; Tovar-Ávila *et al.*, 2010). Frisk *et al.* (2005) en cambio reportó que para 25 especies analizadas de carcarhínidos, la etapa adulta fue la que más contribuyó a la elasticidad general de λ , y sólo en el caso de ocho especies los juveniles presentaron la mayor elasticidad, encontrándose una relación positiva entre esta y la longevidad o edad de madurez para ambas etapas.

Lemos-Espinal *et al.* (2005) señalan que todas las fases del ciclo de vida de cualquier especie son importantes para su población, resaltando que los valores pequeños de elasticidad no implican que tales tasas vitales no sean importantes para el crecimiento poblacional, por lo que la protección de neonatos en el caso de *C. falciformis* podría ser importante, aunque en menor grado que los juveniles y adultos. Se ha señalado que los tiburones tienen más similitud en su estrategia de vida con los mamíferos marinos que con los teleósteos en general, por lo que hay que tener en cuenta que los patrones de elasticidad de algunos mamíferos son fuertemente dependientes del tiempo generacional, la edad de madurez y la supervivencia anual de los adultos (Heppell *et al.*, 2000).

Escenarios de explotación

El análisis de los escenarios de explotación demostró que la población de *C. falciformis* en el PCM es altamente susceptible a la pesca, especialmente cuando la *Epc* es menor a la de madurez, incluso ante bajos niveles de *F*. De acuerdo al análisis de tallas realizado, estos organismos son mayormente capturados por la flota artesanal, sin embargo, se desconoce en la actualidad el nivel real de impacto de esta pesquería debido a la carencia de información de captura total que realiza de la especie. De igual manera, aunque la pesquería de mediana altura captura organismos de mayor tamaño, es necesario estimar la *F* que incorpora a los distintos estadios de desarrollo, como los adultos, ya que como lo indican los análisis de elasticidad, los cambios en la supervivencia de este segmento de la población tienen también efectos importantes en la tasa de incremento poblacional.

Zamora-García (2013) ha señalado que el análisis de la explotación es una herramienta alternativa para la definición de estrategias de manejo pesquero. Esta información puede ayudar a establecer zonas o temporadas de pesca y la evaluación de esquemas de manejo, probando la respuesta de la población a diferentes *Epc* y variaciones de la *F* mediante la reducción o incremento del esfuerzo pesquero. La respuesta poblacional de *C. falciformis* en el PCM ante los escenarios de explotación estimados, sugieren distintas opciones de manejo, como la disminución de la mortalidad por pesca total o el aumento de la *Epc*. El establecimiento de una *Epc* luego de que han madurado (aproximadamente 17 años y 182 cm de LT) aseguraría que la población pudiese reemplazarse a sí misma ante cualquier valor de *F* adicional (entre 0.1 y 1).

Castillo-Géniz *et al.* (2013) señalan que las tallas mínimas de captura (y en consecuencia edades) como medida de regulación pesquera son factibles si involucran un estudio de selectividad, que indique puntualmente las características de los equipos de pesca autorizados, por lo que medidas precautorias debieran incluir también este tipo de análisis. Román-Verdesoto (2014) analizó la conveniencia para *C. falciformis* del establecimiento de vedas espaciales en la pesquería de atún del Pacífico oriental, donde es capturado comúnmente de manera incidental. Consideró en dicho análisis las tallas o estadios de madurez de los organismos que dejaran de ser extraídos al aplicar distintos esquemas de protección, aunado de la redistribución del esfuerzo pesquero y los efectos en la demografía de la especie.

Otro aspecto que debiera ser tomado en cuenta conjuntamente al planteamiento de una *Epc*, es el establecimiento de una talla máxima de captura para las hembras, ya que se ha reportado que la fecundidad presenta una correlación con el tamaño de la madre (Oshitani *et al.*, 2003; García-Cortés *et al.*, 2011).

La supervivencia y la tasa reproductiva se comportaron en el análisis de sensibilidad de manera semejante a lo descrito por Cortés (1995), disminuyendo progresivamente conforme aumenta la F en edades tempranas. El valor reproductivo estimado para *C. falciformis* en el PCM así como lo reportado para otras especies (Cortés y Parsons, 1996; Zamora-García, 2013), se eleva rápidamente en todos los escenarios alcanzando un pico cercano a la edad de madurez y luego disminuye gradualmente.

Márquez-Farías y Castillo-Géniz (1998) han señalado la necesidad de refinar los análisis demográficos, considerando además otras medidas preventivas, como aumentar el tamaño de apertura de malla de las redes en regiones donde se capturen neonatos y juveniles, o restringir la pesca en áreas de crianza durante temporadas de nacimiento. Así mismo, sería recomendable continuar con la medida precautoria establecida a principios de los años noventa en México de no otorgar nuevos permisos de pesca a fin de no incrementar el esfuerzo pesquero, y otras medidas de manejo recientes como el establecimiento del periodo de veda de tiburón, cuyo objetivo principal es proteger al stock reproductivo durante los meses en que se aproxima a la costa a parir (D.O.F., 11/06/2012). Beerkircher *et al.* (2003) sugieren que varios elementos claves necesitan ser clarificados para obtener un análisis más concluyente, por ejemplo validar la edad y el crecimiento, parámetros de historia de vida como longevidad, fecundidad y M , además de las estimaciones de edad dependientes de F .

CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en el presente estudio se puede concluir lo siguiente:

1. La estructura de tallas y edades de *Carcharhinus falciformis* capturados por las pesquerías ribereña y de mediana altura en el entrada al Golfo de California y el Pacífico central mexicano (PCM) es distinta, debido a las diferentes características de cada flota, la selectividad de los métodos de captura que utilizan, así como la zona de pesca y distribución de la población. La pesquería ribereña captura en su mayoría organismos juveniles de menor talla, mientras que la pesquería de mediana altura captura una mayor proporción de organismos adultos y de mayor talla. Por lo anterior, la conjunción de tallas de ambas pesquerías permite complementar el intervalo de tallas, resultando en la estimación de parámetros poblacionales más confiables.
2. Las hembras de *C. falciformis* alcanzan tallas y edades mayores que los machos en el PCM. La edad máxima estimada para *C. falciformis* en esta región, con base en el conteo de bandas de crecimiento en sus vértebras, fue de 31 años para las hembras y de 23 años para los machos. No se encontraron diferencias significativas entre los parámetros de crecimiento de ambos sexos, siendo para sexos combinados $L_{\infty} = 336.61$, $k = 0.036$ y $t_0 = -4.439$.
3. Los parámetros demográficos estimados para *C. falciformis* en el PCM, caracterizan a la especie con productividad biológica baja ($r = 0.06$), en comparación a otras especies de tiburón, pero con potencial de crecimiento en ausencia de mortalidad por pesca.
4. El potencial de recuperación (r_{2M}) *C. falciformis* en el PCM ante el incremento de la mortalidad por pesca es bajo (0.023), en comparación con otras especies de tiburón, siendo menor si se asume que alcanza su Rendimiento Máximo Sostenible a un nivel menor de mortalidad total (1.5 ó 1.25M).
5. Las alteraciones en las tasa vitales de los juveniles de *C. falciformis* del PCM producen mayores cambios en la tasa de incremento poblacional al tener mayor elasticidad, por lo que las acciones de manejo y conservación debieran dirigirse hacia estos componentes de la población.

Al igual que en otros organismos longevos, los adultos de *C. falciformis* tienen también un alto grado de elasticidad.

6. El análisis de los escenarios de explotación demostró que *C. falciformis* del PCM es altamente susceptible a la sobreexplotación, particularmente en la etapa juvenil. Sin embargo, existen distintas opciones para su manejo pesquero, como reducir la mortalidad por pesca o aumentar la edad de primera captura. Después de alcanzar la edad de madurez (aproximadamente 17 años y 182 cm de longitud total) el equilibrio de la población se obtiene a cualquier nivel de F (entre 0.1 y 1).

REFERENCIAS

- Aires-da-Silva, A., C. Lennert-Cody, M.N. Maunder y M. Román-Verdesoto. 2014. Stock status indicators for silky sharks in the Eastern Pacific Ocean, document SAC-05-11a. IATTC Scientific Advisory Committee fifth meeting. La Jolla, California USA. 12 al 16 de mayo de 2014.
- Aires-da-Silva, A., C. Lennert-Cody and M. Maunder. 2013. Stock status of the silky shark in the eastern Pacific Ocean. Comisión Interamericana del Atún Tropical. Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC).
- Aires-da-Silva, A.M. y V.F. Gallucci. 2007. Demographic and risk analyses applied to management and conservation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Marine and Freshwater Research* 58: 570–580.
- Alejo-Plata, C., J.L. Gómez-Márquez, S. Ramos y E. Herrera. 2007. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) en la costa de Oaxaca, México. *Biología Marina y Oceanografía* 42(3): 403–413.
- Au, D.W. y S.E. Smith. 1997. A demographic method with population density compensation for estimating productivity and yield per recruit of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 415–20.
- Beerkircher, L., M. Shivji y E. Cortés. 2003. A Monte Carlo demographic analysis of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*): implications of gear selectivity. *Fish. Bull.* 101: 168–174.
- Bonfil, R., 2008. The biology and ecology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, Pp. 114–127. En: Camhi, M.D., E.K. Pikitch y E.A. Babcock (Ed.) *Sharks of the open ocean: Biology, fisheries and conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Bonfil, R. 1997. Status of shark resources in the Southern Gulf of Mexico and Caribbean: implications for management. *Fisheries Research* 29: 101–117.
- Bonfil, R., R. Mena y D. de Anda. 1993. Biological parameters of Commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, from the Campeche Bank, Mexico. NOAA Technical Report NMFS 115. 73–86.

- Branstetter, S. 1987a. Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*. 19: 161–173.
- Branstetter, S. 1987b. Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *Carcharhinus brevipinna*, sharks from the northwestern Gulf of Mexico. *Copeia*. 4: 964–974.
- Cadena-Cárdenas, L. 2001. Biología reproductiva de *Carcharhinus falciformis* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Carcharhinidae), en el Golfo de California, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Tesis de Licenciatura, 68 pp.
- Cailliet, G.M. 1992. Demography of the central California population of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43: 183–193.
- Cailliet, G.M., H.F. Mollet, G.G. Pittenger, D. Bedford y L.J. Natanson. 1992. Growth and demography of the Pacific angel shark (*Squatina californica*), based upon tag returns off California. *Aus. J. Mar. Freshwater Res.* 43: 1313–1330.
- Cailliet, G.M. y K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: Carrier, J.C., Musick, J.A. y M.R. Heathus (Eds.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, USA, 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. *J. Fish Biol.* 59: 197–242.
- Carranza-Edwards, A., M. Gutiérrez-Estrada y R. Rodríguez-Torres. 1975. Unidades morfo-tectónicas continentales de las costas mexicanas. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 2:81–88.
- Casselman, J.M. 1983. Age and growth assessment of fish from their calcified structures techniques and tools. NOAA Tech. Rep. 8. NMDS, USA.
- Castillo-Géniz, J.L., J. Tovar-Ávila y C.J. Godínez-Padilla. 2013. Opinión técnica sobre el Proyecto de modificación a la Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. Dirección General Adjunta de Investigación Pesquera en el Pacífico. Instituto Nacional de Pesca-SAGARPA. 28p.

- Castillo-Olguín, E. y M. Uribe-Alcocer. 2006. Evaluación de estructura genética poblacional de dos especies de tiburones del Pacífico mexicano detectada mediante secuencias de citocromo b. Resúmenes II Simposium Nacional de Tiburones y Rayas. Distrito Federal. 21 al 26 de agosto de 2006.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2nd Edition. Massachusetts, USA. 722p.
- Cervantes-Gutiérrez, F. 2013. Edad y crecimiento de *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) en la zona oceánica del Pacífico oriental tropical. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. La Paz, B.C.S., México. 44p.
- Compagno, L., Dando, M. y S. Fowler. 2006. Guía de campo de los tiburones del mundo, OMEGA, España, 368 pp.
- Compagno, L.J.V. 1984. FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the World. An annotated and illustrates catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO Fish. Synop. 125p.
- CONAPESCA-INP. 2004. Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Mazatlán, México. 80p.
- Cortés, E. F. Arrocha, L. Beerkircher, F. Carvalho, A. Domingo, M. Heupel, H. Holtzhausen, M.N. Santos, M. Ribera y C. Simpfendorfer. 2010. Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquat. Living Resour.* 23: 25–34.
- Cortés, E. 2007. Chondrichthyan demographic modelling: an essay on its use, abuse and future. *Marine and Freshwater Research*, 58: 4–6.
- Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into Demographic Modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conserv. Biol.*, 16: 1048–1062.
- Cortés, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Rev. Fish. Sci.* 8(4): 299–344.
- Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fish. Res.*, 39: 199–208.
- Cortés, E. y G.R. Parsons. 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 709–718.

- Cortés, E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 93: 57–66.
- Cruz, A., Soriano, S.R., Santana, H., Ramírez, C.E. y J.J. Valdez. 2011. La pesquería de tiburones oceánicos-costeros en los litorales de Colima, Jalisco y Michoacán. *Rev. Biol. Trop.*, 59: 655–667.
- Cruz-Jiménez, C.S. 2010. Edad, crecimiento y mortalidad del tiburón *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) (Elasmobranchii: Carcharhinidae), capturado en la Costa Chica del Estado de Oaxaca, México: Oaxaca, Universidad del Mar, Tesis de Maestría, 49 pp.
- De la Lanza-Espino, G. 1991. Oceanografía de mares mexicanos. AGT. DF, México. 569p.
- DOF. 2012. Acuerdo por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994 para establecer los periodos de veda de pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, jaiba en Sonora y Sinaloa, tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México. *Diario Oficial de la Federación*. México. 11 de junio de 2012.
- FAO. 2014. *Carcharhinus falciformis*. Fisheries and Aquaculture Departmente. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/fishery/species/2021/en>
- Frisk, M.G., T.J. Miller y N.K. Dulvy. 2005. Life histories and vulnerability to exploitation of Elasmobranchs: inference from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35: 27–45.
- Furlong-Estrada, E., J. Tovar-Ávila y E. Ríos-Jara. 2014. Evaluación de riesgo ecológico de la pesca artesanal para los tiburones capturados en la entrada del Golfo de California. *Hidrobiológica* 24(2): 83–97.
- Furlong-Estrada, E. y O.V. Barragán-Cuencas. 1997. Análisis biológico-pesquero de tiburones de la familia Carcharhinidae (Elasmobranchii) capturados por la principal flota artesanal del sur de Nayarit, México. Temporada 1995-1996. Tesis de Licenciatura. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. México. 65p.

- Gallucci, V.F., S.A. Saila, D.J. Gustafson y B.J. Rothschild. 1996. Stock assessment quantitative methods and applications for small-scale fisheries. CRC Press, Inc. USA. 526p.
- Galván-Tirado, C., S. Hinojosa-Álvarez, P. Díaz-Jaimes, M. Marcer-Houben y F.J. García-De-León. 2014. The complete mitochondrial DNA of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*). Mitochondrial DNA.
- Galván-Tirado, C., P. Díaz-Jaimes, F.J. García-de León, F. Galván-Magaña y M. Uribe-Alcocer. 2013. Historical demography and genetic differentiation inferred from the mitochondrial DNA of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the Pacific Ocean. Fisheries Research 147: 36–46.
- Galván-Tirado, C. 2007. Biología reproductiva del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis*, capturado en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. D. F., México. 46p.
- García-Cortés, B., A. Ramos-Cartelle y J. Mejuto. 2011. Biological observations of silky shark (*Carcharhinus falciformis*) on Spanish surface longliners targeting swordfish in the Pacific Ocean over the period 1990-2011. Contribution to the 2nd Technical Meeting on Sharks of the IATTC. La Jolla California, USA. 14 al 13 de mayo de 2012.
- Goldman, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En: Musick, J.A. y R. Bonfil (ed.). Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries technical paper 474. USA. pp: 97–132.
- Gulland, J.A. 1971. Manual de Métodos para la evaluación de las poblaciones de peces. FAO – ACRIBIA. España. 164p.
- Hall, N.G., C. Bartron, W.T. White, Dharmadi y I.C. Potter. 2012. Biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Carcharhinidae) in the eastern Indian Ocean, including an approach to estimating age when timing of parturition is not well defined. Journal of Fish Biology. 80(5): 1320–1341.
- Han-Lin, L., V.F. Gallucci, D.R. Gunderson y R.F. Donnelly. 1996. Age determination in fisheries: methods and applications to stock assessment. En: Gallucci, V.F., S.B. Saila, D.J. Justafson y B.J. Rothschild (ed.). Stock assessment, quantitative methods and applications for small-scale fisheries. CRC Press. USA, pp: 82–178.

- Heppell, S.S., H. Caswell y L.B. Crowder. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81: 654–665.
- Heppell, S.S., L.B. Crowder y T.R. Menzel. 1999. Life table analysis of long-lived marine species with implications for conservation and management. *American Fisheries Society*. 23:137–148.
- Hernández-Díaz, R.M., C.E. Ramírez-Santiago, M.L. Figueroa-Núñez, D. Preciado Robles-Gil, S.R. Soriano-Velásquez, D. Acal-Sánchez, N. Vázquez-Gómez y P. Ulloa-Ramírez. 2006. Tiburones capturados en las cercanías de las Islas Marías, Nayarit. *Memorias del Segundo Simposio Nacional de Tiburones y Rayas*. Ciudad Universitaria, México. Agosto.
- Hinton, M.G., M. Maunder, N. Vogel, R. Olson, C. Lennert, A. Aires-da-Silva y M. Hall. 2014. Stock status indicators for fisheries of the eastern Pacific Ocean, document SAC-05-11c. IATTC Scientific Advisory Committee fifth meeting. La Jolla, California USA. 12 al 16 de mayo de 2014.
- Hobday, A.J., A.D. Smith, I.C. Stobutzki, C. Bulman, R. Daley, J.M. Dambacher, R.A. Deng, J. Dowdney, M. Fuller, D. Furlani, S.P. Griffiths, D. Johnson, R. Kenyon, I.A. Knuckey, S.D. Ling, R. Pitcher, K.J. Sainsbury, M. Sporcic, T. Smith, C. Turnbull, T.I. Walker, S.E. Wayte, H. Webb, A. Williams, B.S. Wise y S. Zhou. 2011. Ecological risk assessment for the effects of fishing. *Fisheries Research* 108(2-3): 372–384.
- Hoenig, J.M. y S.H. Gruber. 1990. Life-history patterns in the Elasmobranchs: Implications for fisheries management. Pp. 1–16. En: Pratt, H.L., S.H. Gruber y T. Taniuchi (Eds.) *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of fisheries*. NOAA Technical Report NMFS 90.
- Hoenig, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 82: 898–903.
- Hoff, T.B. 1990. Conservation and management of the western North Atlantic shark resource based on the life history strategy limitations of the sandbar shark. Ph.D. diss., Univ. Delaware, Newark, DE. 282p.
- Hood, G.M. 2010. PopTools versión 3.2.5. Disponible en internet, URL <http://www.poptools.org>.

- Hoyos-Padilla, E.M., Ceballos-Vázquez, B.P. y F. Galván-Magaña. 2012. Reproductive biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Aqua, International Journal of Ichthyology*, 18: 15–24.
- Hoyos-Padilla, E.M. 2003. Biología reproductiva del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B. C. S., México. 60p.
- INEGI. 1981a. Síntesis geográfica de Jalisco. Coordinación General de los Servicios Nacionales y Estadística, Geografía e Informativa. D. F., México. 306p.
- INEGI. 1981b. Síntesis geográfica de Colima. Coordinación General de los Servicios Nacionales y Estadística, Geografía e Informativa. , D. F., México. 306p.
- ISSF. 2013. Declaración de posición de ISSF (International Seafood Sustainability Foundation), presentada durante la 85ª Reunión de la Comisión Inter-Americana del Atún Tropical en Veracruz, México. 5 pp.
- IUCN. 2012. Categorías y criterios de la lista roja de la UICN: versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. 34p.
- Jiménez-Quiroz, Ma. del C. y E. Espino-Barr. 2006. Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA. Jalisco, México. 622p.
- Jones, B.C. y G.B. Geen. 1977. Reproduction and embryonic development of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Strait of Georgia, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 1286–1292.
- Joung, S.J., C.T. Chen, H.H. Lee y K.M. Liu. 2008. Age, growth and reproduction of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, in northeastern Taiwan waters. *Fisheries Research*. 90: 78–85.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.*, 69: 181–217. 4th Ed. Harper Collins College Publishers.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 3rd Ed. Harper and Row, New York. 800p.
- Last, P.R y J.D. Stevens. 2009. *Sharks and Rays of Australia*, 2^a Ed., Harvard University Press. Inglaterra. 644p.

- Lavín, M.F. y S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: Velasco-Fuentes O.U., J. Sheinbaum y J.L. Ochoa de la Torre (ed.). Non linear processes in geophysical fluid dynamics. Kluwer Academic Publ, The Netherlands, pp: 173–204.
- Lemos-Espinal, J.A., R.I. Rojas-González y J.J. Zúñiga-Vega. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. UNAM – CONABIO. D.F., México. 157p.
- Márquez-Farías, J.F., J.L. Castillo-Géniz y Ma.C. Rodríguez de la Cruz. 1998. Demografía del cazón pech, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), en el sureste del Golfo de México. Ciencias Marinas 24(1): 13–34.
- Márquez-Farías, J.F. y J.L. Castillo-Géniz. 1998. Fishery biology and demography of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the southern Gulf of Mexico. Fisheries Research 39(2): 183–198.
- Martínez-Ortíz, J., M. García-Domínguez, A. Cevallos-García, E. Ávila-Zambrano, C., Daza-Bermeo, R. Zambrano-Zambrano y M. Moreira-Merchán. 2011. Estudio de caso: aspectos biológicos pesqueros del tiburón mico o tollo *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) en el Ecuador. PAT-EC Grupo Tiburón, Subsecretaría de Recursos Pesqueros – Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuacultura y Pesca. California. 24p.
- Medina-Bautista, J. 2014. Estructura espacial de la captura de la pesquería de mediana altura de tiburón en el Pacífico Mexicano. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B. C. S., México. 157p.
- Minami, M., C.E. Lennert-Cody, W. Hao, y M. Román-Verdesoto. 2007. Modeling shark bycatch: The zero-inflated negative binomial regression model with smoothing. Fisheries research 84(2): 210–221.
- Mondragón-Sánchez, L.F, J. Tovar-Ávila y H. Santana-Hernández. 2014. Estructura de edades de *Carcharhinus falciformis* capturado por dos flotas en el Pacífico central mexicano y su uso para estimar su crecimiento. Memorias VII Foro Científico de Pesca Ribereña. Mazatlán, Sinaloa. 26 al 28 de agosto de 2014.
- Mondragón-Sánchez, L.F. 2011. Análisis de la composición de tallas y edades de los tiburones capturados por la pesquería artesanal de Nayarit (2007–2010): Oaxaca, Universidad del Mar, Tesis de Licenciatura, 68 pp.

- Musick, J.A. 1999. Criteria to define extinction risk in marine fishes, The American Fisheries Society Initiative. *Endangered species-Management* 24(12): 6–14.
- Ortíz-Pérez, T. 2011. Biología reproductiva del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) en la costa de Chiapas, México: Oaxaca, Universidad del Mar, Tesis de Licenciatura, 67 pp.
- Oshitani, S., Nakano, H. y S. Tanaka, 2003. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the Pacific Ocean. *Fisheries Science*, 69: 456-464.
- Pérez-Jiménez, J.C., O. Sosa-Nishisaki, E. Furlong-Estrada, D. Corro-Espinosa, A. Venegas-Herrera y O.V. Barragán-Cuencas. 2005. Artisanal Fishery at “Tres Marias” Islands and Isabel Island in the central mexican Pacífico. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35: 333–343.
- Poisson, F., J.D. Filmalter, A.L. Vernet, and L. Dagorn. 2014. Mortality rate of silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) caught in the tropical tuna purse seine fishery in the Indian Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71(6): 795–798.
- Rabinovich, J.E. 1982. Introducción a la Ecología de poblaciones animales. 2ª Ed. CIA. Venezuela. 314p.
- Ramírez-Santiago, C.E., R.M. Hernández-Díaz, M.L. Figueroa-Núñez, D.A. Preciado-Robles Gil, S.R. Soriano-Velásquez, D. Acal-Sánchez y N. Vázquez-Gómez. 2006. Estimación de una medida alterna de tiburones en troncho desembarcados por la flota artesanal en Bahía de Banderas, Nay., y Puerto Madero, Chis. Resúmenes II Simposium Nacional de Tiburones y Rayas. D.F. 21 al 25 de agosto de 2006.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 191: 1–382.
- Román-Verdesoto, M.H. 2014. Efectos potenciales de vedas espaciales en la demografía del tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformis*) en el Océano Pacífico oriental. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California, México. 68p.
- Ronquillo-Benítez, K.C. 1999. Aspectos biológicos y pesqueros del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) de las aguas del Golfo de Tehuantepec, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México. 90p.

- Rosenblatt, M. 1956. Remarks on some nonparametric estimates of a density function. *Ann. Math. Statist.* 27(3): 832–837.
- Salgado-Ugarte, I.H., J.L. Gómez-Márquez y B. Peña-Mendoza. 2005. Métodos actualizados para análisis de datos biológicos-pesqueros. UNAM - FES Zaragoza. México. 240p.
- Sánchez-de Ita, J.A., Quiñónez-Velázquez, C., Galván-Magaña, F., Bocanegra-Castillo, N. y R. Félix-Uraga. 2011. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the west coast of Baja California Sur, México. *J. Appl. Ichthyol.* 27: 20–24.
- Santana-Hernández, H. y J. Valdez-Flores. 2014. Pelágicos mayores obtenidos por la flota palangreras de mediana altura del puerto de Manzanillo, Colima. Instituto Nacional de Pesca. México, D.F. 60p.
- Santana-Hernández, H., J.J. Valdez-Flores e I.M. Gómez-Humarán. 2009. Distribución espacial y temporal de las especies que conforman la captura objetivo e incidental, obtenida por barcos palangreros de altura en el Pacífico Mexicano: 1983-2002. *Ciencia Pesquera*, 17: 85–96.
- Santana-Hernández, H., I.M. Gómez-Humarán, J.J. Valdez-Flores y M.del C. Jiménez-Quiroz. 2008. Experimento para determinar la selectividad y la eficacia del palangre de deriva con tres tipos de anzuelo y dos tipos de carnada, en la pesca de tiburón con embarcaciones de mediana altura en el Pacífico central mexicano. *Ciencia pesquera* 16: 57–66.
- SEPESCA. 1994. Atlas pesquero de México. Secretaría de Pesca-INP. México. 234p.
- Simpfendorfer, C.A. 2005. Demographic models: life tables, matrix models and rebound potential, Pp. 143–153. En: Musick, J.A., y R. Bonfil (Eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. Fish. Tech. Paper 474, FAO, Rome.
- Simpfendorfer, C.A. 1999. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. *Fish. Bull.* 97: 978–986.
- Smith, S.E., D.W Au y C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Mar. Freshwater Res.*, 49: 663–678.
- Soriano-Velásquez, S.R, Acal-Sánchez, D.E., Castillo-Geniz, J.L., Vásquez-Gómez, N. y C.E. Ramírez-Santiago. 2006. Tiburón del Golfo de Tehuantepec. Pp. 323–363. En: *Sustentabilidad y pesca responsable en México: Evaluación y manejo*. INP, SAGARPA.

- Soriano-Velásquez, S.R., C.E. Ramírez-Santiago, N. Vázquez-Gómez, P.A. Ulloa-Ramírez, R.M. Hernández-Díaz, C. Solís-Gil, M.L. Figueroa-Núñez, D.M. Rodríguez-Hernández y D.A. Preciado Robles-Gil. 2005. Diagnóstico de la pesquería artesanal de tiburones en la Cruz de Huanacastle, Bahía de Banderas, Nayarit, México. Informe de investigación (documento interno). Instituto Nacional de la Pesca. 44p.
- StataCorp. 2009. Stata: Release 11. Statistical Software. College Station, TX. Stata Corporation LP.
- Stevens, J.D. 1999. Variable resilience to fishing pressure in two sharks: the significant for different ecological and life history parameters. En: J.A. Musick, (Ed.). Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals. American Fisheries Society Symposium. USA, pp: 11–15.
- Stevenson, M.R. 1970. On the physical and biological oceanography near the entrance of the Gulf of California, October 1966–August 1967. Inter.-American Tropical Tuna Comission, Bulletin XIV, 3: 482–503.
- Strasburg, D.W. 1958. Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. Fishery Bulletin 58: 335–361
- Tamayo, J.L. 1970. Geografía Moderna de México. Trillas. México. 390p.
- Tovar-Ávila, J., H. Santana-Hernández, D.A. Chávez-Arrequín, A. Rodríguez-Madrigal, B. Vargas-Trejo, L.F. Mondragón-Sánchez, E. Furlong-Estrada, M.R. Torres-Herrera, J.D. Acosta-Quintana, L. Marín-Zaldívar, A. Espinosa-García, E. Zárate-Becerra, J.L. Patiño-Valencia, M. Jacob y S. Hernández-Ventura. 2014. Pesquería y dinámica poblacional de los elasmobranchios en la entrada al Golfo de California y el Pacífico Central Mexicano. Informe de Investigación (documento interno). CRIP Bahía de Banderas, Instituto Nacional de Pesca. 72p.
- Tovar-Ávila, J., P. Ulloa-Ramírez, M.C. Luna-Raya, J. De la Cruz-González, E. Furlong-Estrada, M.R. Torres-Herrera, D.A. Chávez-Arrequín, J.D. Acosta-Quintana, L. Marín-Zaldívar, A. Espinosa-García, E. Zárate-Becerra y J.L. Patiño-Valencia. 2013. Análisis de la dinámica poblacional de tiburón y la pesquería artesanal de atún de Nayarit, Informe de Investigación (documento interno). CRIP Bahía de Banderas, Instituto Nacional de Pesca. 45 pp.

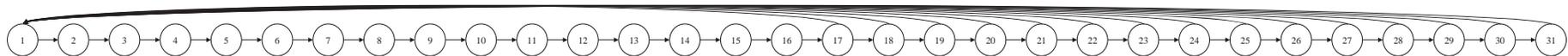
- Tovar-Ávila, J., J.L. Patiño-Valencia, E. Zárate-Becerra, Y. Green-Ruiz, P. Toledo-Díaz Rubín, M.R. Torres-Herrera, J. De la Cruz-González, A. Liedo-Galindo, P.A. Ulloa-Ramírez, R. Gallegos-Camacho, J.L. Hernández-Corona, L.I. López-García, E. Furlong-Estrada y L.F. Mondragón-Sánchez. 2010. Análisis de la pesquería de tiburón en Nayarit. Informe de Investigación (documento interno). CRIP Bahía de Banderas, Instituto Nacional de Pesca. 77p.
- Tovar-Ávila, J., R.W. Day y T.I. Walker. 2010. Using rapid assessment and demographic methods to evaluate the effects of fishing on *Heterodontus portusjacksoni* off far-eastern Victoria, Australia. *Journal of Fish Biology* 77(7): 1564–1578.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10: 181–213.
- Walker, T.I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49: 553–572.
- Walker, T.I., B.L. Taylor, R.J. Hudson y J.P. Cottier. 1998. The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarticus*) harvested off southern Australia. *Fisheries Research* 39: 139–163.
- Watson, J.T., T.E. Essington, C.E. Lennert-Cody y M.A. Hall. 2009. Trade-offs in the design of fishery closures: Management of silky shark bycatch in the eastern Pacific Ocean tuna fishery. *Conservation Biology* 23(3): 626–635.
- Worm, B., B. Davis, L. Kettner, C.A. Ward-Paige, D. Chapman, M.R. Heithaus, S.T. Kessel y S.H. Gruber. 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy* 40: 194–204.
- Wyrski, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin* 9(5): 207–304.
- Zamora-García, O.G. 2013. Evaluación del efecto de la mortalidad por pesca en los parámetros poblacionales de la sierra (*Scomberomorus sierra*), en el sur del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán. 72p.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Segunda edición. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 718p.

Zea-de la Cruz, H. 2007. Edad y crecimiento del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) registrado en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Boca del Rio. Boca del Rio, Ver. 64p.

ANEXO

Tabla A1. Tabla de vida para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano. x = intervalo de edad; l_x = supervivencia; m_x = fecundidad; l_x*m_x = tasa reproductiva a la edad específica.

x	l_x	m_x	l_x*m_x	$x*l_x*m_x$
0	1	0	0	0
1	0.87	0	0	0
2	0.76	0	0	0
3	0.67	0	0	0
4	0.58	0	0	0
5	0.51	0	0	0
6	0.45	0	0	0
7	0.39	0	0	0
8	0.34	0	0	0
9	0.30	0	0	0
10	0.26	0	0	0
11	0.23	0	0	0
12	0.20	0	0	0
13	0.17	0	0	0
14	0.15	0	0	0
15	0.13	0	0	0
16	0.12	0	0	0
17	0.10	5.41	0.55	9.39
18	0.09	5.41	0.48	8.69
19	0.08	5.41	0.42	8.02
20	0.07	5.41	0.37	7.39
21	0.06	5.41	0.32	6.78
22	0.05	5.41	0.28	6.21
23	0.05	5.41	0.25	5.68
24	0.04	5.41	0.22	5.18
25	0.03	5.41	0.19	4.72
26	0.03	5.41	0.17	4.29
27	0.03	5.41	0.14	3.90
28	0.02	5.41	0.13	3.53
29	0.02	5.41	0.11	3.20
30	0.02	5.41	0.10	2.89
31	0.02	5.41	0.08	2.62



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	4.730	
0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.874

Figura A1. Gráfica de ciclo de vida y matriz de proyección para *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico central mexicano.

