



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

**ESTIMACIÓN DE LA EDAD Y CRECIMIENTO DEL TIBURÓN AZUL  
(*Prionace glauca* LINNAEUS 1758), EN EL NORTE DEL PACÍFICO  
MEXICANO MEDIANTE UN ENFOQUE MULTIMODELO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:  
**LUCÍA ELIZABETH LÓPEZ LÓPEZ**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
DR. JAVIER TOVAR ÁVILA - INAPESCA

**COMITÉ TUTOR:**  
DR. JOSÉ LEONARDO CASTILLO GÉNIZ – INAPESCA  
DR. FELIPE AMEZCUA MARTÍNEZ – UNAM  
DR. JUAN CARLOS PÉREZ JIMÉNEZ – ECOSUR  
DRA. MARÍA DEL PILAR BLANCO PARRA – CONACyT-UAEQRO

**MÉXICO, CD. MX., MARZO DE 2023.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.



**ESTIMACIÓN DE LA EDAD Y CRECIMIENTO DEL TIBURÓN AZUL  
(*Prionace glauca* LINNAEUS 1758), EN EL NORTE DEL PACÍFICO  
MEXICANO MEDIANTE UN ENFOQUE MULTIMODELO TÍTULO DEL  
PROYECTO DE INVESTIGACIÓN**

**TESIS**

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

PRESENTA:  
**LUCÍA ELIZABETH LÓPEZ LÓPEZ**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
DR. JAVIER TOVAR ÁVILA - INAPESCA

**COMITÉ TUTOR:**  
DR. JOSÉ LEONARDO CASTILLO GÉNIZ – INAPESCA  
DR. FELIPE AMEZCUA MARTÍNEZ – UNAM  
DR. JUAN CARLOS PÉREZ JIMÉNEZ – ECOSUR  
DRA. MARÍA DEL PILAR BLANCO PARRA – CONACyT-UAEQRO

**MÉXICO, CD. MX., MARZO DE 2023.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



**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 está 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.

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (PCMyL) por la oportunidad que me otorgaron para poder realizar mis estudios de maestría, así como a todos los profesores que aportaron conocimiento para mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca para poder realizar mis estudios de Maestría.

Al Proyecto Tiburón del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) por permitirme utilizar los datos y muestras obtenidos del programa biología reproductiva del tiburón azul (CRIAP-Ensenada, Baja California).

Al Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera (CRIAP-Bahía de Banderas) y al M. en C. Alberto Rodríguez Preciado, por permitirme usar las instalaciones del CRIP durante parte del desarrollo de mi tesis.

Al Dr. Javier Tovar Ávila, por aceptar ser mi director de tesis, darme la oportunidad de trabajar nuevamente con él y guiarme en este camino, por sus sabios consejos, la disposición y gran paciencia que me tiene, pero sobre todo por impulsar mi formación académica y estar siempre apoyándome y corrigiéndome para mejorar cada día.

A mis sinodales: el Dr. José Leonardo Castillo Géniz, el Dr. Felipe Amezcua Martínez, el Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez y a la Dra. María del Pilar Blanco Parra, por aceptar formar parte de este trabajo, su disposición para atender mis dudas, sus prontas respuestas, por permitirme el uso de sus materiales para el procesamiento de las muestras, por sus correcciones que sin duda ayudaron a la mejoría de este trabajo e infinitas gracias por sus ánimos y buenos consejos en cada examen tutorial.

A Edith Zárate y Alicia Lupio, por abrirme las puertas de sus casas, permitirme aprender de ustedes y de sus experiencias, sus consejos, alentarme a ser una buena persona y profesionalista, pero sobre todo por hacerme parte de su familia y ofrecerme su amistad incondicional.

A mis amigas del posgrado: Andy, Inna, Brenda y Faby, por ayudarme a estudiar antes de cada examen, compartir los mejores desayunos y salidas a bailar, amenizar cada momento en el instituto, brindarme su sincera amistad, sus mejores consejos y por hacer de la maestría una de las mejores experiencias de mi vida. A Mayra y Daniel por compartir su conocimiento e introducirme al mundo de los modelos de crecimiento, por tener el tiempo para todas esas video llamadas y responder a todas mis preguntas.

## **DEDICATORIA**

Dedico este trabajo a mis padres (Alma y Luis), a mis hermanos (Verónica y David) y a mi sobrino (Ángel), quienes me acompañan y apoyan en cada etapa de mi crecimiento personal y académico.

*“La ciencia es la progresiva aproximación del hombre al mundo real”*

**(Max Planck)**

*“El nacimiento de la ciencia fue la muerte de la superstición”*

**(Thomas Henry Huxley)**



## ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL .....	1
ÍNDICE DE FIGURAS .....	3
ÍNDICE DE TABLAS .....	6
INTRODUCCIÓN .....	7
Importancia pesquera de <i>Prionace glauca</i> .....	9
Estimación de edad y crecimiento para la evaluación pesquera .....	10
Verificación y validación de la edad.....	12
Modelos de crecimiento y enfoque multimodelo .....	13
ANTECEDENTES .....	14
Estudios de edad y crecimiento de <i>P. glauca</i> .....	14
HIPÓTESIS .....	17
JUSTIFICACIÓN .....	18
OBJETIVOS .....	19
Objetivo General .....	19
Objetivos Particulares .....	19
MATERIALES Y MÉTODOS .....	20
Área de estudio .....	20
Obtención de muestras.....	23
Procesamiento de muestras .....	23
Análisis de datos .....	25
Composición de la captura.....	25
Observación y conteo de las bandas de crecimiento .....	26
Estimación de edad .....	27
Precisión y sesgo .....	28
Validación de la periodicidad de formación de bandas .....	29
Modelos de crecimiento (Enfoque determinístico) .....	29
Modelos de crecimiento (Enfoque estocástico) .....	31

Longevidad .....	33
RESULTADOS .....	34
Composición de la captura.....	34
Relación LT-RV.....	38
Precisión y sesgo .....	38
Validación de la periodicidad de la formación de bandas de crecimiento.....	41
Estructura de edades .....	43
Modelos de crecimiento (enfoque determinístico).....	44
Modelos de crecimiento (enfoque estocástico) .....	46
Longevidad .....	50
DISCUSIÓN.....	51
Composición de la captura por pesquerías.....	51
Relación LT-RV.....	52
Precisión y sesgo .....	52
Observación de bandas de crecimiento en vértebras de la región cervical y torácica	53
Validación de la periodicidad de la formación de bandas de crecimiento.....	54
Estructura de edades .....	55
Modelos de crecimiento (enfoque determinístico).....	57
Modelos de crecimiento (enfoque estocástico) .....	60
CONCLUSIONES.....	63
REFERENCIAS .....	64

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica de <i>Prionace glauca</i> (Compagno 1984). .....	7
Figura 2. Morfología y dentadura superior e inferior de <i>Prionace glauca</i> (tomada de Shark Trust 2010). .....	8
Figura 3. Esquema de corte T) transversal y L) longitudinal de una vértebra (tomado de Cailliet y Bedford 1993). .....	11
Figura 4. Métodos para la identificación de bandas de crecimiento a) Nitrato de plata (tomado de Blanco-Parra <i>et al.</i> 2008), b) Tinción con rojo de alizarina (tomado de Fujinami <i>et al.</i> 2016) y c) Radiografía (tomado de Officer <i>et al.</i> 1996). .....	11
Figura 5. A) Zona de estudio, incluyendo la Zona Económica Exclusiva de México el océano Pacífico en la cual se realiza la captura de <i>Prionace glauca</i> y B) sistemas oceánicos del Pacífico oriental: (CCEN= contracorriente ecuatorial del norte, CAT=corriente anticiclónica de Tehuantepec, CC= corriente de california CGC= corriente del golfo de California y CCM= corriente costera mexicana) (modificado de Kessler 2006). .....	21
Figura 6. Medidas morfométricas obtenidas de cada organismo de <i>Prionace glauca</i> . .....	23
Figura 7. Esquema de presencia de gonopterigios (cláspers) en machos y ausencia en hembras (tomado de González-Pestana 2016). .....	24
Figura 8. Corte longitudinales y fotografía obtenidos de las vértebras de <i>Prionace glauca</i> . .....	25
Figura 9. Vértebra cortada sagitalmente: (F) foco, (IN) <i>intermedialia</i> , (CC) <i>corpus calcareum</i> , (B) borde, (MN) marca de nacimiento (primera banda translúcida) y (1) segunda banda translúcida correspondiente al primer año de edad (Modificada de Yudin y Cailliet 1990). .....	26
Figura 10. Patrones de bandas de crecimiento observadas en las vértebras de <i>Prionace glauca</i> : a) agrupación de incrementos menores para formar una banda de crecimiento (indicada con ↑), b) incremento menor observado únicamente sobre el <i>corpus calcareum</i> (indicado con ←) considerada como banda falsa. Los incrementos mayores consideradas como bandas de crecimiento son indicadas con x en ambas imágenes. ....	27
Figura 11. Frecuencia de organismos muestreados por mes de captura(n=578). .....	34

Figura 12. Frecuencia de tallas de machos y hembras de <i>Prionace glauca</i> capturados en la pesquería de mediana altura desembarcado en Ensenada, BC y Mazatlán, Sinaloa (n=427), indicando el grupo modal (línea continua) y talla media de madurez (línea punteada) reportada por Carrera-Fernández <i>et al.</i> (2010) y Cruz-Ramírez <i>et al.</i> (2012). .....	35
Figura 13. Frecuencia de tallas de machos y hembras de <i>Prionace glauca</i> capturados en la pesquería artesanal desembarcados en Laguna Manuela, BC y La Cruz de Huanacastle, Nayarit (n=151), indicando el grupo modal (línea continua) y talla media de madurez (línea punteada) reportada por Carrera-Fernández <i>et al.</i> (2010) y Cruz-Ramírez <i>et al.</i> (2012). .....	36
Figura 14. Frecuencia de tallas de <i>Prionace glauca</i> capturados en la pesquería de mediana altura y pesquería artesanal, indicando el grupo modal (línea continua), talla media de madurez de machos (línea punteada verde) y hembras (línea punteada amarilla) reportada por Carrera-Fernández <i>et al.</i> (2010) y Cruz-Ramírez <i>et al.</i> (2012). .....	37
Figura 15. Relación longitud total-radio vertebral de <i>Prionace glauca</i> para sexos combinados (n=481). .....	38
Figura 16. Gráficas de sesgo inter e intra-lector de <i>Prionace glauca</i> (n=50). .....	40
Figura 17. Cortes sagitales de vértebras de <i>Prionace glauca</i> de dos regiones de la columna vertebral: a) torácica y b) cervical. .....	41
Figura 18. Porcentaje mensual de bordes opacos y translúcidos observados en las vértebras de <i>Prionace glauca</i> en el norte del océano Pacífico mexicano (n=433). .....	42
Figura 19. Incremento marginal con su error estándar representado por líneas verticales de las vértebras de <i>Prionace glauca</i> en el norte del océano Pacífico mexicano (n=433). .....	42
Figura 20. Periodicidad anual de la proporción de bordes translucidos de acuerdo con el método de Okamura y Semba (2009). .....	42
Figura 21. Frecuencia de edades estimadas para <i>Prionace glauca</i> en machos y hembras. .....	43
Figura 22. Curvas de crecimiento de <i>Prionace glauca</i> capturado en el Pacífico norte de México, estimado mediante cinco modelos de crecimiento para: a) machos y b) hembras. .....	45
Figura 23. Distribución de longitudes a cada edad de <i>Prionace glauca</i> , representadas mediante cuantiles (5%, 25%, 50%, 75% y 95%). .....	48

Figura 24. Distribución probabilística de longitud a cada grupo de edad (Edades 2 a 14) para hembras y machos de <i>Prionace glauca</i> .....	49
Figura 25. Comparación de curvas de crecimiento estimadas previamente con el presente estudio para <i>Prionace glauca</i> en el océano Pacífico.....	60

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros de crecimiento ( $L_{\infty}$ = longitud asintótica, $k$ = constante de crecimiento, $t_0$ = edad a la longitud cero) de <i>Prionace glauca</i> , estimados en estudios anteriores. $L_{\infty}$ = longitud asintótica, $k$ = constante de crecimiento, $t_0$ = edad a la longitud cero, $LT$ = longitud total; $LF$ =longitud furcal; $LP$ =longitud precaudal; $n$ = número de organismos, ECVB ecuación de crecimiento de von Bertalanffy .....	15
Tabla 2. Modelos de crecimiento utilizadas en el presente estudio. Dónde: $L_t$ es la longitud esperada a la edad en $t$ años, $L_0$ es la longitud a la edad cero, $t_0$ es la edad teórica a la longitud cero, $t$ es la edad estimada, $L_{\infty}$ es la longitud asintótica (cm), $k$ , $g$ y $G$ es el coeficiente de crecimiento (año-1) en cada modelo, respectivamente.....	30
Tabla 3. Modelos estocásticos de crecimiento utilizados en el presente estudio, basados en tres funciones positivas de distribución probabilística ( <i>fdp</i> ) (Troynikov y Walker 1999). .....	32
Tabla 4. Valores de los índices porcentuales de error promedio (APE), coeficientes de variación (CV) y porcentaje de acuerdo (PA) de los conteos de bandas de crecimiento en vértebras de <i>Prionace glauca</i> . .....	39
Tabla 5. Parámetros obtenidos con modelos de crecimiento con enfoque determinístico en el presente estudio. ....	44
Tabla 6. Valores de la prueba de Kimura ( <b>Xr2</b> ) para la comparación de las curvas de crecimiento de machos y hembras de <i>Prionace glauca</i> con los modelos con enfoque determinístico. ....	46
Tabla 7. Valores de los parámetros obtenidos en los modelos de crecimiento con enfoque estocástico del presente estudio. ....	47
Tabla 8. Valores del criterio de información media de Kullback-Leibler para la comparación de pares de modelos para datos de talla-edad de hembras. ....	47
Tabla 9. Longevidad teórica estimada para <i>Prionace glauca</i> . ....	50
Tabla 10. Tallas mínimas y máximas reportadas en estudios previos de <i>Prionace glauca</i> . ..	51
Tabla 11. Región de la columna vertebral de donde se obtuvieron las vértebras en estudios previos de <i>Prionace glauca</i> .....	54

## INTRODUCCIÓN

El tiburón azul (*Prionace glauca*) es la especie de tiburón más abundante en los océanos del mundo (Dent y Clarke 2015), encontrándose desde los 71°N hasta los 55°S de manera circunglobal. Habita la zona oceánica epipelágica en aguas templadas, tropicales y subtropicales (7°C a 25°C), encontrándolo principalmente de los 80 a 600 metros de profundidad (Casey 1982, Compagno 1984, Carey y Scharold 1990, Kohler *et al.* 2002) (Fig. 1).

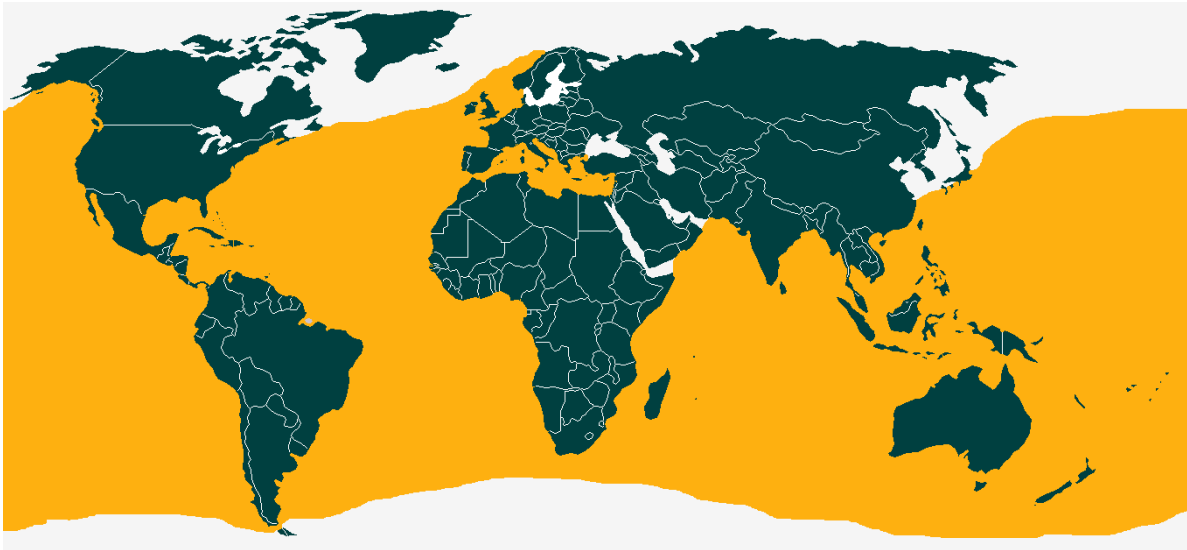
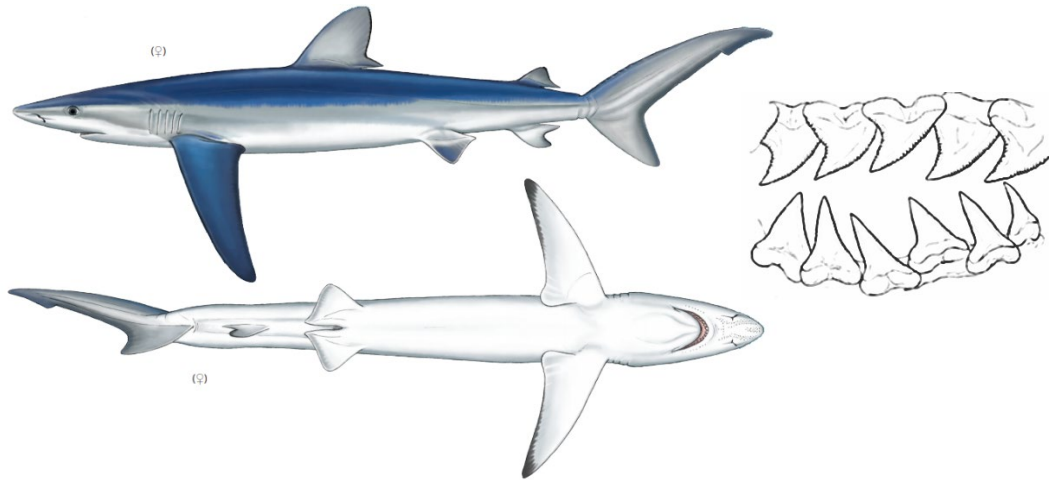


Figura 1. Distribución geográfica de *Prionace glauca* (Compagno 1984).

*Prionace glauca* se caracteriza por su forma esbelta, coloración dorsal azul oscura brillante, azul en los costados y abruptamente blanco en la parte inferior. El hocico es largo y estrechamente redondeado, dientes triangulares anchos y aserrados, encorvados en la mandíbula superior y más angostos en la inferior, el origen de la primera aleta dorsal está situado muy por detrás de los extremos libres de las aletas pectorales, la segunda aleta dorsal es mucho más pequeña que la primera y las aletas pectorales son muy largas, angostas y levemente falciformes, además tiene una quilla muy pequeña en el pedúnculo caudal (Compagno 1984, Compagno *et al.* 1995) (Fig. 2).



**Figura 2. Morfología y dentadura superior e inferior de *Prionace glauca* (tomada de Shark Trust 2010).**

*Prionace glauca* es un tiburón de gran tamaño con una talla máxima observada de 383 cm de LT (Bigelow y Schroeder 1948), que tiene una productividad biológica relativamente alta, con madurez entre los 4–6 años a una longitud total (LT) de 184–196 cm. En la especie se ha demostrado almacenamiento de esperma en las hembras, lo que asegura su éxito reproductivo. Su periodo de gestación es de 9–11 meses, con una camada considerablemente numerosa de 33 crías en promedio, las cuales tienen una talla de nacimiento de 35–45 cm de LT (Pratt 1979, Nakano 1994, Carrera-Fernández *et al.* 2010).

A *P. glauca* se le considera un depredador generalista y oportunista (Cortés 1998, Henderson *et al.* 2001), con una dieta constituida por sardinas y anchovetas principalmente, y ocasionalmente consume calamares. Sin embargo, a medida que crece, esta especie desarrolla una mayor dimensión bucal, agudeza visual, capacidad digestiva y mejoramiento en la natación por lo que es frecuente encontrar peces pelágicos de mayor dimensión en los estómagos de tiburones de gran tamaño (Harvey 1989, Clarke y Stevens 1987, Kubodera *et al.* 2007).

La distribución y migración de *P. glauca* está fuertemente influenciada por variaciones estacionales en la temperatura del agua, su ciclo reproductivo y la disponibilidad de presas (Kohler *et al.* 2002). Patrones temporales y geográficos de tallas y segregación sexual han sido descritos para esta especie, así como áreas de apareamiento y crianza (Strasburg 1958, Carey y Scharold 1990, Kohler *et al.* 2002, Skomal y Natanson 2003).



### **Importancia pesquera de *Prionace glauca***

En la actualidad *P. glauca* es una especie apreciada alrededor del mundo por sus aletas y carne. Un análisis sobre el registro de comercio de aletas, mostró que esta especie fue el mayor componente de tiburones grandes en el mercado asiático (Clarke *et al.* 2006, Dent y Clarke 2015).

En México, la pesquería de tiburones es una de las más importantes (lugar 10 por su volumen), en la cual, *P. glauca* es una de las especies más frecuentes, ocurriendo en pesquerías tanto artesanales, las cuales capturan un alto porcentaje de juveniles, así como de mediana altura en la que se capturan individuos de mayor longitud que ya han alcanzado su madurez (adultos) (Pérez-Jiménez *et al.* 2005, Fernández-Méndez *et al.* 2016, Furlong-Estrada *et al.* 2014). La especie es capturada también de manera incidental en aguas mexicanas por la pesquería de pez espada (*Xiphias gladius*, Linnaeus 1758) (Sosa-Nishizaki *et al.* 2013, Mendizábal-Oriza *et al.* 2000, SAGARPA 2005, Furlong-Estrada *et al.* 2017, Godínez-Padilla *et al.* 2016). Su captura ocurre abundantemente durante el invierno y primavera en el Pacífico mexicano (Galeana-Villaseñor *et al.* 2009).

Las pesquerías pueden afectar la estructura de la comunidad de peces, incluyendo la abundancia y la composición de especies (de Boer *et al.* 2001). A diferencia de otros recursos pesqueros como la sardina y el camarón que soportan una intensa explotación comercial, las poblaciones de elasmobranquios pueden ser abatidas fácilmente, inclusive con niveles moderados de mortalidad por pesca debido a sus historias de vida (Walker *et al.* 1998, Musick 1999). Por lo anterior, se han desarrollado medidas de manejo para controlar el esfuerzo pesquero y vedas espacio-temporales, como la veda para tiburones y rayas implementada en el 2012 en el Pacífico mexicano, la cual comprende del 1 de mayo al 31 de julio de cada año (Furlong-Estrada *et al.* 2017, DOF 2012).

Debido a la baja fecundidad, madurez tardía, alta longevidad y baja tasa de crecimiento poblacional, los tiburones son considerados generalmente con baja capacidad de recuperarse a altas mortalidades por pesca y son altamente susceptibles de ser sobreexplotados (Cailliet y Goldman 2004). Sin embargo, debido a su abundancia relativa alta, amplia distribución geográfica, rápido crecimiento y alta fecundidad, *P. glauca* es quizá la especie de tiburón con mayor productividad biológica, lo que puede explicar la alta

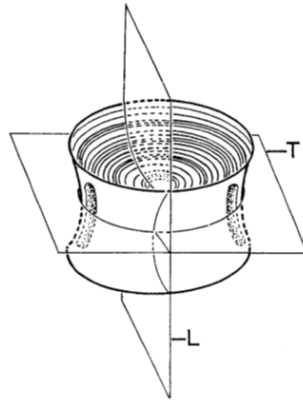
resiliencia que ha mostrado durante décadas inclusive con los niveles altos de captura (Campana *et al.* 2009).

### **Estimación de edad y crecimiento para la evaluación pesquera**

La edad y crecimiento forma parte importante de la historia de vida de una población. Esta información constituye la base para la estimación de otros parámetros poblacionales y demográficos esenciales como son: la mortalidad natural, la edad de madurez, la longevidad y la tasa de crecimiento poblacional, entre otros, todos ellos necesarios para un efectivo manejo de pesquerías (Goldman 2004, Cailliet *et al.* 2006). Los parámetros de edad y crecimiento pueden ser incorporados en modelos de evaluación pesquera, incluyendo modelos semicuantitativos como los análisis de productividad y susceptibilidad en evaluaciones de riesgo ecológico, que permiten determinar de manera cualitativa el grado de afectación que representa capturar estas especies de manera incidental por otras pesquerías, hasta modelos de evaluación de stock completamente cuantitativos (Walker 2004).

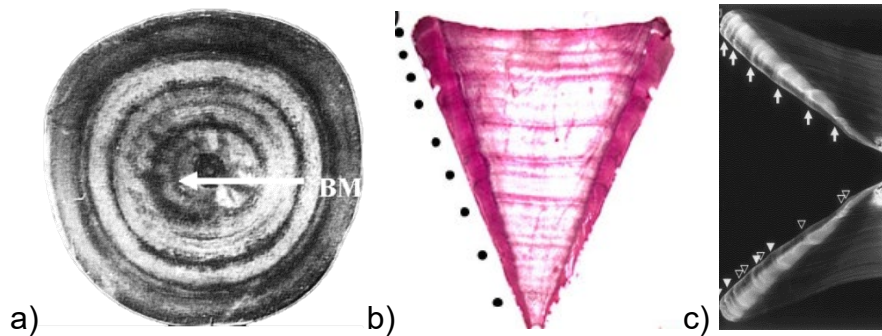
Los métodos para estimar la edad en elasmobranquios pueden ser indirectos, como el análisis de distribución de tallas de una población (Sparre y Venema 1997), o directos, como el análisis de bandas de crecimiento en estructuras duras, incluyendo las vértebras o espinas dorsales (Cailliet y Goldman 2004). El uso potencial de las vértebras para evaluar la edad en elasmobranquios fue considerado por primera vez por Ridewood (1921), pero fue hasta 1949 cuando Haskell utilizó las bandas de crecimiento en las vértebras para determinar la edad del tiburón toro, *Carcharhinus leucas* (Rossouw 1984).

La técnica más común para la determinación de la edad en tiburones es el análisis de zonas de bandas de crecimiento en vértebras y espinas, por su relativa rapidez y bajo costo (Campana 2001, Cailliet y Goldman 2004). Para la observación de las bandas de crecimiento se realizan comúnmente cortes transversales o longitudinales que faciliten el conteo de bandas a través de un microscopio (Cailliet y Goldman 2004) (Fig. 3).



**Figura 3. Esquema de corte T) transversal y L) longitudinal de una vértebra (tomado de Cailliet y Bedford 1993).**

Existen además diversos métodos que facilitan la identificación de las bandas de crecimiento aplicados en vértebras, por ejemplo: nitrato de plata, rojo de alizarina y radiografías (Cailliet *et al.* 2006, Blanco-Parra *et al.* 2008, Fujinami *et al.* 2016) (Fig. 4).



**Figura 4. Métodos para la identificación de bandas de crecimiento a) Nitrato de plata (tomado de Blanco-Parra *et al.* 2008), b) Tinción con rojo de alizarina (tomado de Fujinami *et al.* 2016) y c) Radiografía (tomado de Officer *et al.* 1996).**

Las estructuras duras de los elasmobranquios, como espinas y vértebras, forman generalmente un par de bandas de crecimiento por año (opaca y translúcida) (Campana 2001). Estas bandas pueden ser correlacionadas con fluctuaciones ambientales que afectan el crecimiento del pez (Williams y Bedford 1974), la banda opaca formada en primavera y verano se asocia con un crecimiento rápido del organismo, mientras que la banda translúcida formada en otoño e invierno representa un crecimiento lento (Goldman 2004). Este patrón de formación de las bandas de crecimiento en las vértebras proporciona la base para la determinación de la edad, sin embargo, la periodicidad de las bandas de crecimiento debe ser validada (Campana 2001, Cailliet y Goldman 2004).

## Verificación y validación de la edad

No todas las especies forman un par de bandas de crecimiento anualmente en sus vértebras o estructuras duras, por lo que asociar un valor cronológico a estas requiere un proceso de validación y verificación. La identificación y cuantificación de las bandas de crecimiento es además un proceso subjetivo, que requiere la estimación de su precisión. Estos procesos son de gran importancia ya que la determinación incorrecta de la edad en estudios de dinámica poblacional, puede conducir a graves errores en la evaluación de esas poblaciones resultando en un mal manejo de las pesquerías (Officer *et al.* 1996, Campana 2001, Cailliet *et al.* 2006).

La validación de la edad consiste en determinar la exactitud de una edad estimada, mientras que la validación de la periodicidad de formación de bandas (equiparada por algunos autores con la verificación) se refiere a determinar la frecuencia de la formación del incremento de las bandas de crecimiento. Por otra parte, la verificación de la edad es el proceso que confirma la estimación de la edad mediante distintos métodos (Campana 2001, Cailliet *et al.* 2006). Algunos métodos de validación directa son: 1) bomba de radiocarbono, 2) marcaje-recaptura utilizando marcadores químicos como oxitetraciclina (OTC) y 3) crianza en cautiverio (Campana 2001), mientras que el análisis de bordes e incremento marginal pueden considerarse métodos de validación indirecta o verificación (Goldman 2004).

Debido a su bajo costo en comparación a otros métodos, el análisis de incremento marginal y análisis de bordes han sido utilizados para verificar la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras de distintas especies, incluyendo *P. glauca*. Para esta especie se ha demostrado una periodicidad anual en la formación de sus bandas de crecimiento (Lessa *et al.* 2004), incluyendo la población presente en aguas de México (Blanco-Parra *et al.* 2008). Existen en la actualidad nuevas herramientas para el análisis cuantitativo de la periodicidad a lo largo de un año de los bordes e incremento marginal (Okamura y Semba 2009, Okamura *et al.* 2013), siendo necesario implementarlas en *P. glauca* a fin de aumentar la confiabilidad de los estudios de edad.

## Modelos de crecimiento y enfoque multimodelo

Para describir el crecimiento de una especie existen diversos modelos o funciones (Cailliet *et al.* 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008). Los modelos pueden describir el crecimiento a partir de relaciones puramente empíricas o incorporando bases teóricas obtenidas por diferentes algoritmos matemáticos dependiendo de dichos procesos (Guzman-Castellanos *et al.* 2014). Hasta hace algunos años era común adoptar *a priori* algún modelo, generalmente el modelo tradicional de von Bertalanffy (Katsanevakis y Maravelias 2008), que contempla la premisa biológica de que el crecimiento de un organismo depende de dos importantes procesos biológicos, el anabolismo y el catabolismo (Beverton y Holt 1957, Cailliet y Goldman 2004). Sin embargo, existen otros modelos que han sido aplicados a elasmobranquios exitosamente, como el modelo de Gompertz (Gompertz 1825), el de Richards (Richards 1959) y el Logístico (Ricker 1975), los cuales pueden proveer resultados diferentes para los mismos datos (Chen *et al.* 1991), describiendo en algunos casos mejor el crecimiento. Nuevos modelos han sido también desarrollados en años recientes, como el modelo de crecimiento que incorpora el costo de reproducción propuesto por Minte-Vera *et al.* (2016).

También se han desarrollado versiones estocásticas del modelo de crecimiento de von Bertalanffy que incorporan de diversas formas la variabilidad biológica o error asociado al proceso de crecimiento, sobrepasando el supuesto de que los parámetros de crecimiento deban ser fijos e invariables (Troynikov 1998). Los modelos desarrollados por Troynikov (1998) incorporan de manera explícita la heterogeneidad de los datos de talla a edad en el modelo de von Bertalanffy, asumiendo tres funciones positivas de distribución probabilística (Weibull, Gamma y Log-Normal) que permiten la variación aleatoria en la constante de crecimiento del modelo ( $k$ ). De esta forma, se genera una representación más flexible y con mayor sentido biológico del crecimiento (Tovar-Ávila *et al.* 2009, Guzman-Castellanos *et al.* 2014).

## ANTECEDENTES

Debido a que *P. glauca* es la especie de tiburón más abundante en los océanos y la más frecuentemente capturada de manera dirigida e incidental por diversas pesquerías (Dent y Clarke 2015), se han realizado numerosos estudios de su biología, incluyendo su distribución y movimientos migratorios, hábitos alimenticios e historia de vida.

### **Estudios de edad y crecimiento de *P. glauca***

Los estudios de edad y crecimiento de *P. glauca* iniciaron en los años 70's. Stevens (1975) estimó la edad de ejemplares capturados en el noreste del océano Atlántico, utilizando centros vertebrales con impregnación de nitrato de plata y ajustando el modelo tradicional de von Bertalanffy para describir su crecimiento (Tabla 1). En dicho estudio se asumió una periodicidad anual de las bandas de crecimiento observadas en las vértebras.

En la década de los 80's, Cailliet y Bedford (1983) y Tanaka *et al.* (1990) estimaron los parámetros de crecimiento de *P. glauca* a partir de organismos capturados en el Pacífico norte y occidental (frente a las costas de Japón) respectivamente. Al igual que el estudio de Stevens (1975) en estos estudios se utilizaron vértebras impregnadas con nitrato de plata para estimar la edad, asumiendo una periodicidad anual y el modelo tradicional de von Bertalanffy para determinar el crecimiento, no obstante, Tanaka *et al.* (1990) realizaron cortes de las vértebras (Tabla 1).

Skomal y Natanson (2003) estimaron la edad y crecimiento de *P. glauca* en el norte del océano Atlántico, a partir del conteo de bandas de crecimiento en cortes longitudinales de vertebras. Estos autores validaron por primera vez la periodicidad de las bandas de crecimiento de manera directa, mediante marcaje y recaptura de dos organismos de *P. glauca* inyectados con OTC, encontrando que en las vértebras de tiburones de esa región se forma un par de bandas anualmente.

En el noreste de Brasil, Lessa *et al.* (2004) estimaron la edad de *P. glauca* a partir de cortes longitudinales de vértebras. En este estudio se aplicaron por primera vez tres modelos de crecimiento distintos. Sin embargo, el modelo que presentó mejor ajuste a los datos, fue el tradicional de von Bertalanffy.

Fujinami *et al.* (2019) estimaron nuevamente los parámetros de crecimiento de *P. glauca* en el norte del Pacífico occidental, debido a la alta incertidumbre de la longitud asintótica derivada de los estudios de crecimiento previos en esta especie. Estos autores utilizaron nueva información, ampliando su cobertura de área y tamaño de muestreo que en estudios anteriores. Asumieron la función de crecimiento de von Bertalanffy para describir el crecimiento de *P. glauca*. Además, validaron la periodicidad de las bandas de crecimiento mediante el análisis de borde, determinando la formación de bandas translucidas durante diciembre a febrero.

Wells *et al.* (2017) validaron la formación de las bandas de crecimiento en vértebras de tiburones azules del Océano Pacífico oriental, mediante marcaje y recaptura de organismos inyectados con OTC. Este estudio demostró que esta especie forma un solo par de bandas por año, al menos en organismos de 1–8 años.

En México también se han realizado estudios de edad y crecimiento de *P. glauca*, particularmente en el noroeste del océano Pacífico mexicano. Blanco-Parra *et al.* (2008), estimaron la edad de la especie a partir del conteo de bandas en cortes longitudinales de las vértebras de organismos capturados por la pesquería artesanal. Estos autores utilizaron el análisis de bordes para validar la periodicidad de formación de las bandas, sin embargo, debido al bajo número de muestras obtenidas para cada mes, no les fue posible encontrar un patrón claro de la periodicidad, por lo anterior, asumieron una periodicidad anual de acuerdo a estudios previos que han reportado la formación anual de las bandas en la especie.

Por su parte, Furlong-Estrada *et al.* (2017) estimó la edad y crecimiento de *P. glauca* a partir del conteo de bandas de crecimiento en vértebras de tiburones capturados por las pesquerías artesanal y de mediana altura con base en Ensenada, Baja California (BC). Estos autores determinaron que la pesquería artesanal impacta principalmente en juveniles de 1–2 años, mientras que la pesquería de mediana altura en juveniles de 3–5 años.

En el presente estudio se pretende comparar por primera vez diversos modelos (determinísticos y estocásticos), para obtener estimaciones del crecimiento de *P. glauca* más confiables. Se espera también ampliar el número de muestras a cada grupo de edad abarcando una zona de estudio mayor a los realizados en el Pacífico mexicano y muestreos en diversas pesquerías (artesanal e industrial) que permitan tener una mejor representatividad de la estructura de edades de la población.



**Tabla 1. Parámetros de crecimiento ( $L_{\infty}$ = longitud asintótica, k= constante de crecimiento,  $t_0$  = edad a la longitud cero) de *Prionace glauca*, estimados en estudios anteriores.  $L_{\infty}$ = longitud asintótica, k= constante de crecimiento,  $t_0$  = edad a la longitud cero, LT= longitud total; LF=longitud furcal; LP=longitud precaudal; n= número de organismos, ECVB ecuación de crecimiento de von Bertalanffy**

Sexo	n	Edad máxima (años)	Tallas	Modelo	$L_{\infty}$ (cm)	k (año-1)	$t_0$ (años)	Zona de estudio	Autor
<b>Combinados</b>	82	7	45–272.5 LT	ECVB	423 LT	0.11	-1.035	Norte del Océano Atlántico	Stevens (1975)
<b>Machos</b>	38	9		ECVB	295.3 LT	0.18	-1.11		Cailliet y Bedford (1983)
<b>Hembras</b>	88	9		ECVB	241.9 LT	0.25	-0.79	Sur de California	
<b>Combinados</b>	130	9	30–270.5 LT	ECVB	265.5 LT	0.22	-0.8		
<b>Machos</b>	43	11		ECVB	369 LT	0.1	-1.38	Pacífico norte	Tanaka <i>et al.</i> (1990)
<b>Hembras</b>	152	8	110–280 LT	ECVB	304 LT	0.16	-1.01	(Japón)	
<b>Machos</b>	3820	10	20–215 LT	ECVB	289.7 LT	0.129	-0.759	Noroeste del Océano Pacífico	Nakano (1994)
<b>Hembras</b>	3364	8	30–205 LT	ECVB	243.3 LT	0.144	-0.849		
<b>Machos</b>	287	16		ECVB	282.3 LF	0.18	-1.35		Skomal y Natanson (2003)
<b>Hembras</b>	119	15		ECVB	310.8 LF	0.13	-1.77	Norte del Océano Atlántico	
<b>Combinados</b>	411	16	49–312 LT	ECVB	286.8 LF	0.17	-1.43		
	236	11		ECVB	352.1 LT	0.157	-1.01		Lessa <i>et al.</i> (2004)
<b>Combinados</b>	236	11	173.8–310 LT	Richards	313.4 LT	0.312		Noreste de Brasil	
	236	11		Schnute	360.3 LT		-0.145		

<b>Sexo</b>	<b>n</b>	<b>Edad máxima (años)</b>	<b>Tallas</b>	<b>Modelo</b>	<b><math>L_{\infty}</math> (cm)</b>	<b>k (año-1)</b>	<b><math>t_0</math> (años)</b>	<b>Zona de estudio</b>	<b>Autor</b>
<b>Machos</b>	122	16		ECVB	299.8 LT	0.1	-2.44	Península de Baja California	Blanco-Parra <i>et al.</i> (2008)
<b>Hembras</b>	62	12		ECVB	237.5 LT	0.15	-2.15		
<b>Combinados</b>	184	16	81–270 LT	ECVB	303.4 LT	0.1	-2.68		
<b>Machos</b>	659	17.3	33.4–258.3 LPC	ECVB	284.8 LPC	0.11	-1.34	Pacífico Occidental	Fujinami <i>et al.</i> (2019)
<b>Hembras</b>	620	15.8	33.4–243.3 LPC	ECVB	256.3 LPC	0.14	-0.97		
<b>Combinados</b>	417	10	69–280 LT	ECVB	310.8 LT	0.16	-2.15	Norte del Pacífico Mexicano	Furlong-Estrada <i>et al.</i> (2017)

## **HIPÓTESIS**

El modelo tradicional de crecimiento de von Bertalanffy, seleccionado comúnmente *a priori* para describir el crecimiento de *Prionace glauca*, puede no ser el modelo más adecuado, por lo que el enfoque multimodelo permitirá seleccionar el modelo que provea parámetros con mayor confiabilidad para la especie.

## JUSTIFICACIÓN

A pesar de que *P. glauca* es una de las especies con más estudios de edad y crecimiento en la actualidad y con diversos estudios en México como los de Blanco-Parra *et al.* (2008) y Furlong-Estrada *et al.* (2017), únicamente se ha utilizado la versión determinística del modelo de von Bertalanffy para la estimación de su crecimiento a pesar de que en diversos estudios se ha manifestado la incertidumbre de la longitud asintótica que deriva de este modelo. Existen actualmente nuevas herramientas y modelos, incluyendo distintos enfoques (ej. estocástico), que permiten incorporar de manera explícita la heterogeneidad del crecimiento individual, manteniendo la base biológica original de la ecuación de von Bertalanffy. Por lo anterior, en el presente estudio se pretende comparar por primera vez diversos modelos (determinísticos y estocásticos), para evaluar el desempeño de los mismos y obtener estimaciones del crecimiento y otros parámetros de historia de vida más confiables. Se espera también ampliar el número de muestras a cada grupo de edad abarcando una zona de estudio mayor y muestreos en diversas pesquerías (artesanal e industrial) que permitan tener una mejor representatividad de la estructura de edades de la población.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Estimar la edad y el crecimiento individual de *Prionace glauca* del Pacífico norte mexicano a partir del conteo de bandas de crecimiento en sus vértebras, utilizando nuevas herramientas de validación de la periodicidad de formación de las bandas y la comparación de diversos modelos determinísticos y estocásticos.

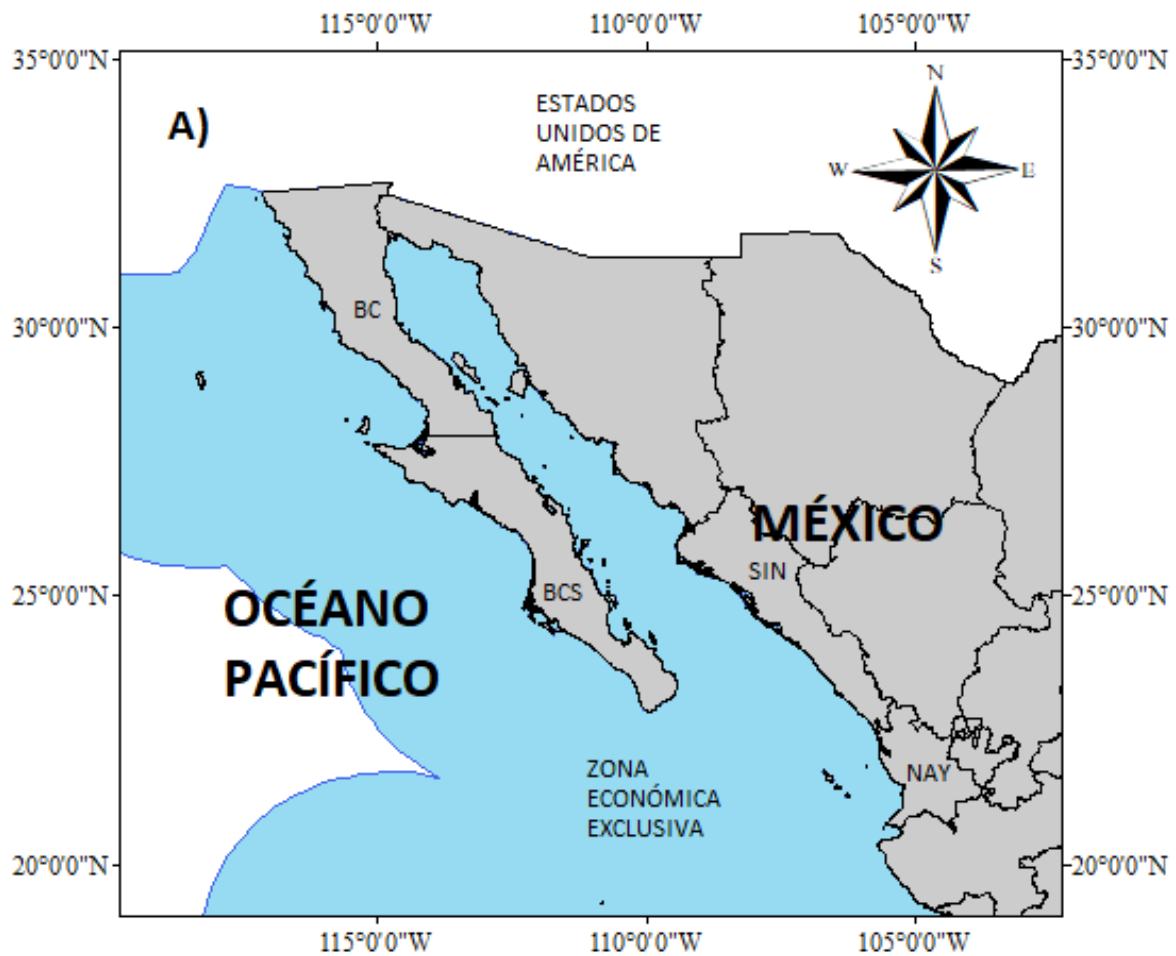
### Objetivos Particulares

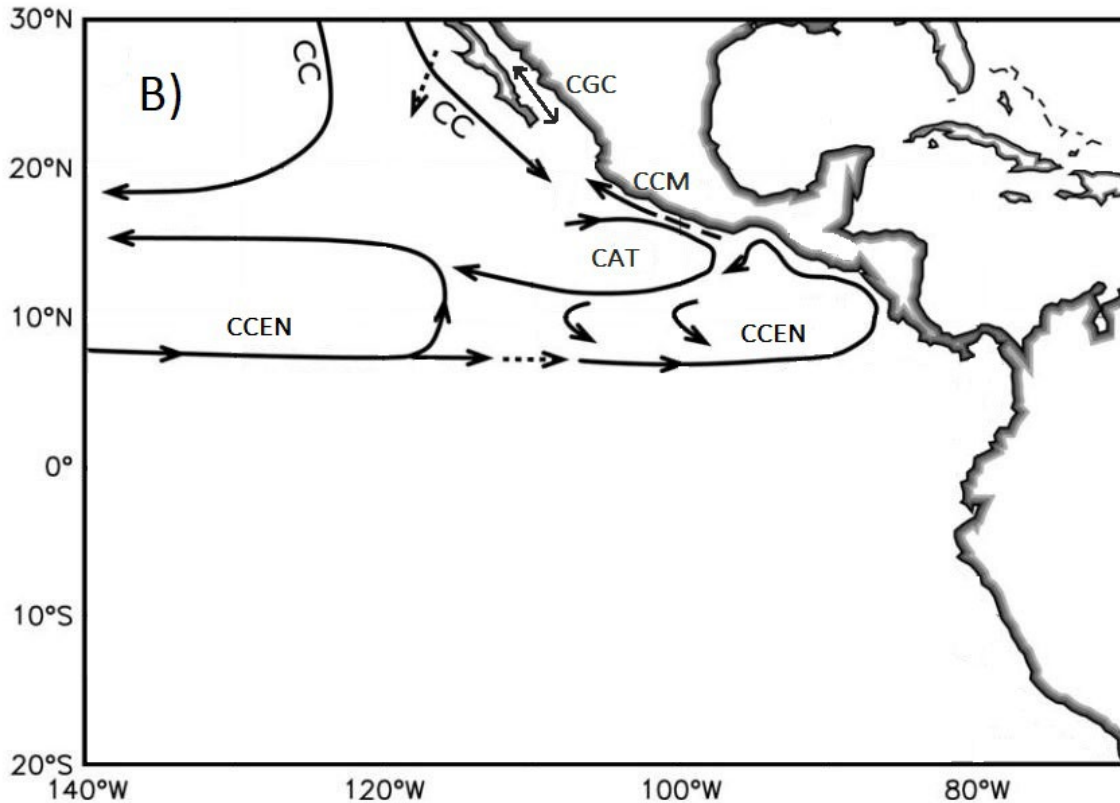
- Comparar la estructura de tallas de *P. glauca* capturados en el Pacífico norte mexicano por dos tipos de pesquerías (pesquería artesanal y de mediana altura).
- Comparar el número de bandas de crecimiento observadas en vértebras de distintas regiones de la columna vertebral (cervical y torácicas).
- Validar de manera indirecta la periodicidad de las bandas de crecimiento en las vértebras de *P. glauca* del Pacífico norte mexicano mediante el análisis de bordes e incremento marginal.
- Estimar la edad de *P. glauca*, a partir del conteo de bandas de crecimiento en sus vértebras.
- Estimar los parámetros de crecimiento de *P. glauca* en el Pacífico norte mexicano, mediante la comparación de diversos modelos determinísticos y estocásticos.
- Estimar la longevidad de *P. glauca* en el Pacífico norte mexicano a partir de los parámetros de crecimiento estimados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de muestreo del presente estudio abarcó la zona económica exclusiva (ZEE) del norte y centro del Pacífico mexicano (PM). El PM cuenta con una profundidad máxima de 6000 m. El 80% de la ZEE de México en el Pacífico sobrepasa los 2000 m, del resto sólo un 6% se ubica entre los 1000 y 2000 m, 6% entre los 200 y 500 m y 6.5% menor a 200 m (Wyrski 1966) (Fig. 5a). En esta zona en invierno ocurre un flujo ciclónico (el flujo hacia adentro del GC ocurre cerca de Sinaloa y el flujo hacia fuera es a lo largo de la península de BC), mientras que en verano ocurre un flujo anticiclónico (Castro *et al.* 2000).





**Figura 5. A) Zona de estudio, incluyendo la Zona Económica Exclusiva de México el océano Pacífico en la cual se realiza la captura de *Prionace glauca* y B) sistemas oceánicos del Pacífico oriental: (CCEN= contracorriente ecuatorial del norte, CAT=corriente anticiclónica de Tehuantepec, CC= corriente de california CGC= corriente del golfo de California y CCM= corriente costera mexicana) (modificado de Kessler 2006)**

En el PM se encuentran tres de los sistemas oceánicos importantes del Pacífico oriental: el sistema de la Corriente de California (CC), el sistema del Pacífico Tropical del Este (PTE) y el sistema del Golfo de California (GC) (Badán 1997, Kessler 2006, Pantoja *et al.* 2012) (Fig. 5 b).

El sistema de la CC es la rama oriental del giro anticiclónico del Pacífico norte a gran escala. Excepto cerca la costa, la CC es una corriente superficial (0–300 m de profundidad) que lleva agua hacia el ecuador durante todo el año a lo largo de la costa oeste de América del Norte hasta el norte ecuatorial. Las características de esta corriente son: baja temperatura, baja salinidad y alto oxígeno disuelto (Kessler 2006, Portela-Rodríguez *et al.* 2016).

El sistema del PTE, es generado por la contracorriente ecuatorial del norte del Pacífico y la corriente costera mexicana. La contracorriente ecuatorial del norte, es una corriente superficial cálida que fluye en dirección contraria a la corriente ecuatorial del norte y corriente ecuatorial del sur, generando una gran alberca de agua cálida en el Pacífico central. La corriente costera mexicana fluye hacia el polo, y el flujo hacia el este está asociado con el límite norte de la circulación anticiclónica en torno al cuenco de Tehuantepec (Kessler 2006, Portela-Rodríguez 2016).

Además, la corriente del Pacífico norte, que proviene de la de Japón, cruza el Pacífico y choca con la CC, uniéndose con aguas templadas en el noroeste del Pacífico mexicano. Estas aguas bañan las costas mexicanas con diferentes temperaturas durante el año, manteniendo temperaturas del agua de 26°C a 28°C en el centro y norte del Pacífico mexicano. La temperatura de estas corrientes varía a lo largo del año junto con la modificación de los vientos en el Ecuador que soplan de oeste a este, sin embargo, las variaciones interanuales más importantes se deben a los fenómenos de El Niño y La Niña (Wyrтки 1966, Lavín y Marinone 2003, Espinosa 2004).

El sistema del GC, el cual es una cuenca oceánica semi-cerrada ubicada entre la península de Baja California (BC) y la región continental de México en el Pacífico oriental tropical, posee una extensión de aproximadamente 150 km de ancho y 1100 km de largo, con profundidades que varían desde un promedio de 200 m en la parte superior a 3600 m en la boca (Jiménez *et al.* 2005, Parés-Sierra *et al.* 2003). En invierno el flujo saliente del GC transporta agua templada de 20°C hacia el sur. A la altura de Cabo San Lucas estas aguas se mezclan con las de la corriente de California, la cual se caracteriza por el transporte de agua fría en dirección sureste. Como resultado de esta mezcla se generan frentes termohalinos. En sentido contrario, la corriente norecuatorial conduce agua caliente de 26°C en dirección noreste y se mezcla en la boca del GC con las dos masas de aguas anteriores, originando condiciones particulares (Aguirre-Gómez 2002).



## Obtención de muestras

Los organismos analizados en el presente estudio fueron capturados durante el 2017, 2018 y 2019, a partir de las descargas de distintas pesquerías (artesanales y de mediana altura), las cuales capturan tiburones en la zona costera y oceánica de la Zona Económica Exclusiva (ZEE) del norte y centro del Pacífico mexicano, y que son desembarcados en Ensenada (BC), Mazatlán, Sinaloa (SIN) y Nayarit (NAY) (Fig. 5). La colecta de muestras y datos fueron parte de los programas de investigación de tiburón de los Centros Regionales de Investigación Acuícola y Pesquera (CRIAPs) de Ensenada y Bahía de Banderas, del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) en colaboración con el Laboratorio de Pesquerías de la Estación de Mazatlán del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la UNAM. Los organismos muestreados durante la temporada de veda, fueron capturados al amparo del permiso de pesca de fomento PPF/DGOPA-020/19, emitido por la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA), con el número de permiso (1020309930159) y una vigencia del 12 de agosto del 2016 al 30 de abril de 2019.

## Procesamiento de muestras

De los tiburones muestreados se obtuvieron diversas medidas morfométricas como: longitud total (LT), longitud furcal (LF), longitud precaudal (LP), longitud alternativa (LA) y longitud interdorsal (LI) con una cinta métrica de plástico graduada en mm ( $\pm 1$  mm) (Fig. 6). El sexo de los organismos se determinó a partir de la presencia de los gonopterigios (claspers) en los machos y su ausencia en las hembras (Fig. 7).

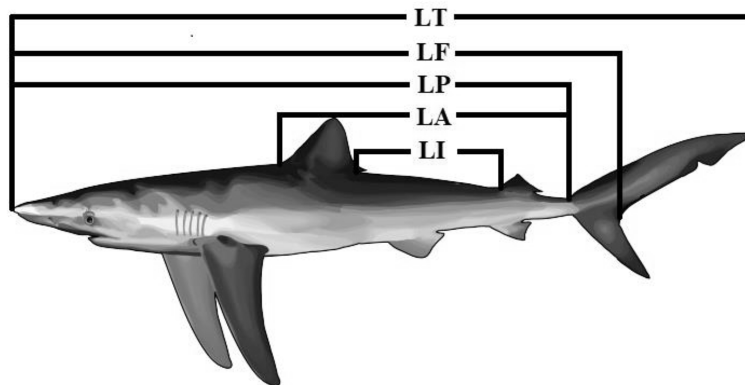
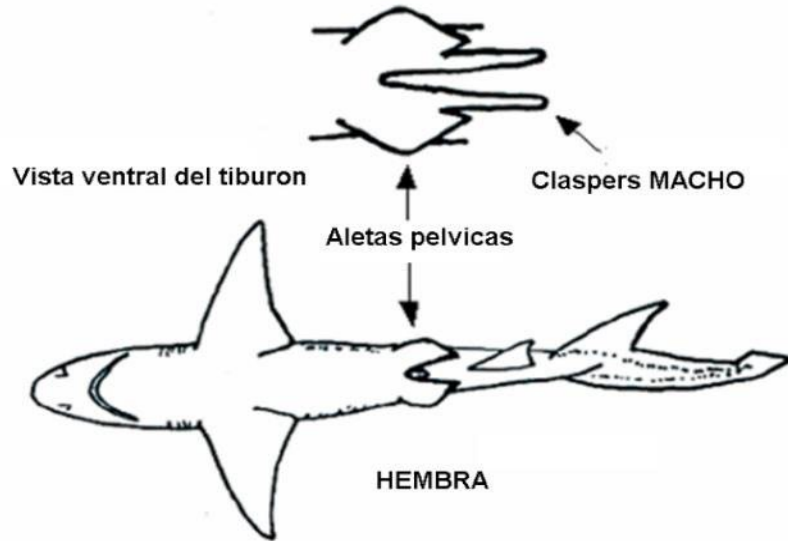


Figura 6. Medidas morfométricas obtenidas de cada organismo de *Prionace glauca*.



**Figura 7. Esquema de presencia de gonopterigios (claspers) en machos y ausencia en hembras (tomado de González-Pestana 2016).**

De cada organismo se extrajeron aproximadamente 10 vértebras de la región torácica. De una submuestra ( $n= 34$ ) se obtuvieron además 5 vertebras de la región cervical para comprobar si existen diferencias en el conteo de bandas de crecimiento en las vértebras de diferentes regiones de la columna de *P. glauca*. Las vértebras fueron congeladas hasta su procesamiento en el laboratorio, el cual consistió en la separación de los centros vertebrales, removiendo el arco neural y tejido circundante con ayuda de un bisturí. Una vez limpias, las vértebras se dejaron secar al aire libre.

Los centros vertebrales fueron montados en trozos de madera con resina acrílica para realizar cortes longitudinales (sagitales) (Fig. 8). Los cortes se realizaron con una sierra de baja velocidad Isomet (Buehler) con cuchilla de borde de diamante de 4" y 0.3 mm de espesor. Se obtuvieron cortes sagitales de diferentes grosores, oscilando entre las 500 y 700  $\mu$ . Cada corte se enjuagó con agua corriente y posteriormente con alcohol etílico al 70%, colocándolo en un portaobjetos para ser observados en un microscopio estereoscópico (LEICA EZ4) con luz transmitida. Se tomó fotografía de cada corte con el programa ZEN BLUE® con una cámara (AxioCam ERc 5s-5 MP) adaptada a un microscopio (ZEISS Stemi 508).

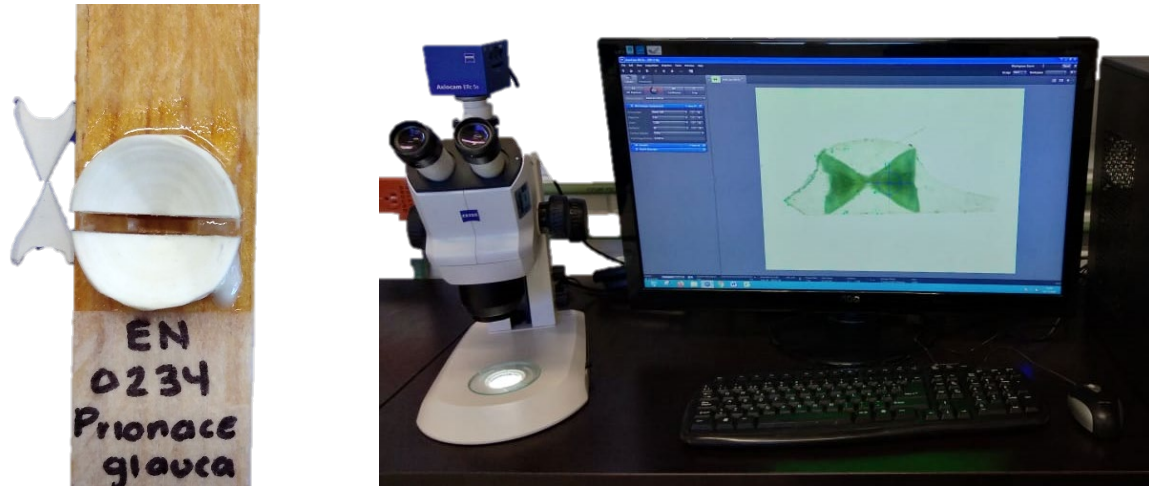


Figura 8. Corte longitudinales y fotografía obtenidos de las vértebras de *Prionace glauca*.

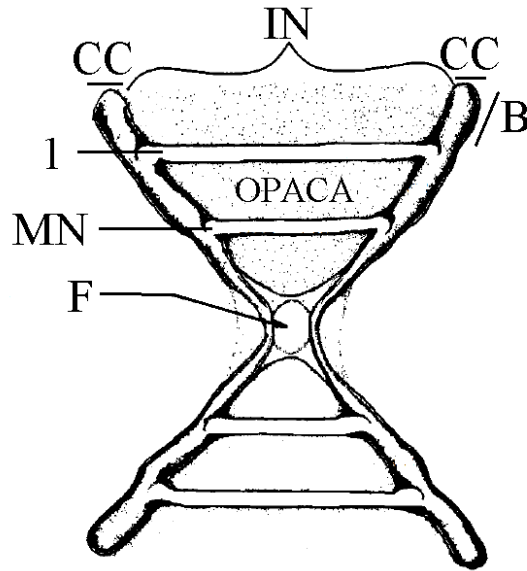
## Análisis de datos

### *Composición de la captura*

Las tallas de los tiburones azules fueron analizadas gráficamente mediante histogramas de frecuencias. Se determinó si existían diferencias significativas de las tallas promedio entre sexos y entre organismos capturados en las distintas pesquerías por sexo, mediante pruebas t-Student, comprobando previamente los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov ( $P < 0.05$ ) y Levene ( $P < 0.05$ ), respectivamente. En caso de no cumplir con estos supuestos se realizó una prueba t-Welch.

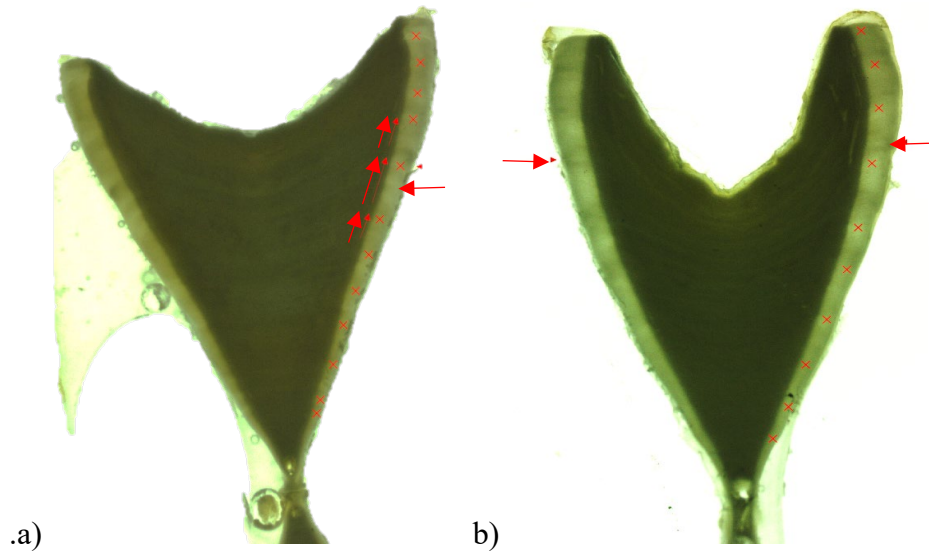
### ***Observación y conteo de las bandas de crecimiento***

El conteo de las bandas de crecimiento se inició a partir del foco y hasta el borde de la vértebra, considerando la primera banda translúcida aunado a un cambio de ángulo en el CC como la marca de nacimiento (Fig. 9).



**Figura 9. Vértebra cortada sagitalmente: (F) foco, (IN) *intermedialia*, (CC) *corpus calcareum*, (B) borde, (MN) marca de nacimiento (primera banda translúcida) y (1) segunda banda translúcida correspondiente al primer año de edad (Modificada de Yudin y Cailliet 1990).**

Se observó que las vértebras de *P. glauca* presentaron distintos patrones de bandas (Fig. 10), incluyendo bandas translúcidas delgadas (incrementos menores de acuerdo a Officer *et al.* 1996) visibles en el *corpus calcareum* pero no en la *intermedialia*, las cuales fueron consideradas bandas falsas. Cuando los incrementos menores se encontraron en ambas secciones (*corpus calcareum* e *intermedialia*), eran cercanas y coincidían en algún punto fueron agrupadas para formar una sola banda de crecimiento. También se observaron bandas bien delineadas y marcadas, consideradas como incrementos mayores por Officer *et al.* (1996)



**Figura 10. Patrones de bandas de crecimiento observadas en las vértebras de *Prionace glauca*: a) agrupación de incrementos menores para formar una banda de crecimiento (indicada con ↑), b) incremento menor observado únicamente sobre el *corpus calcareum* (indicado con ←) considerada como banda falsa. Los incrementos mayores consideradas como bandas de crecimiento son indicadas con x en ambas imágenes.**

### ***Estimación de edad***

La estimación de la edad de cada organismo se realizó a partir del conteo de pares de bandas de crecimiento (opaca y translúcida) en las vértebras (Cailliet *et al.* 2006). La edad estimada en años fue ajustada a la fecha de nacimiento (establecida arbitrariamente el primero de junio para *P. glauca*) así como a la fecha de su captura, mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Edad} = B + [(M * 30) + D] / 365$$

Dónde: B es el número de bandas translúcidas, M es el número de meses completos y D es el número de días de los meses incompletos entre la fecha de nacimiento y la de captura (Tovar-Ávila *et al.* 2014).

Se determinó si existían diferencias significativas entre las edades promedio de ambos sexos mediante una prueba t-Student, una vez comprobados los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov ( $P < 0.05$ ) y Levene ( $P < 0.05$ ) respectivamente.

### ***Precisión y sesgo***

Se realizaron como mínimo dos conteos de las bandas de crecimiento por tres lectores independientes de una submuestra (n=50). A partir de los dos últimos conteos de cada lector se estimó la precisión intra e inter-lectores mediante el porcentaje de error promedio (APE) (Beamish y Fournier 1981) y el coeficiente de variación (CV) (Chang 1982), mediante las siguientes ecuaciones:

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

$$CV = \left\{ \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^r (X_{ij} - X_j)^2}{r-1}}}{X_j} \right\} \times 100$$

Dónde:  $N$  es el número de muestras,  $r$  es el número de veces que se leyó la muestra,  $X_{ij}$  es la edad  $i$  para el organismo  $j$  y  $X_j$  es el promedio de las edades determinadas para el organismo  $j$ .

También se estimó el porcentaje de acuerdo (PA) de los conteos de bandas de crecimiento en las vértebras, calculando el porcentaje de conteos iguales en las lecturas realizadas por los tres lectores.

Se realizaron gráficos de sesgo para evaluar si existían diferencias sistemáticas en los conteos de cada lector y entre lectores a cada grupo de edad. Donde el eje X corresponde al primer conteo o el conteo del primer lector, el eje Y corresponde al segundo conteo o el conteo del segundo lector y la línea a 45° es la edad esperada a cada grupo de edad (Campana 2001).

Para determinar si las vértebras de la región cervical y torácica pueden ser utilizadas de igual manera para estimar la edad, se realizaron dos conteos de las bandas de crecimiento en vértebras de ambas regiones de 27 organismos. Los conteos de ambas regiones fueron comparados mediante el APE, CV, PA y gráficos de sesgo.

### ***Validación de la periodicidad de formación de bandas***

Se determinó la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras mediante los análisis de bordes vertebrales (CEA por sus siglas en inglés) y de incremento marginal (MIA por sus siglas en inglés). Este último método asume que el ancho de la parte más externa del incremento exhibirá un ciclo sinusoidal anual cuando se grafica contra el mes de captura si se forman bandas de crecimiento anualmente.

El MIA se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$MIA = (RV - R_n) / (R_n - (R_{n-1}))$$

Dónde: RV es el radio de la vértebra;  $R_n$  es la distancia del foco de la vértebra hasta la última banda de crecimiento completa.  $R_{n-1}$  es la distancia del foco de la vértebra hasta la penúltima marca de crecimiento formada completamente.

Para determinar la ciclicidad del CEA y MIA, los datos obtenidos se ajustaron a tres modelos: 1) sin periodicidad, 2) periodicidad anual (un ciclo) y 3) periodicidad bianual (dos ciclos). El modelo de mejor ajuste a los datos se seleccionó mediante el criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés) (Akaike 1973) (Okamura y Semba 2009, Okamura *et al.* 2013).

### ***Modelos de crecimiento (Enfoque determinístico)***

Se ajustaron distintos modelos determinísticos de crecimiento en distintas versiones a los datos de longitud a la edad obtenidos, como el modelo tradicional de von Bertalanffy (ECVB, von Bertalanffy 1938), la versión de dos parámetros del modelo de von Bertalanffy (2P-ECVB, Fabens 1965), el modelo de Gompertz (Gompertz 1825), el modelo de dos fases de Gompertz (Ricker 1975) y Logístico (Ricker 1975) los cuales han sido utilizados comúnmente en tiburones (Braccini *et al.* 2007, Guzmán-Castellanos *et al.* 2014) (Tabla 2).

**Tabla 2. Modelos de crecimiento utilizadas en el presente estudio. Dónde:  $L_t$  es la longitud esperada a la edad en  $t$  años,  $L_0$  es la longitud a la edad cero,  $t_0$  es la edad teórica a la longitud cero,  $t$  es la edad estimada,  $L_\infty$  es la longitud asintótica (cm),  $k$ ,  $g$  y  $G$  es el coeficiente de crecimiento (año<sup>-1</sup>) en cada modelo, respectivamente.**

Modelo	Función de crecimiento
ECVB	$L_t = L_\infty(1 - \exp^{-k(t-t_0)})$
2P-ECVB	$L_t = L_\infty(1 - b \exp^{-kt})$
Gompertz	$L_t = L_\infty(\exp^{-\exp^{-k(t-t_0)}})$
2F-Gompertz	$L_t = L_0 \exp G(1 - e^{-kt})$ , $G = \ln(L_\infty/L_0)$
Logístico	$L_t = (L_\infty L_0 (\exp(gt))) / (L_\infty + L_0 (\exp(gt) - 1))$

Los parámetros de los modelos fueron estimados por máxima verosimilitud, siendo ajustados utilizando la herramienta Solver de Microsoft Excel. El Criterio de Información de Akaike (AIC) se utilizó para seleccionar el modelo que se ajustó mejor a los datos de longitud a la edad, siendo el modelo del menor valor de AIC (Akaike 1973, Haddon 2001, Burnham y Anderson 2002, Katsanevakis y Maravelias 2008).

$$AIC = -2LN(L) + 2p$$

Dónde:  $L$  es la verosimilitud estimada, y  $p$  es el número de parámetros.

Para la selección de modelo se empleó también las diferencias de AIC ( $\Delta$ ), calculadas como:

$$\Delta AIC = AIC_i - \min AIC$$

Dónde:  $AIC_i$  es igual al valor AIC del modelo  $i$ , y  $\min AIC$  es igual a el valor del mejor modelo.



De igual manera, se calculó el peso de Akaike ( $w_i$ ), que representa la probabilidad de seleccionar el mejor modelo de un conjunto de modelos candidatos y es calculado como:

$$\omega_i = \frac{\exp\left(-\frac{\Delta AIC}{2}\right)}{\sum_{r=1}^R \exp\left(-\frac{\Delta AIC}{2}\right)}$$

Dónde: R es el número de modelos candidatos.

Una vez que el modelo fue seleccionado, la curva de crecimiento para cada sexo fue comparada por una prueba de  $\chi^2$  (Kimura 1980).

$$X_2^k = -N \ln\left(\frac{\hat{\sigma}_\Omega^2}{\hat{\sigma}_\omega^2}\right)$$

Dónde: k son los grados de libertad, N es el número total de observaciones,  $\hat{\sigma}_\Omega^2$  es la suma total de los cuadrados residuales de las curvas por sexos separados,  $\hat{\sigma}_\omega^2$  es la suma de los cuadrados residuales de la curva ajustada de sexos combinados.

### ***Modelos de crecimiento (Enfoque estocástico)***

Para describir el crecimiento también se utilizaron los modelos con enfoque estocástico desarrollados por V. Troynikov (Troynikov 1998, Troynikov y Walker 1999), a partir de una reparametrización del modelo tradicional de von Bertalanffy. Estos modelos incorporan de manera explícita la heterogeneidad de los datos de longitud a edad, asumiendo tres funciones positivas de distribución probabilística (*fdp*) (Distribución de Weibull, Gamma y Log-Normal) (Tabla 3) para representar la distribución de longitudes (l) a cierta edad (t) incorporando variación aleatoria en k, derivada de la función:

$$k = -\log \frac{\left(1 - \frac{l}{L_\infty}\right)}{(t - t_0)}$$

En estos modelos, el valor esperado de k ( $E[k]$ ) y su coeficiente de variación ( $CV[k]$ ) representan la heterogeneidad del crecimiento en la población. Las tres *fdp* utilizadas permiten describir el crecimiento como una variable continua y positiva, sin colas negativas

(Troynikov y Gorfine 1998). La distribución de longitudes a cada edad se representó mediante percentiles (q) (5%, 25%, 50%, 75% y 95%) a cada edad.

**Tabla 3. Modelos estocásticos de crecimiento utilizados en el presente estudio, basados en tres funciones positivas de distribución probabilística (fdp) (Troynikov y Walker 1999).**

<i>fdp</i> y parámetros	Modelo
<b>Weibull</b>	
4 parámetros: ( $L_{\infty}$ , $T_0$ , $\eta$ , $\alpha$ )	$f_i(y,t,\eta,\alpha,t_0,L_{\infty}) = \exp\left(-\left(\frac{1}{\alpha(t-t_0)} \log\left(1-\frac{y}{L_{\infty}}\right)\right)^{\eta}\right) \left(\frac{1}{t-t_0} \log\left(1-\frac{y}{L_{\infty}}\right)\right)^{(\eta-1)} \frac{\eta \alpha^{-\eta}}{(t-t_0)(L_{\infty}-y)}$
<b>Gamma</b>	
4 parámetros: ( $L_{\infty}$ , $T_0$ , $\rho$ , $\lambda$ )	$f_i(y,t,\rho,\lambda,t_0,L_{\infty}) = \left(1-\frac{y}{L_{\infty}}\right)^{\frac{\lambda}{t-t_0}} \left(-\frac{1}{t-t_0} \log\left(1-\frac{y}{L_{\infty}}\right)\right)^{(\rho-1)} \frac{\lambda^{\rho}}{(t-t_0)(L_{\infty}-y)\Gamma(\rho)}$
<b>Log-Normal</b>	
4 parámetros: ( $L_{\infty}$ , $T_0$ , $\mu$ , $\sigma$ )	$f_i(y,t,\mu,\sigma,t_0,L_{\infty}) = -\exp\left(-\frac{\sigma^{-2}}{2} \left(\log\left(-\frac{1}{t-t_0} \log\left(1-\frac{y}{L_{\infty}}\right)\right) - \mu\right)^2\right) \frac{\log^{-1}\left(1-\frac{y}{L_{\infty}}\right)}{\sigma\sqrt{2\pi}(L_{\infty}-y)}$

El modelo de mejor ajuste a los datos de longitud a la edad se determinó mediante la integral de información media de Kullback-Leibler,  $\Delta(m1, m2)$ . Si  $\Delta(m1, m2) < 0$ , el modelo  $m2$  tiene un mejor ajuste (Troynikov y Walker 1999, Tovar Ávila *et al.* 2014).

Los parámetros de los modelos estocásticos para cada sexo, su grado de error expresado en porcentaje de CV, los percentiles de distribución y  $\Delta(m1, m2)$ , fueron estimados mediante máxima verosimilitud con el programa computacional desarrollado en fortran, “Stochastic Parameterisation of Size-at-Age Data and Correction for Selectivity Bias, disponible a través del autor (Troynikov 1998).

### ***Longevidad***

La longevidad teórica, definida como la edad en años a la cual los organismos alcanzan 95% ( $A_{95}$ ) y 99% ( $A_{99}$ ) de la longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ) obtenida de los modelos de crecimiento, se estimó mediante el modelo de Fabens (1965) donde la edad a la cual el 99% de  $L_{\infty}$  es alcanzado  $A_{99}=7((\ln 2)/k)$  y el algoritmo de Ricker (1979) donde la edad a la cual el 95% de  $L_{\infty}$  es alcanzado  $A_{95}=5((\ln 2)/k)$ . En estos algoritmos  $k$  es la constante de crecimiento derivada también de la ecuación del modelo de crecimiento.

## RESULTADOS

Se analizaron 578 tiburones de *P. glauca* capturados durante todos los meses del año a excepción de julio (Fig. 11).

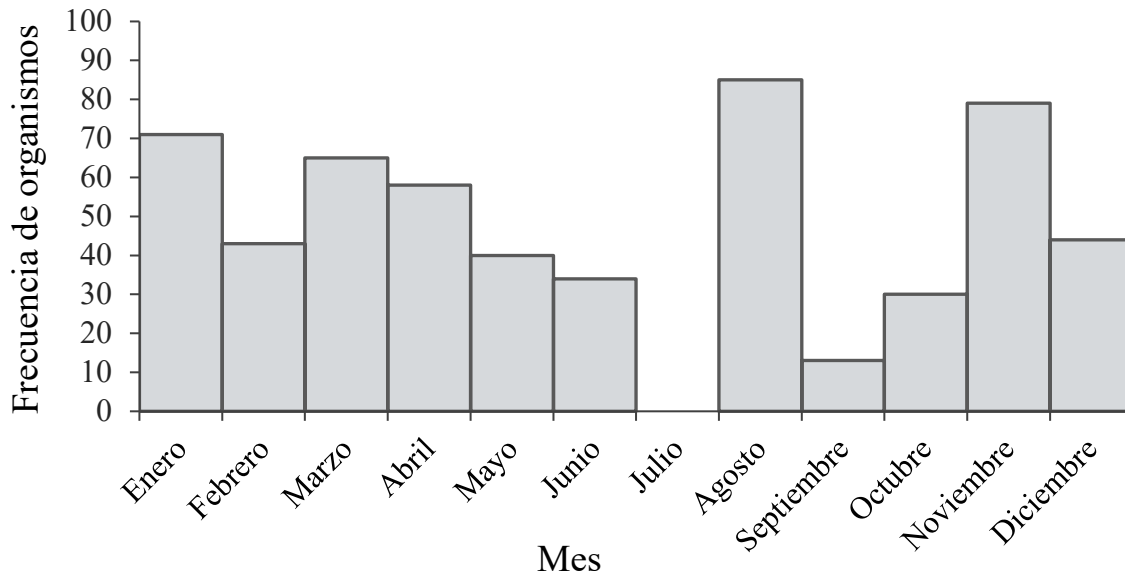


Figura 11. Frecuencia de organismos muestreados por mes de captura(n=578).

### *Composición de la captura*

En la pesquería de palangre de superficie en embarcaciones de mediana altura (Ensenada, BC y Mazatlán, SIN) se obtuvieron las vértebras y datos biológicos de 427 tiburones (190 hembras y 237 machos). Las tallas de las hembras capturadas por esta pesquería fueron de 103–260 cm de LT ( $\bar{x}$ = 196 DE=30.85) y las de los machos de 100–290 cm de LT ( $\bar{x}$ = 186 DE=36.19), siendo significativamente mayor la talla promedio de las hembras (t-Welch=3.0473, df=425, P<0.01) (Fig. 12). De acuerdo a la talla de madurez (185 cm de LT para machos y 196 cm de LT para hembras), reportada por Carrera-Fernández *et al.* (2010) y Cruz-Ramírez *et al.* (2012) para *P. glauca*, el 56% de los organismos capturados por esta pesquería, fueron organismos maduros. La proporción sexual de los tiburones muestreados en esta pesquería fue 1H:1.24M, siendo significativamente diferente a la proporción esperada 1H:1M ( $\chi^2 = 5.383$ , P = 0.02)

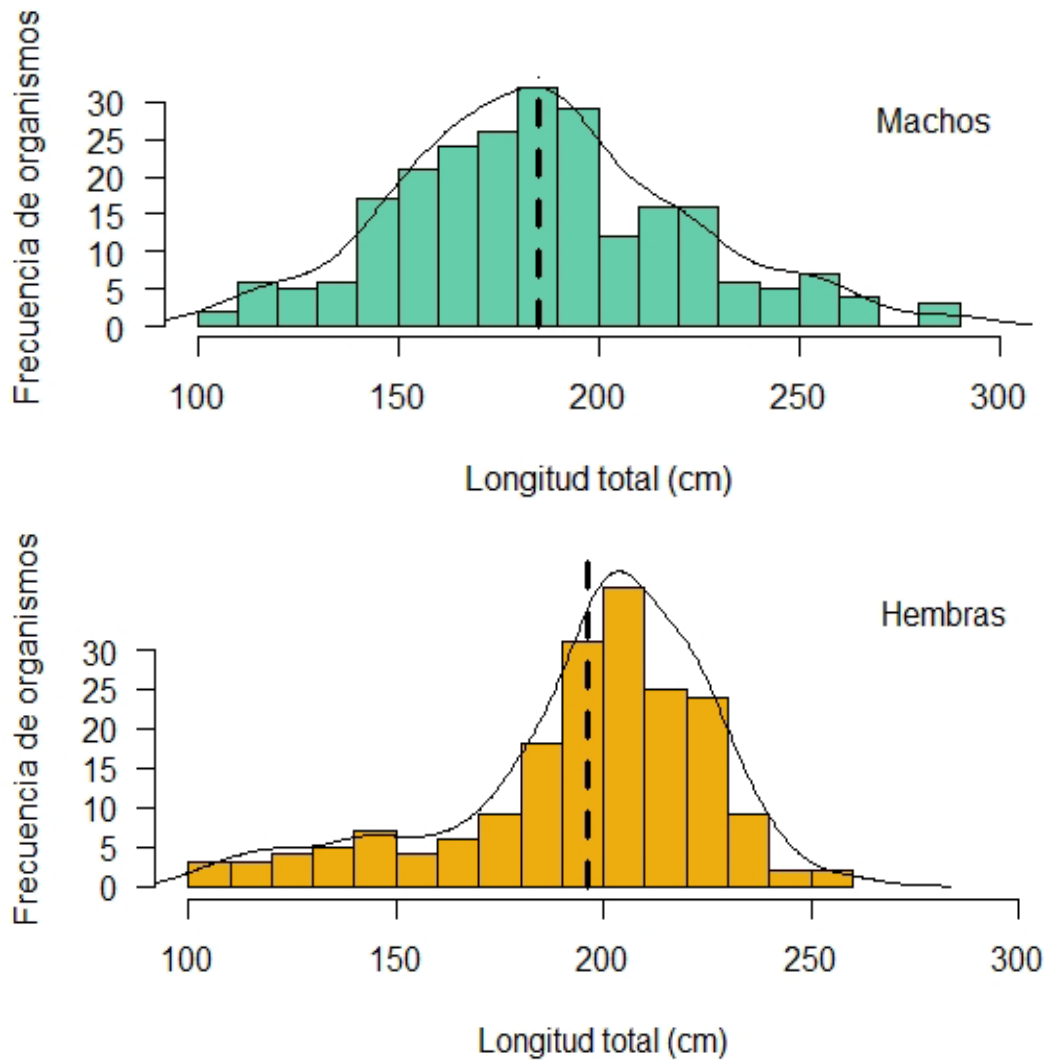


Figura 12. Frecuencia de tallas de machos y hembras de *Prionace glauca* capturados en la pesquería de mediana altura desembarcado en Ensenada, BC y Mazatlán, Sinaloa (n=427), indicando el grupo modal (línea continua) y talla media de madurez (línea punteada) reportada por Carrera-Fernández *et al.* (2010) y Cruz-Ramírez *et al.* (2012).

En la pesquería artesanal (Laguna Manuela, BC y La Cruz de Huanacaxtle, NAY) se obtuvieron datos biológicos de 151 tiburones (82 hembras y 69 machos) y las vértebras de 77 de estos. Las tallas de las hembras capturadas por esta pesquería fueron de 108–230 cm de LT ( $\bar{x}$ = 173 DE=25.2) y de los machos de 117–242 cm de LT ( $\bar{x}$ = 187 DE=30.03), siendo significativamente mayor la talla promedio de los machos (t-Welcht=-3.0124, gl=148, P<0.01). De acuerdo a la talla de madurez (185 cm de LT para machos y 196 cm de LT para

hembras), reportada por Carrera-Fernández *et al.* (2010) y Cruz-Ramírez *et al.* (2012) para *P. glauca*, sólo el 36% de los organismos capturados por esta pesquería fueron organismos maduros. La proporción de sexos en los muestreos de esta pesquería fue de 1H:0.84M, no existiendo diferencias significativas con respecto al valor esperado 1H:1M ( $\chi^2 = 1.307$ ,  $P = 0.253$ ) (Fig. 13).

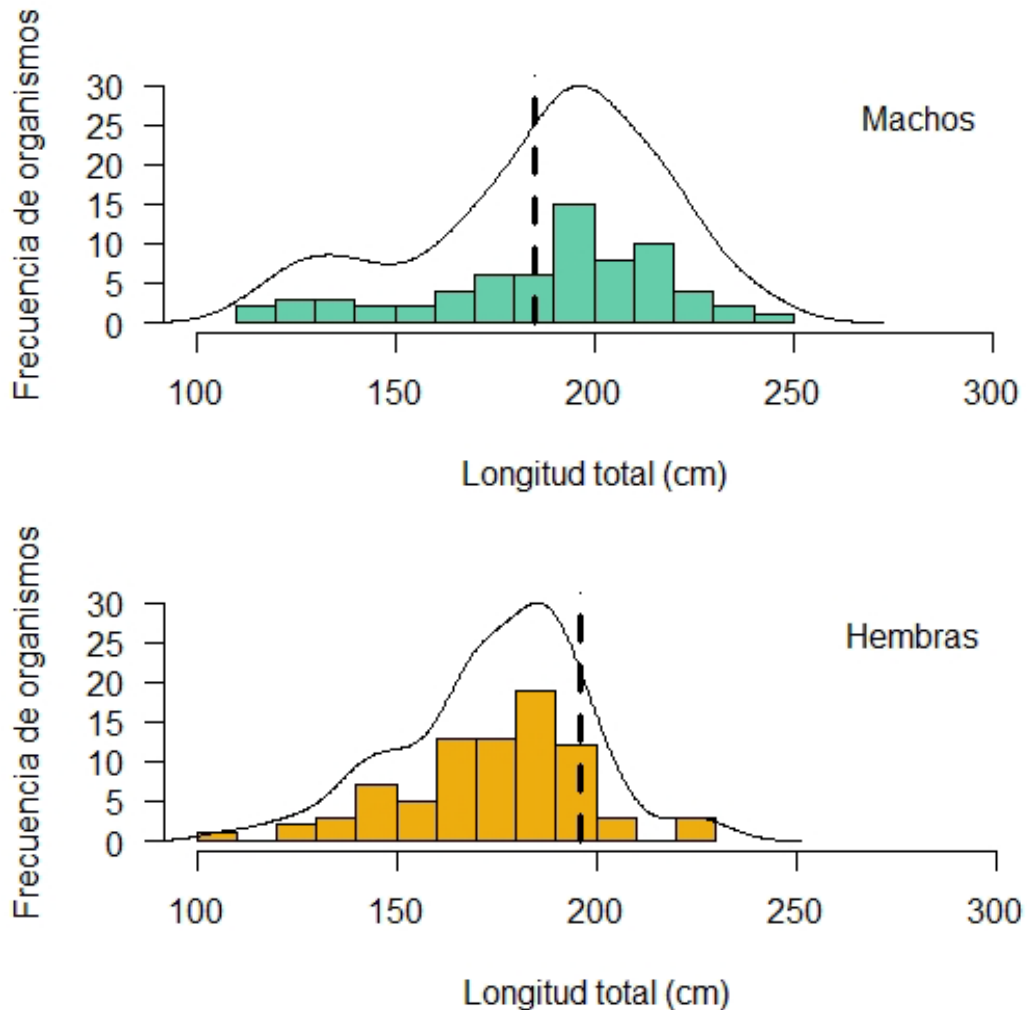


Figura 13. Frecuencia de tallas de machos y hembras de *Prionace glauca* capturados en la pesquería artesanal desembarcados en Laguna Manuela, BC y La Cruz de Huanacastle, Nayarit (n=151), indicando el grupo modal (línea continua) y talla media de madurez (línea punteada) reportada por Carrera-Fernández *et al.* (2010) y Cruz-Ramírez *et al.* (2012).

De acuerdo con la prueba t-Welch, las tallas de hembras y machos de *P. glauca* capturados por la pesquería de mediana altura, son significativamente mayores a las tallas de ambos sexos de esta especie capturados por la pesquería artesanal (t-Welch=0.2722, gl=303 P=0.78) y (t-Welch= -5.566, gl=269 P<0.001) (Fig.14).

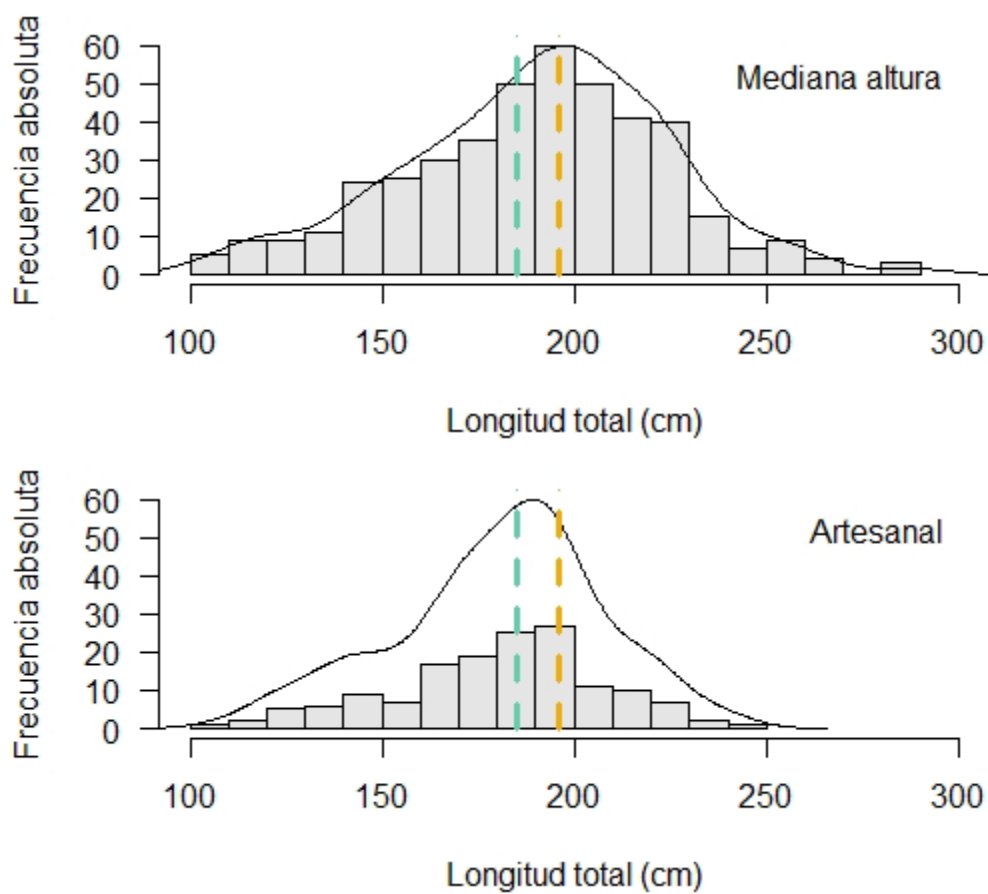


Figura 14. Frecuencia de tallas de *Prionace glauca* capturados en la pesquería de mediana altura y pesquería artesanal, indicando el grupo modal (línea continua), talla media de madurez de machos (línea punteada verde) y hembras (línea punteada amarilla) reportada por Carrera-Fernández *et al.* (2010) y Cruz-Ramírez *et al.* (2012).

### **Relación LT-RV**

Se determinó que existe una relación lineal entre la LT y el RV de *P. glauca*, indicando que los centros vertebrales de esta especie crecen en la misma proporción que la talla de los organismos y podrían ser útiles para la estimación de la edad (Fig. 15).

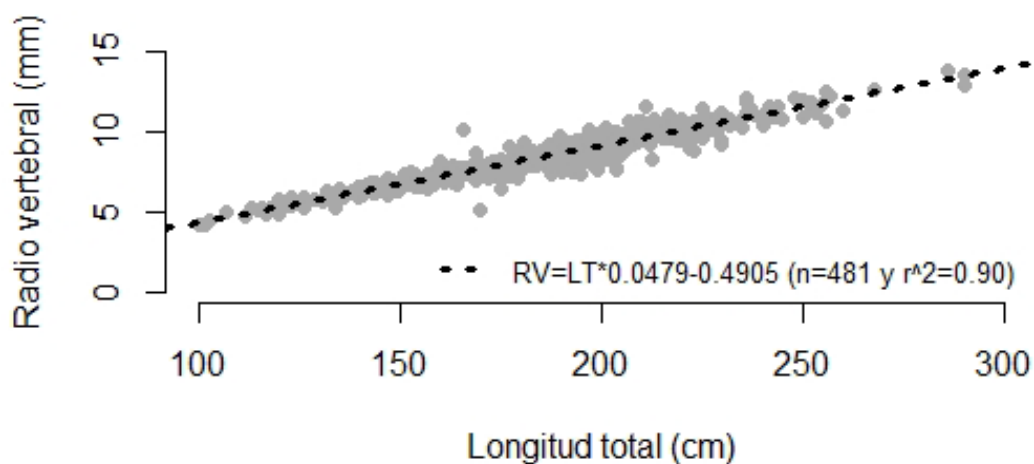


Figura 15. Relación longitud total-radio vertebral de *Prionace glauca* para sexos combinados (n=481).

### **Precisión y sesgo**

Los cortes de las vértebras de *P. glauca* mostraron una buena visibilidad para el conteo de las bandas de crecimiento, por lo que la precisión de estos conteos fue aceptable, estando dentro del valor común reportado para esta especie con valores de APE menores a 5% y CV menores a 10%. Los valores de APE y CV inter-lector fueron mayores que los de la comparación intra-lector, observando también un mayor porcentaje de acuerdo en los conteos intra-lector (Tabla 4).



**Tabla 4. Valores de los índices porcentuales de error promedio (APE), coeficientes de variación (CV) y porcentaje de acuerdo (PA) de los conteos de bandas de crecimiento en vértebras de *Prionace glauca*.**

	<b>APE</b>	<b>CV</b>	<b>PA</b>	<b>n</b>
<b>intra-lector (Lector 1)</b>	1.5	2.15	86	50
<b>intra-lector (Lector 2)</b>	0.2	0.34	98	50
<b>intra-lector (Lector 3)</b>	0.8	1.2	92	50
<b>inter-lector (Lector 1 y 2)</b>	1.2	1.7	84	50
<b>inter-lector (Lector 1 y 3)</b>	4.7	6.7	66	50
<b>inter-lector (Lector 2 y 3)</b>	5.9	8.4	58	50
<b>Intra-lector (Cervical y Torácica)</b>	0.66	2.6	88	27

No se observaron sesgos sistemáticos entre los conteos intra e inter-lector para ningún grupo de edad. Sin embargo, se observó menor simetría en los conteos de las edades más longevas (Fig. 16).

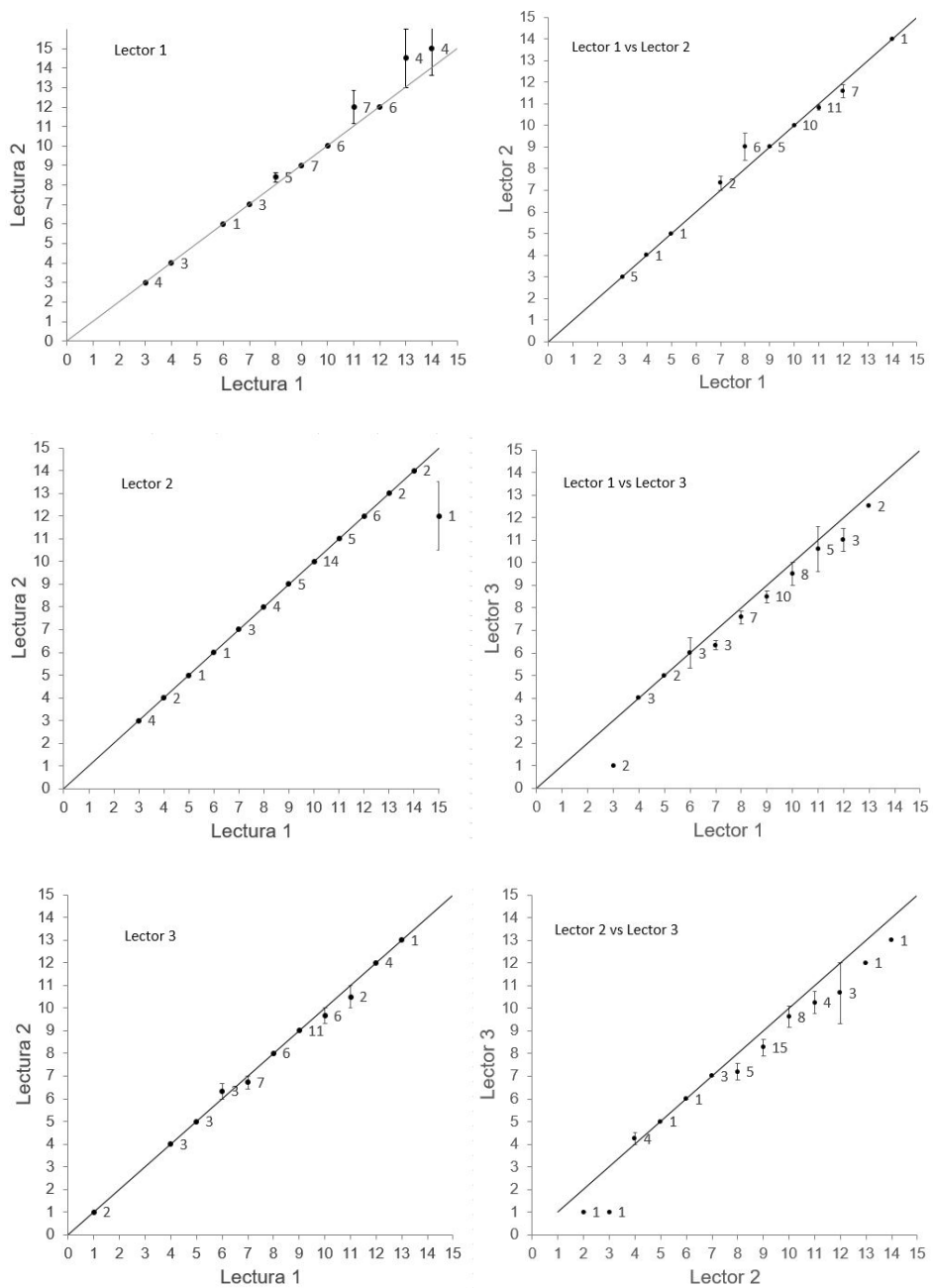
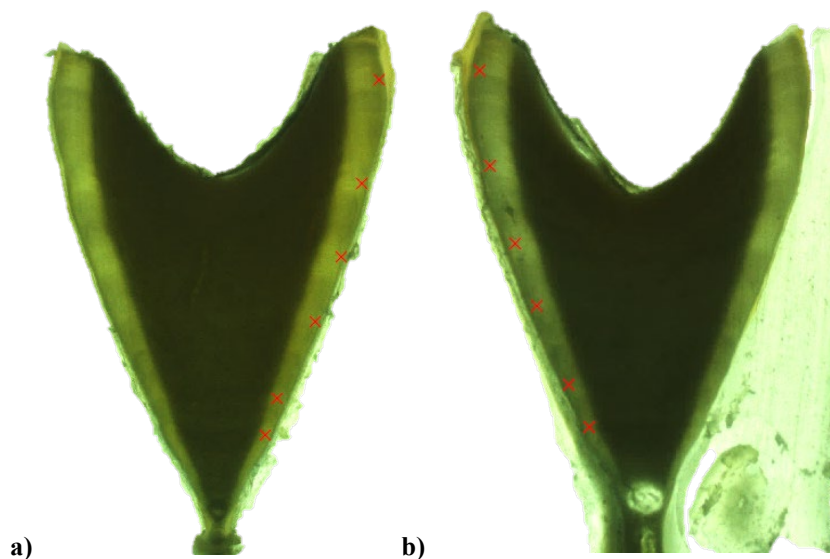


Figura 16. Gráficas de sesgo inter e intra-lector de *Prionace glauca* (n=50).

Las vértebras de las dos regiones de la columna vertebral comparadas (torácicas y cervicales) tuvieron similar número de bandas de crecimiento, con un APE=0.66, CV=2.6 y PA= 88% (n= 27) (Fig. 17).



**Figura 17. Cortes sagitales de vértebras de *Prionace glauca* de dos regiones de la columna vertebral: a) torácica y b) cervical.**

### ***Validación de la periodicidad de la formación de bandas de crecimiento***

Tanto el CEA como el MIA indicaron la formación anual de las bandas de crecimiento en las vértebras de *P. glauca*. Se observó un mayor incremento marginal de febrero a junio y una disminución de agosto a enero (Fig. 18) (no veo una formación anual; te recomiendo revisar el artículo de Okamura et al. 2013; ver figura 2a y la figura 4, en esta figura las gráficas del centro muestran cómo se representa una formación anual; tus datos no muestran ese patrón). De igual forma, se observó una mayor frecuencia de bordes translúcidos de agosto a febrero, mientras que los bordes opacos se observaron principalmente de marzo a junio (Fig. 19).

De acuerdo con el método propuesto por Okamura y Semba (2009) para el CEA y el método propuesto por Okamura *et al.* (2013) para el MIA, el modelo de periodicidad anual se ajustó mejor a los datos de *P. glauca* en ambos métodos (CEA: AIC anual=560.4, AIC bianual=589.3 y AIC sin ciclo=593.06) (MIA: AIC anual=59.8, AIC bianual=92.5 y AIC sin ciclo=102.03) (Fig. 20).

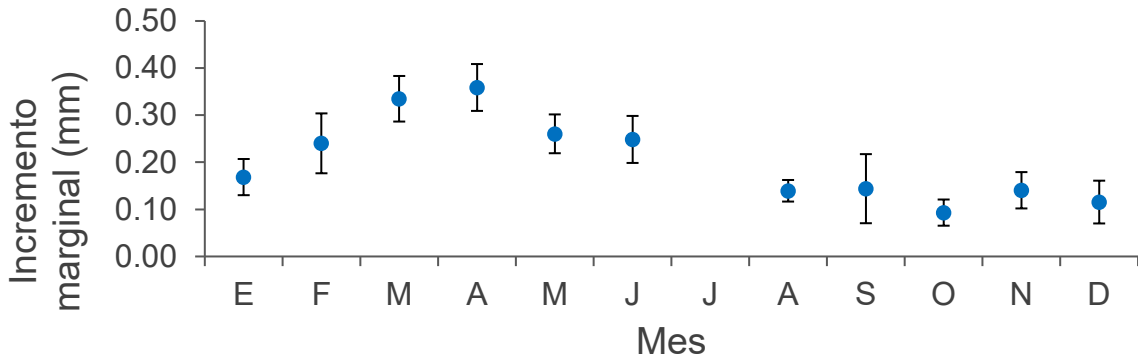


Figura 18. Porcentaje mensual de bordes opacos y translúcidos observados en las vértebras de *Prionace glauca* en el norte del océano Pacífico mexicano (n=433).

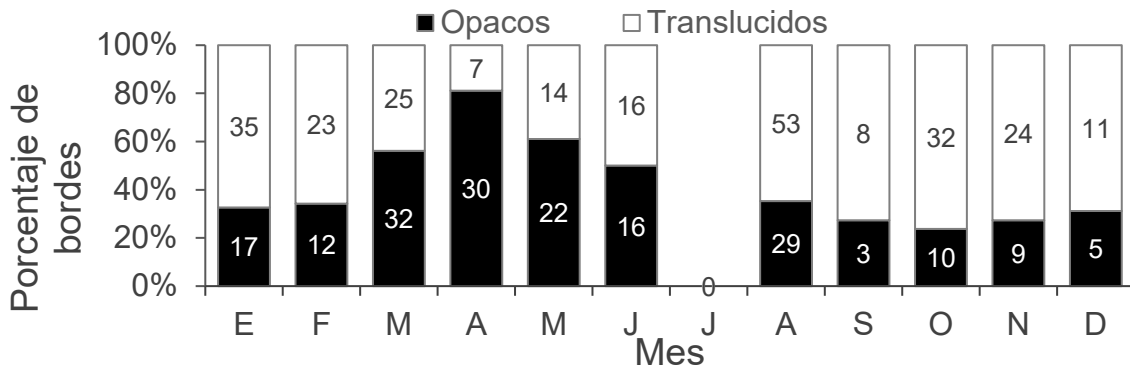


Figura 19. Incremento marginal con su error estándar representado por líneas verticales de las vértebras de *Prionace glauca* en el norte del océano Pacífico mexicano (n=433).

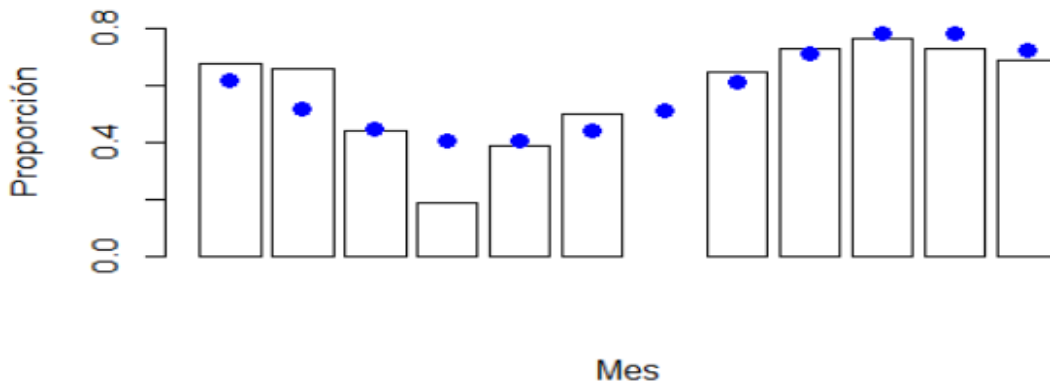


Figura 20. Periodicidad anual de la proporción de bordes translúcidos de acuerdo con el método de Okamura y Semba (2009)

### Estructura de edades

Debido al mal estado de 23 muestras, se estimó la edad de 481 *P. glauca*. Las edades mínima y máxima estimadas para los machos fueron de 2 y 14 años para dos organismos de 102 y 257 cm de LT respectivamente, mientras que para las hembras fueron de 2 y 14 años para dos organismos de 103 y 205 cm de LT respectivamente (Fig. 21). Las edades más frecuentes fueron 7 y 8 años para machos y hembras respectivamente. De acuerdo con la prueba t-Student, se encontraron diferencias significativas entre las edades promedio de ambos sexos, siendo mayores las edades de las hembras ( $\bar{x}=8.68$  años,  $DE=2.46$ ) que las de los machos ( $\bar{x}=8.17$  años,  $DE=2.55$ ) (t-Student  $P=0.02$ ).

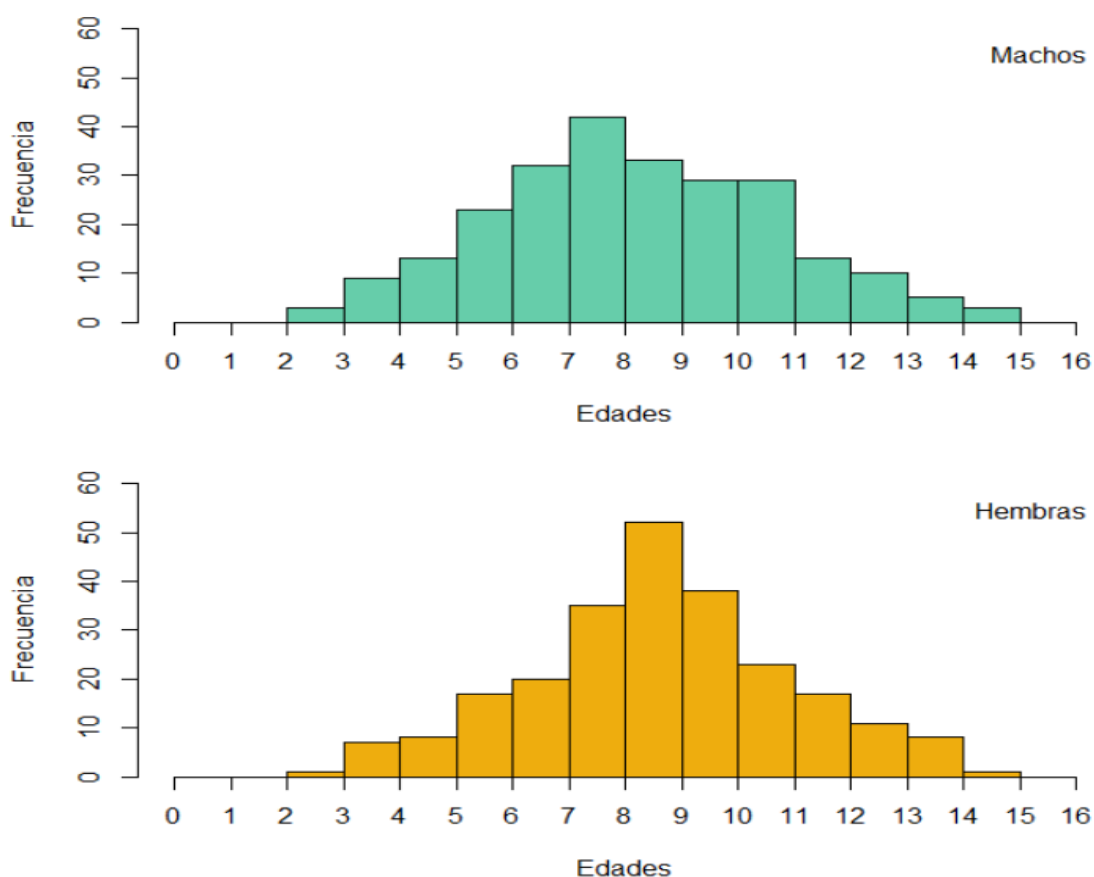


Figura 21. Frecuencia de edades estimadas para *Prionace glauca* en machos y hembras.

### *Modelos de crecimiento (enfoque determinístico)*

Se estimó el crecimiento a partir de las edades ajustadas de 481 organismos mediante los cinco modelos de crecimiento seleccionados (Fig. 23). Con base al valor de AICc,  $\Delta AIC$  y  $\omega_i$ , el modelo de dos parámetros de von Bertalanffy (2P-ECVB) fue el que mejor se ajustó a los datos de longitud a edad para cada sexo. Sin embargo, el modelo tradicional de von Bertalanffy (ECVB) obtuvo los mismos valores en los parámetros, mientras que los modelos de Gompertz y logístico obtuvieron  $\omega_i$  similares al ECVB. El modelo que menos se ajustó a los datos fue el de Gompertz de dos fases (2F-Gompertz) (Tabla 5.).

**Tabla 5. Parámetros obtenidos con modelos de crecimiento con enfoque determinístico en el presente estudio.**

		<b>k</b>	<b><math>L_{\infty}</math> (LT)</b>	<b><math>T_0</math></b>	<b><math>L_0</math> (LT)</b>	<b>n</b>	<b>AICc</b>	<b>Di</b>	<b><math>\omega_i</math></b>
<b>ECVB</b>	Hembras	0.21	236.3	0.42		238	8.78	2	0.165
	Machos	0.06	397.1	-2.77		243	8.63	2	0.164
<b>2P-ECVB</b>	Hembras	0.21	236.3			238	<b>6.78</b>	0	<b>0.45</b>
	Machos	0.06	397.6			243	<b>6.63</b>	0	<b>0.447</b>
<b>Gompertz</b>	Hembras	0.3	228.2	-2.31		238	8.81	2.03	0.163
	Machos	0.12	327.8	-3.49		243	8.63	2	0.164
<b>2F-Gompertz</b>	Hembras	0.3	228.2		31.2	238	10.81	4.03	0.06
	Machos	0.12	327.9		72.4	243	10.63	4	0.164
<b>Logístico</b>	Hembras	0.38	223.7		48	238	8.83	2.05	0.162
	Machos	0.19	292.1		78.4	243	8.63	2	0.164

Se observó que los machos exhibieron una  $k$  menor y una  $L_{\infty}$  mayor que las hembras para todos los modelos ajustados (Fig. 22). De acuerdo con la prueba de Kimura ( $X^2$ ), las curvas de crecimiento de ambos sexos fueron significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ) para todos los modelos candidatos (Tabla 6).

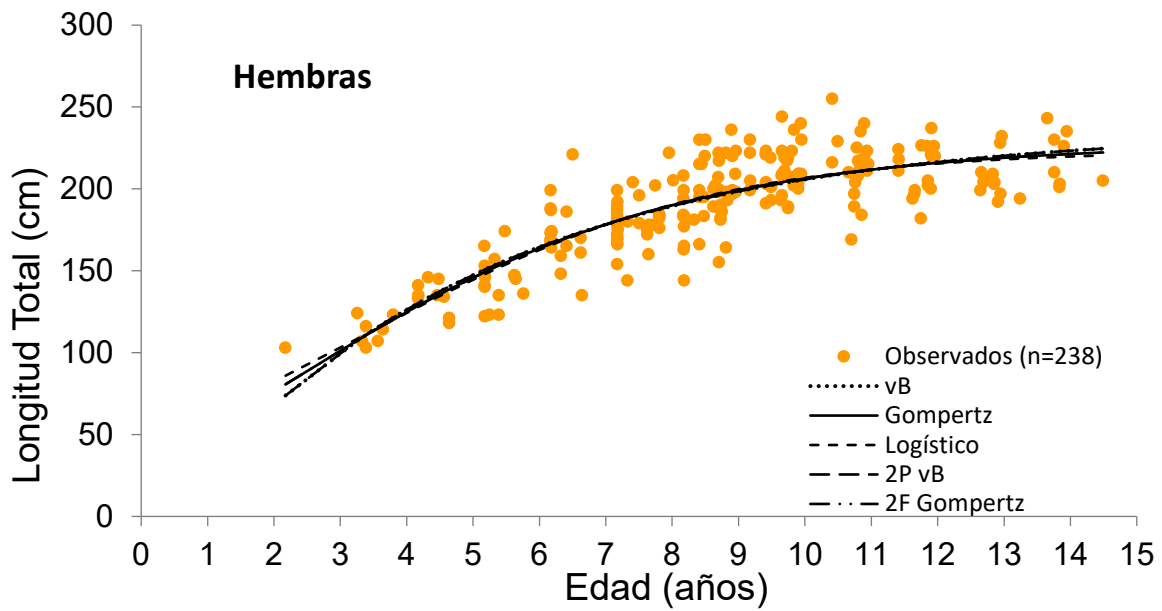
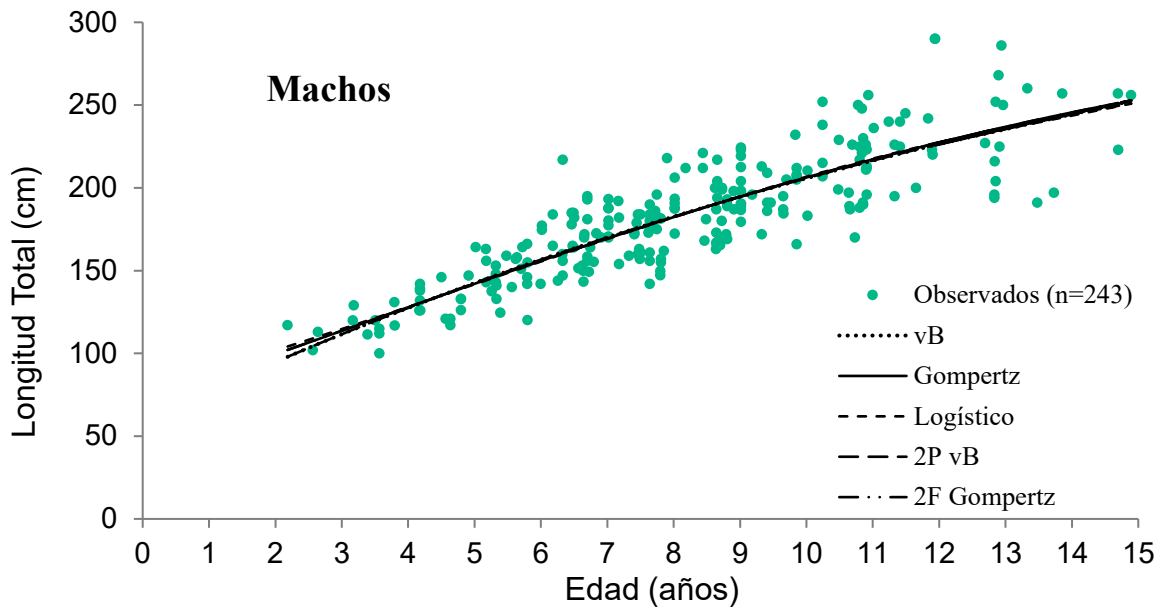


Figura 22. Curvas de crecimiento de *Prionace glauca* capturado en el Pacífico norte de México, estimado mediante cinco modelos de crecimiento para: a) machos y b) hembras.

**Tabla 6. Valores de la prueba de Kimura ( $X_r^2$ ) para la comparación de las curvas de crecimiento de machos y hembras de *Prionace glauca* con los modelos con enfoque determinístico.**

<b>Modelo</b>	<b><math>X_r^2</math></b>	<b>P</b>
<b>ECVB</b>	23.18	<0.001
<b>2P-ECVB</b>	23.18	<0.001
<b>Gompertz</b>	24.74	<0.001
<b>2F-Gompertz</b>	24.74	<0.001
<b>Logístico</b>	25.97	<0.001

***Modelos de crecimiento (enfoque estocástico)***

Ninguno de los modelos con enfoque estocástico utilizados se ajustó a los datos de longitud a edad de los machos, estimando valores de  $L_\infty$  sin sentido biológico (Tabla 7). Mientras que para las hembras el modelo que mejor se ajustó fue el de distribución log-normal de acuerdo con la integral media de Kullback-Leibler (Tabla 8).



**Tabla 7. Valores de los parámetros obtenidos en los modelos de crecimiento con enfoque estocástico del presente estudio.**

<b>Modelo</b>	<b>Parámetro</b>	<b>Hembras</b>	<b>Machos</b>
<b>Weibull</b>	$L_{\infty}$ (cm)	329.46 (52%)	47490862.98 (0%)
	$E[k](\text{años-1})$	0.075	2.72E-07
	CV[k]	20%	12%
	$t_0$ (años)	-4.01 (33%)	-5.9 (0%)
	$\eta$	5.856	10.185
	$\alpha$	0.081	2.86E-07
<b>Gamma</b>	$L_{\infty}$ (cm)	282.19 (50%)	2761.44 (252%)
	$E[k](\text{años-1})$	0.115	2.72E-02
	CV[k]	19%	31%
	$t_0$ (años)	-1.91 (34%)	-5.41 (34%)
	$\rho$	0.115	0.027
	$\lambda$	0.0005	7.11E-05
<b>Log-normal</b>	$L_{\infty}$ (cm)	272.14 (62%)	1521.55 (162%)
	$E[k](\text{años-1})$	0.128	0.016
	CV[k]	20%	11%
	$t_0$ (años)	-1.51 (38%)	-5.16 (25%)
	$\mu$	-2.072	-4.108
	$\sigma$	0.198	0.111

**Tabla 8. Valores del criterio de información media de Kullback-Leibler para la comparación de pares de modelos para datos de talla-edad de hembras.**

<b>Kullback-Leibler</b>	<b>Distancia</b>	
<b>d(W-G)=</b>	<b>-2.36E-01</b>	<b>11%</b>
<b>d(W-Ln)=</b>	<b>-2.63E-01</b>	<b>12%</b>
<b>d(G-Ln)=</b>	<b>-2.62E-02</b>	<b>23%</b>

La distribución de cuantiles de longitudes a cada edad de *P. glauca* para machos y hembras se presenta en la figura 23.

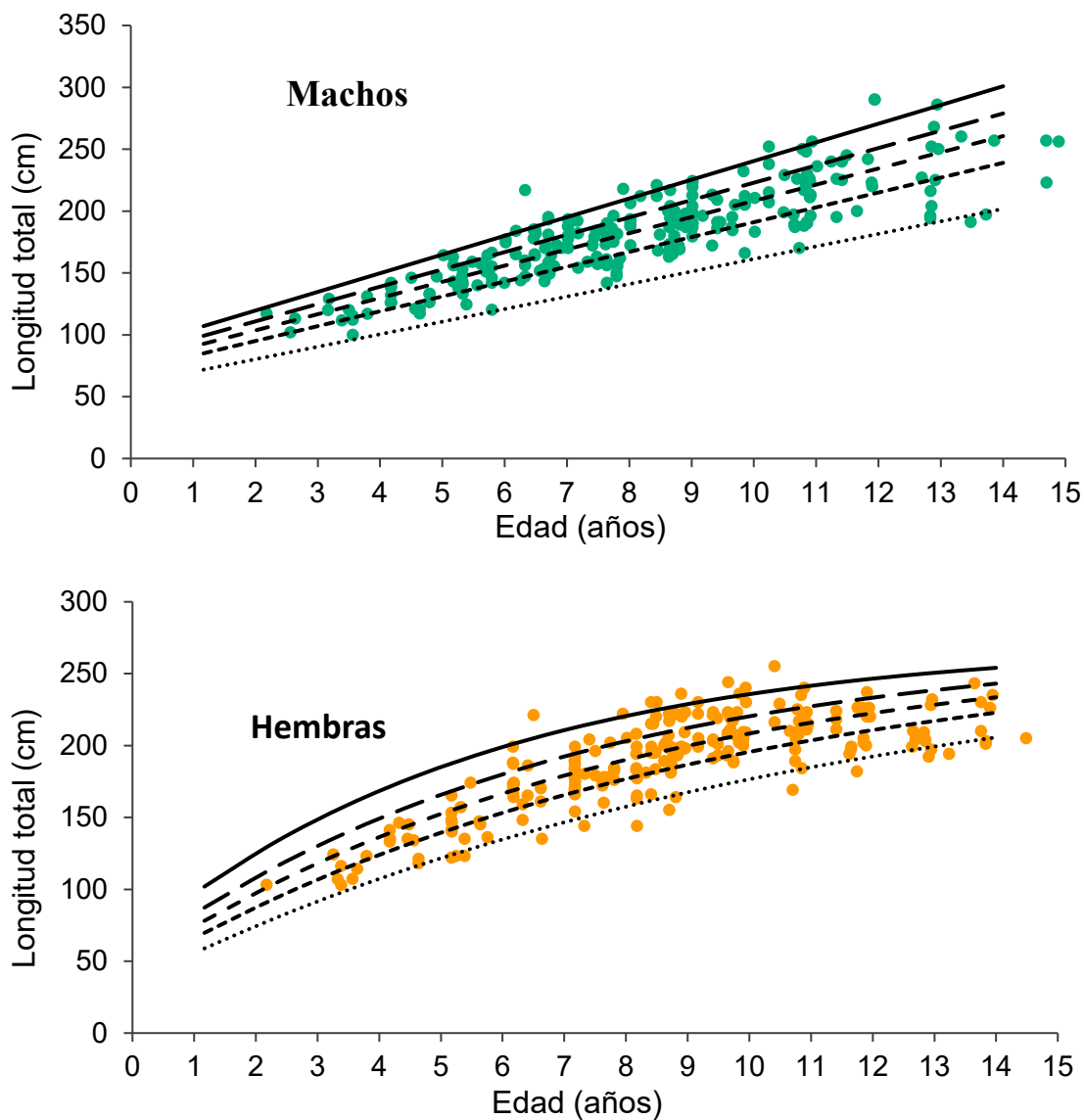


Figura 23. Distribución de longitudes a cada edad de *Prionace glauca*, representadas mediante cuantiles (5%, 25%, 50%, 75% y 95%).

La distribución de densidad probabilística de longitud a cada grupo de edad de las hembras presentó una amplitud similar, siendo ligeramente más estrecha hacia las edades extremas (menores y mayores). En los machos se observó una amplitud de distribución más estrecha en las edades menores, mientras que las edades más longevas presentaron una mayor amplitud (Fig. 24). En ambos casos se observó que existe una alta heterogeneidad en el crecimiento de la especie con individuos de un amplio intervalo de tallas a cada edad.

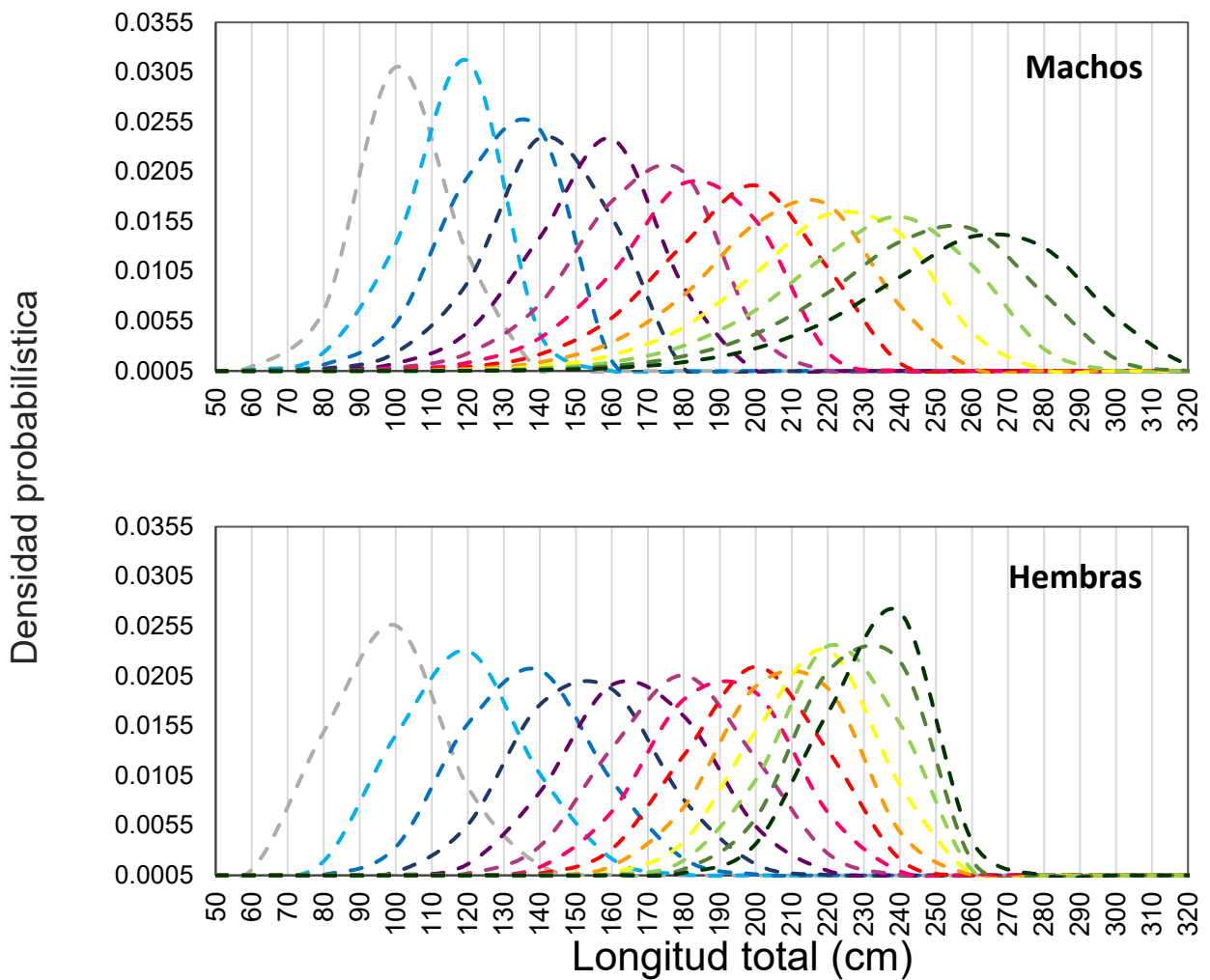


Figura 24. Distribución probabilística de longitud a cada grupo de edad (Edades 2 a 14) para hembras y machos de *Prionace glauca*.

### *Longevidad*

La longevidad teórica estimada mediante los métodos de Fabens (1965) y Ricker (1979) fueron considerablemente mayores para los machos con todos los parámetros de los distintos modelos utilizados (Tabla 9). Como era de esperarse, la longevidad estimada mediante el método de Ricker (1979) fue mayor que la de Fabens (1965) en todos los casos.

En negritas se destacan las longevidades estimadas con los modelos seleccionados como los mejores para describir el crecimiento de cada sexo.

**Tabla 9.** Longevidad teórica estimada para *Prionace glauca*.

			ECVB	2P- ECVB	Gompertz	2F- Gompertz	Logístico
<b>Machos</b>	Fabens (1965)	$A_{95}$	60.6	60.7	29.3	29.3	18.4
	Ricker (1979)	$A_{99}$	84.8	85.0	41.1	41.1	<b>25.7</b>
<b>Hembras</b>	Fabens (1965)	$A_{95}$	16.2	16.2	11.6	11.6	9.1
	Ricker (1979)	$A_{99}$	<b>22.7</b>	22.7	16.3	16.3	12.8

## DISCUSIÓN

### *Composición de la captura por pesquerías*

El intervalo de tallas de *Prionace glauca* en el presente estudio fue similar a los reportados en los estudios previos del Pacífico mexicano por Blanco-Parra *et al.* (2008) y Furlong-Estrada *et al.* (2017) (Tabla 7). Sin embargo, la talla mínima capturada fue mayor a la talla de nacimiento descrita para el tiburón azul en el océano Pacífico por Carrera-Fernández *et al.* (2010) y Fujinami (2019), mientras que la talla máxima capturada fue considerablemente menor que las reportadas por Bigelow y Schroeder (1948) y Skomal y Natanson (2003) en el océano Atlántico y Fujinami *et al.* (2019) en el océano Pacífico (Tabla 10). Estas diferencias de tallas pueden deberse a efectos de la segregación espacial (latitudinal y longitudinal) y temporal por tallas que se ha descrito para esta especie (Nakano 1994).

Esta composición de la captura podría tener implicaciones en las estimaciones, pudiendo no tener el número de organismos necesarios para representar todo el intervalo de tallas a cada grupo de edad, sobre todo de los primeros estadios y de las edades más longevas, afectando las estimaciones de  $k$  y  $L_{\infty}$ , debido a la sensibilidad que poseen los modelos (ECVB y 2p-ECVB) cuando no se cuenta con todos los grupos de talla-edad.

**Tabla 10.** Tallas mínimas y máximas reportadas en estudios previos de *Prionace glauca*.

<b>Autor</b>	<b>Talla mínima</b>	<b>Talla máxima</b>	<b>Zona</b>
Stevens (1975)	45 LT	272.5 LT	Norte del Océano Atlántico
Bigelow y Schoeder (1948)		383 LT	Noroeste del Océano Atlántico
Cailliet y Bedford (1983)	30 LT	270.5 LT	Sur de California
Tanaka <i>et al.</i> (1990)	110 LT	200 LT	Norte del Océano Pacífico
Nakano (1994)	20 LT	205 LT	Noroeste del Océano Pacífico
Skomal y Natanson (2003)	49 LT	312 LT	Norte del Océano Atlántico
Lessa <i>et al.</i> (2004)	173.8 LT	310 LT	Noreste de Brasil
Blanco-Parra <i>et al.</i> (2008)	81 LT	270 LT	Norte del Pacífico Mexicano
Fujinami <i>et al.</i> (2019)	33.4 LPC (52.3 LT)	258.3 LPC (337.6 LT)	Noroeste del Océano Pacífico
Furlong-Estrada <i>et al.</i> (2017)	69 LT	280 LT	Norte del Pacífico Mexicano
Presente estudio	100 LT	290 LT	Norte del Pacífico Mexicano

La proporción de organismos maduros (de acuerdo con la talla de madurez de 184 – 196 cm de LT propuesta por Carrera-Fernández *et al.* 2010) en los muestreos de las pesquerías artesanal y de mediana altura (36 y 56% respectivamente) durante el presente estudio fue mayor a las reportadas para *P. glauca* por Furlong-Estrada *et al.* (2017), Blanco-Parra *et al.* (2008) y Carrera-Fernández *et al.* (2010) en el Pacífico mexicano. Esto se debió a que el muestreo estuvo enfocado al estudio de biología reproductiva de la especie, y en aguas oceánicas, a partir de las 30 mn (55 km) siendo más comunes las tallas mayores, por lo que se favoreció el muestreo de organismos mayores a 180 cm de LT.

### ***Relación LT-RV***

Uno de los supuestos más importantes para utilizar cualquier estructura dura para la determinación de la edad y crecimiento, es que exista una proporcionalidad positiva entre el crecimiento de dicha estructura y el tamaño del organismo. En el presente estudio se determinó una relación lineal entre la LT y el RV, cumpliendo con dicho supuesto. Esta relación coincide con las obtenidas por Skomal y Natanson 2003, Lessa *et al.* (2004) y Blanco-Parra *et al.* (2008).

### ***Precisión y sesgo***

La estimación de la edad en estructuras duras es un proceso subjetivo debido a la variabilidad producida por diversos factores como lo son la experiencia de los lectores y las técnicas de limpieza y tinción de las estructuras duras, por lo que es necesario evaluar la precisión o repetitividad de los conteos. Esto puede lograrse mediante diversos métodos, incluyendo el uso del APE y CV. De igual manera, la determinación de sesgos sistemáticos potenciales puede ser descrita a partir de gráficos de sesgo. Todos estos métodos en conjunto permiten así evaluar la variabilidad y confiabilidad de los conteos (Beamish y Fournier 1981, Chang 1982, Campana 2001, Cailliet *et al.* 2006).

En el presente estudio se obtuvieron valores de APE menores a 5% y CV menores a 10%, los cuales son valores dentro de lo aceptado para estudios de edad y crecimiento en elasmobranquios (Campana 2001). Los gráficos de sesgo no evidenciaron sesgos sistemáticos en los conteos, observando menor asimetría en las edades más longevas pero poca variabilidad en los conteos. Valores similares de precisión para *P. glauca* (CV: 5.3–15

y APE: 3.0–10.2) han sido reportados Lessa *et al.* (2004), Blanco-Parra *et al.* (2008), Fujinami *et al.* (2019) y Furlong-Estrada *et al.* (2017), incluso utilizando diferentes métodos de observación de bandas. Lo anterior sugiere una alta confiabilidad para la estimación de edad a partir del conteo de bandas de crecimiento en vértebras de esta especie, aplicando cualquier método de observación y a pesar del patrón de formación de las bandas de crecimiento que puede dificultar su conteo.

### ***Observación de bandas de crecimiento en vértebras de la región cervical y torácica***

Se ha reportado previamente que la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras de diversas especies de tiburones está estrechamente relacionado con el crecimiento somático, es decir, que el número de bandas aumenta proporcionalmente al incremento de la longitud y circunferencia del cuerpo del tiburón. Existe por lo tanto una relación entre el número de bandas y el tamaño de la vértebra (Ferreira y Vooren 1991, Natanson *et al.* 2018). Muestras de diferentes regiones de la columna vertebral pueden producir así diferentes conteos de bandas y en consecuencia distintas estimaciones de edad (Natanson *et al.* 2018). Lo anterior derivaría en serias implicaciones en la estimación de los parámetros de crecimiento de una especie y su evaluación a partir de dichos parámetros. Es entonces de gran importancia comparar las bandas de crecimiento en las vértebras de las distintas regiones de la columna vertebral. En el presente estudio se determinó que el uso indistinto de vértebras torácicas o cervicales (comúnmente las de más fácil acceso durante muestreos biológico pesqueros) de un mismo organismo se observa similar número de bandas de crecimiento. Esta alta consistencia en el número de bandas en diferentes regiones de la columna vertebral de *P. glauca* se describió por Natanson *et al.* (2018), permitiendo así la comparación de estimaciones de estudios previos con el presente (Tabla 11).

**Tabla 11. Región de la columna vertebral de donde se obtuvieron las vértebras en estudios previos de *Prionace glauca*.**

<b>Autor</b>	<b>Región de la columna vertebral</b>	<b>Zona de estudio</b>
Stevens 1975	Torácica	Norte del Océano Atlántico
Skomal y Natanson 2003	Cervical	Norte del Océano Atlántico
Blanco-Parra <i>et al.</i> 2008	Cervical	Norte del Pacífico Mexicano
Fujinami <i>et al.</i> 2019	Cervical	Noroeste del Océano Pacífico
Furlong-Estrada <i>et al.</i> 2017	Torácica	Norte del Pacífico Mexicano

### ***Validación de la periodicidad de la formación de bandas de crecimiento***

En la mayoría de los estudios de edad y crecimiento en elasmobranquios se asume una formación anual de las bandas de crecimiento, asumiendo una banda opaca en verano y una banda translúcida en invierno. Sin embargo, se han observado diferentes patrones en la formación de las bandas entre las diversas especies, variando de un par de bandas (una opaca y una translúcida) por año en la mayoría de los carcharínidos (Yudin y Cailliet 1990), dos pares de bandas por año en algunos lámnidos, al menos durante una etapa de su vida (Natanson *et al.* 2018, Wells *et al.* 2013), la ausencia total de periodicidad en algunas especies y en otras especies ocurre la formación de la banda translúcida en la primavera (Sminkey y Musick 1995). Diversos autores han validado de manera indirecta y directa la periodicidad de las bandas en *P. glauca*, mediante el MIA y CEA (Lessa *et al.* 2004, Blanco-Parra *et al.* 2008, Fujinami *et al.* 2019), así como el marcado-recaptura con oxitetraciclina (Skomal y Natanson 2003, Wells *et al.* 2017). Todos estos estudios han reportado periodicidad anual, es decir la formación de un par de bandas por año para esta especie (Fujinami *et al.* 2019). En el presente estudio se comprobó también de manera indirecta la periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento, coincidiendo con Skomal y Natanson (2003), Lessa *et al.* (2004) y Wells *et al.* (2017). Sin embargo, se observó variabilidad en la temporada de formación tanto de la banda opaca como de la translúcida reportadas en estudios previos.

Wells *et al.* (2017) reportaron que en las vértebras de *P. glauca* del Pacífico oriental la banda opaca se formó de septiembre a marzo, mientras que Skomal y Natanson (2003) reportaron que esta banda se formaba en mayo en el Atlántico norte. En el presente estudio se observó que la banda opaca se forma principalmente en marzo y abril. Aunque los procesos



que regulan el crecimiento vertebral en elasmobranquios aún no han sido completamente descritos, se asume que existen procesos específicos que regulan la formación en las vértebras incluyendo factores externos como la temperatura del agua, la disponibilidad de alimento, así como factores intrínsecos de los organismos como sus movimientos migratorios, periodos reproductivos, etc., los cuales causan variación en la incorporación de minerales y materia orgánica en el cartílago, por lo que no debe suponerse que la naturaleza opaca y translúcida de las bandas vertebrales es similar en todas las especies, aunque el patrón de bandas anchas y estrechas tienda a ser consistente (Goldman 2004, Natanson *et al.* 2018).

Aunque la formación anual de las bandas de crecimiento en *P. glauca* ha sido validada de manera directa por Wells *et al.* (2017) y Skomal y Natanson (2003), ambos estudios contaron con un reducido tamaño de la muestra. De igual manera, no contaron con organismos recapturados inyectados previamente con oxitetraciclina de toda la estructura de tallas de la especie, lo que no les permitió una plena validación de la edad y el crecimiento.

Diversos investigadores tales como: Stevens (1975), Ferreira y Vooren (1991), Di Lorenzo *et al.* (2008) y Godínez-Padilla *et al.* (2022), afirman que la temperatura del agua juega el papel más importante en el proceso de la formación de las bandas de crecimiento de *P. glauca*, asumiendo así que anomalías climáticas tales como el fenómeno de El Niño, La Niña, y la Oscilación del Pacífico Norte, los cuales influyen de manera drástica en la temperatura del agua, salinidad, nivel del mar, nutrientes y clorofila-a, pudiesen haber afectado la incorporación de minerales en las bandas de crecimiento de la especie de los años en los que se obtuvieron las muestras.

### ***Estructura de edades***

La edad máxima observada en el presente estudio (14.8 años para un macho de 252 cm de LT) fue considerablemente mayor a la reportada por Stevens (1975) (7 años para un organismo de 240 cm de LT), Cailliet y Bedford (1983) (9 años en un organismo de 245 cm de LT) y Lessa *et al.* (2004) (12 años en un organismo de 310 cm de LT). Sin embargo, la edad máxima fue similar a la estimada por Skomal y Natanson (2003) (16 años para un organismo de ~383 cm LT), Blanco-Parra *et al.* (2008) (16 años en un organismo de 270 cm de LT) y Fujinami *et al.* (2019) (17 en un organismo de 337 cm de LT). La diferencia de edad máxima encontradas en estos estudios podría atribuirse a diversos factores tales como

diferentes poblaciones, selectividad por el arte de pesca y tipo de pesquería, así como el criterio y buena legibilidad de las bandas de crecimiento durante el conteo.

La primera banda translúcida cercana al foco es comúnmente considerada la marca de nacimiento, dicha banda coincide con un cambio de ángulo en el borde de la vértebra (Cailliet y Goldman 2004). Sin embargo, se observó además una banda translúcida muy cercana a la marca de nacimiento, estando más próxima al borde. Esta segunda banda podría ser fácilmente confundida con la banda de nacimiento, provocando una subestimación de la edad. Por lo anterior, es necesaria la verificación de esta primera marca mediante retrocálculo, a fin de comprobar que corresponda a la talla de nacimiento reportada para *P. glauca* en el Pacífico mexicano por Carrera-Fernández *et al.* (2010), siendo éste un método que permite estimar las longitudes en edades anteriores a partir de datos observados y confirmar la identificación de la marca de nacimiento (Skomal y Natanson 2003, Lessa *et al.* 2004, Goldman y Musick 2006).

Otro problema en la visualización de las bandas de crecimiento de *P. glauca* en el presente estudio, fue la distancia que existe de una banda de crecimiento a otra. En la mayoría de los estudios de edad y crecimiento en elasmobranchios se documenta que entre más longevo es el organismo, es decir, entre más cercanas al borde están las bandas de crecimiento, menor es la distancia entre estas (Goldman y Musick 2006, Semba *et al.* 2011, Fujinami *et al.* 2019). Sin embargo, en el presente estudio se encontró una distancia similar en la mayoría de las bandas de crecimiento. También se observaron bandas falsas e incrementos menores, que en caso de tomar en cuenta podría causar una sobre estimación de la edad. Estos patrones de incrementos menores y mayores se han observado en diversas especies de tiburones (Officer *et al.* 1996). Tales bandas pueden ser ocasionadas por variaciones temporales de temperatura, disponibilidad de alimento entre otros (Williams y Bedford 1974), por lo que es de suma importancia acordar por todos los lectores los criterios con los que las bandas de crecimiento serán tomadas en cuenta como años.

### ***Modelos de crecimiento (enfoque determinístico)***

El enfoque multimodelo ha sido adoptado en estudios de edad y crecimiento de diversas especies como una técnica para comparar y seleccionar el modelo que mejor describa el crecimiento de la especie de acuerdo con la disponibilidad de datos sin seleccionar uno *a priori*. Se ha observado que algunos modelos pueden tener dificultades para estimar los parámetros si sólo se cuenta con ciertos grupos de tallas o los datos no muestran una tendencia asintótica (Francis 1988a, Braccini *et al.* 2007, Guzmán-Castellanos *et al.* 2014). Sin embargo, en *P. glauca* ha sido común la práctica de asumir de manera *a priori* el modelo tradicional de von Bertalanffy, excepto por el estudio de Lessa *et al.* (2004), quienes aplicaron además de dicho modelo, los modelos de Richards y Schnute. En el presente estudio se aplicaron diversos modelos de crecimiento individual con características alternativas y supuestos. El ECVB asume que el crecimiento está descrito desde los procesos fisiológicos (anabolismo y catabolismo) y que está dirigido por una velocidad de crecimiento que lleva a la talla asintótica del organismo, mientras que los modelos de Gompertz y Logístico asumen que el crecimiento está descrito por una curva sigmoidea, por lo que podrían describir mejor las primeras etapas del organismo con más de un punto de inflexión. De tal manera, las distintas premisas permitieron describir y seleccionar un modelo distinto que se ajustara de mejor manera a los datos de longitud a edad de *P. glauca* para el norte del Pacífico mexicano.

Diversos estudios han aplicado el enfoque multimodelo como Katsanevakis (2006) en *Carcharhinus plumbeus*, Braccini *et al.* (2007) en *Squalus megalops*, Natanson *et al.* (2007) en *Raja malacoraja* y Henningsen y Leaf (2010) en *Hypanus americanus*, seleccionando un modelo distinto al ECVB para describir el crecimiento individual.

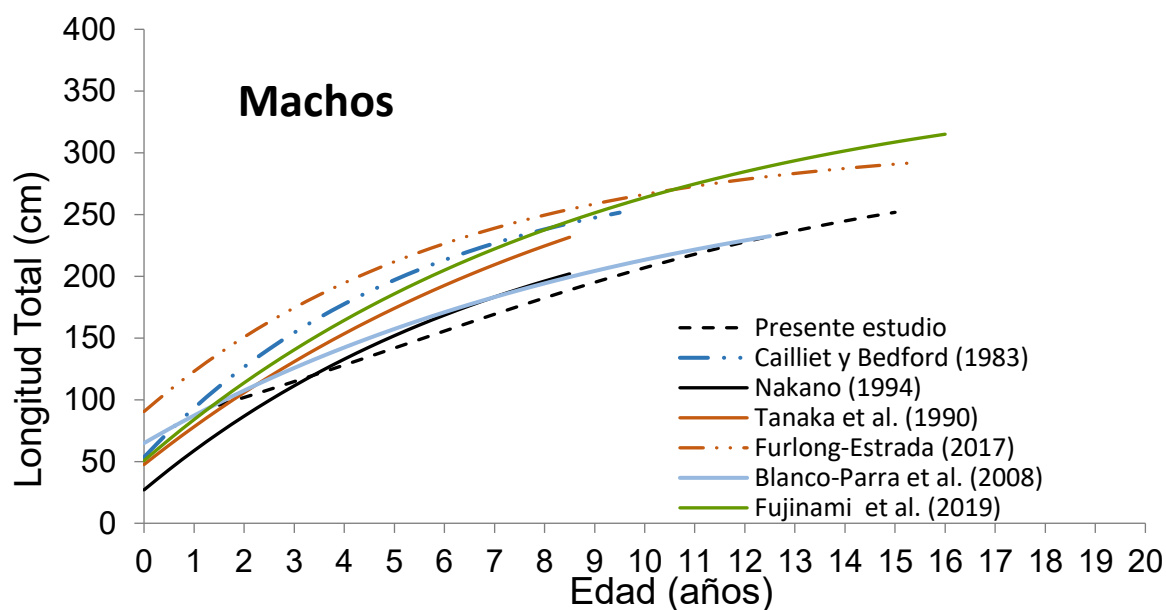
Todos los modelos representaron un mayor sentido biológico para las hembras que para machos. El ECVB, 2P-ECVB presentaron una  $L_{\infty}$  estimada para machos mucho mayor a los datos observados y en consecuencia una  $k$  muy baja. Esto se debió a que los datos no mostraron una tendencia asintótica. Lo anterior ocurrió en consecuencia a que no se obtuvieron organismos de tallas pequeñas y se observó una amplia distribución de tallas en los grupos edades más longevos. El ECVB es altamente sensible a la poca representatividad de organismos grandes o pequeños, y presenta dificultad para describir el crecimiento si los datos observados no muestran una asíntota (Goldman 2004).

Aunque matemáticamente el 2P-ECVB obtuvo un menor valor de Akaike (AICc) y mayor peso de Akaike ( $w_i$ ), debido a que el AICc penaliza el número de parámetros por el principio de parsimonia, éste presentó los mismos valores de los parámetros que el ECVB tradicional de tres parámetros. Ambos modelos estimaron una  $L_\infty$  para machos mucho mayor a las reportadas para el noreste del Pacífico, representando parámetros con poco sentido biológico, siendo esta la razón para excluirlos de los modelos candidatos según lo indican Burnham y Anderson (2002).

El ECVB, Gompertz y Logístico, son los modelos utilizados con mayor frecuencia en estudios de edad y crecimiento (Smart *et al.* 2016), sin embargo, en *P. glauca* el modelo comúnmente aplicado de manera *a priori* ha sido el ECVB (Tabla 1). En el presente estudio el modelo de Gompertz y el logístico se seleccionaron como los que mejor se ajustaron a los datos de talla-edad de *P. glauca* para machos, obteniendo un menor valor de AICc y presentando un mayor sentido biológico que el ECVB, sugiriendo que el crecimiento de esta especie está caracterizado por dos asíntotas en lugar de una, donde podemos encontrar dos puntos de inflexión que pueden interpretarse como disminución en el crecimiento y uno de ellos puede aparecer como parte de la curva antes del cero en el eje x (edad) (Smart *et al.* 2016). El modelo de Gompertz y Logístico han descrito mejor a especies con crecimiento rápido como *Rhinoptera bonasus* (Neer y Thompson 2005) y para *P. glauca* en el presente estudio, siendo reportado por diversos autores como una especie con crecimiento individual rápido en comparación con otras especies de tiburones (Pratt 1979, Nakano 1994, Carrera-Fernández *et al.* 2010). Por el contrario el 2P-ECVB se ha ajustado mejor a los datos de talla-edad de las hembras de *P. glauca* en donde el 2P-ECVB obtuvo un menor valor de AICc y un mayor sentido biológico del valor de sus parámetros, ésta diferencia en la tasa de crecimiento se ha descrito para esta especie por Cailliet y Bedford (1983), Tanaka *et al.* (1990), Nakano (1994), Balnco-Parra *et al.* (2008) y Fujinami *et al.* (2019), donde las hembras crecen a una tasa mayor que los machos en los primeros estadios, disminuyendo su tasa de crecimiento en el estadio adulto y alcanzando la asíntota a menor edad, ocasionado por el gasto energético que implica la reproducción en las hembras (Lessa *et al.* 2004, Minte-Vera *et al.* 2016).

En el presente estudio se estimó una  $L_\infty$  menor y una  $k$  mayor para hembras que para machos, contrario a lo descrito para la mayoría de elasmobranquios, donde las hembras

suelen ser mayores que los machos debido a la necesidad de un mayor espacio en la cavidad abdominal para permitir el desarrollo de las crías en el útero (Lessa *et al.* 2004). Diferencias entre sexos han sido también reportadas previamente para esta especie por Cailliet y Bedford (1983), Tanaka *et al.* (1990), Nakano (1994), Blanco-Parra *et al.* (2008) y Fujinami *et al.* (2019). En la figura 25, se presentan las curvas de crecimiento estimadas para hembras y machos de *P. glauca* en el océano Pacífico, encontrándose una mayor similitud de las curvas de crecimiento estimada en el presente estudio para ambos sexos con las estimadas por Nakano (1994) y Blanco-Parra *et al.* (2008) y mayor diferencia con las estimadas por Tanaka *et al.* (1990), Cailliet y Bedford (1983) y Fujinami *et al.* (2019). Lo anterior se debe a que la  $L_{\infty}$  estimada fue menor y por consiguiente una  $k$  mayor con respecto a dichos estudios previos, probablemente relacionado con la obtención de individuos de mayor longitud, pero menor edad. Tales diferencias podrían estar relacionadas con las zonas y años de muestreo, diferencias entre las metodologías utilizadas (Tanaka *et al.* 1990), efectos de selectividad (Walker *et al.* 1998), o posibles subpoblaciones de *P. glauca* en el océano Pacífico como lo han sugerido previamente Rangel-Jefroc (2016) para el Pacífico y Lessa *et al.* (2004) para tiburones azules del noreste y sureste del Atlántico. Tales resultados requieren investigaciones adicionales para una mejor evaluación de esta especie.



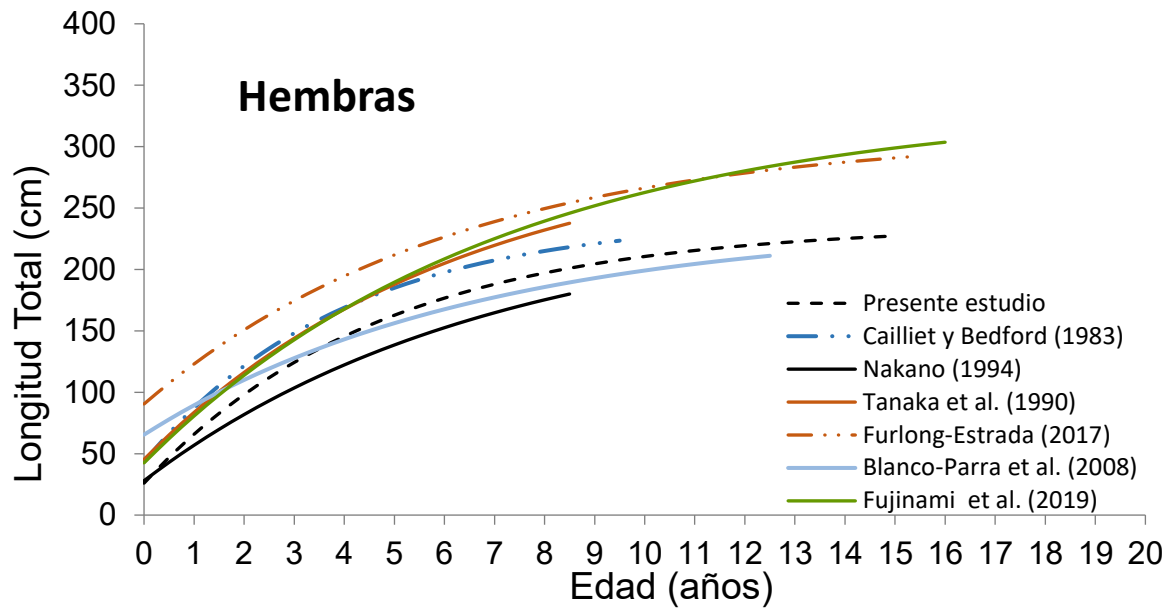


Figura 25.. Comparación de curvas de crecimiento estimadas previamente con el presente estudio para *Prionace glauca* en el océano Pacífico.

### ***Modelos de crecimiento (enfoque estocástico)***

Los modelos de crecimiento con un enfoque determinísticos poseen la limitante de que, al asumir valores promedios fijos de los parámetros de crecimiento, no incorporan de manera explícita la variabilidad del crecimiento individual, siendo además sensibles a valores negativos de  $k$ , incluso si la probabilidad de ocurrencia es muy baja (Sainsbury 1980). El desarrollo de modelos con un enfoque estocástico en los últimos años ha permitido incorporar la heterogeneidad del crecimiento individual de diversas formas, en algunos casos sobrepasando la limitante de asumir distribuciones normales *a priori* con colas negativas (Troynikov *et al.* 1998, Tovar-Ávila *et al.* 2009, Tovar-Ávila *et al.* 2014). Algunos de estos modelos han sido aplicados a elasmobranquios (Francis 1988b, Troynikov 1998, Smart *et al.* 2016).

Algunos de los modelos con enfoque estocástico mantienen la base biológica del ECVB, asumiendo distribuciones positivas (no permite valores negativos de  $k$ ) y que cada organismo posee sus propios parámetros de crecimiento, conservándolos a lo largo de toda su vida (Francis 1988b). Otros modelos por su parte, incorporan la heterogeneidad a través del parámetro  $k$ , corrigiendo incluso las estimaciones de los parámetros con información

sobre la selectividad del arte de pesca cuando existe información disponible sobre su efecto en las tallas y edades obtenidas a partir de muestreos derivados de la pesca. No incorporar la heterogeneidad de crecimiento y remplazando la distribución de este parámetro por valores medios como en las versiones determinísticas puede conducir a grandes errores en la evaluación de las poblaciones (Troynikov 1998).

En el presente estudio, los modelos estocásticos estimaron valores de  $L_{\infty}$  en machos sin sentido biológico. De igual manera, las versiones determinísticas del modelo de von Bertalanffy (ECVB y 2P-ECVB) estimaron valores considerablemente mayores a las de otros modelos y a la longitud máxima observada, lo que indicaría las limitaciones del modelo de von Bertalanffy cuando los datos no muestran una tendencia asintótica (Guzmán-Castellanos *et al.* 2014), independiente del enfoque utilizado (determinístico o estocástico). El significado biológico del parámetro  $L_{\infty}$  en el modelo de von Bertalanffy ha sido criticado por diversos autores, ya que es una extrapolación teórica que esta fuera del intervalo de datos (Francis 1988b). Mientras que en las versiones determinísticas de este modelo  $L_{\infty}$  representa la longitud de un individuo de edad infinita, estando estrechamente relacionado con la talla máxima observada e introducida en el modelo, en las versiones estocásticas es una aproximación a la longitud máxima de la especie (Tovar-Ávila *et al.* 2014).

Las  $L_{\infty}$  de las hembras en los tres modelos con enfoque estocástico fueron mayores a la longitud máxima observada, pero menor a la talla máxima reportada para la especie en el océano Pacífico (337.6 cm de LT) de acuerdo con Fujinami *et al.* (2019). El valor de  $L_{\infty}$  estimado por los modelos estocásticos tendría así mayor sentido biológico que el de todos los modelos determinísticos, el cual fue considerablemente menor a la longitud máxima de la especie e incluso que la longitud máxima observada en los muestreos. Debido a la correlación inversa existente entre  $L_{\infty}$  y  $k$ , los modelos estocásticos estimaron  $k$  menores, indicando que las hembras podrán crecer a una menor velocidad que la estimada con los modelos determinísticos, incluso en estudios previos del océano Pacífico, en los cuales se ha observado también valores de  $L_{\infty}$  considerablemente menores a la talla máxima (excepto en el estudio de Tanaka *et al.* 1990) y en consecuencia valores de  $k$  probablemente sobreestimados.

La sobreestimación de  $k$  en modelos con enfoque determinístico ha sido previamente señalada (Sainsbury 1980), con consecuencias para otros importantes parámetros

poblacionales estimados a partir de ésta como la mortalidad natural y productividad biológica (Tovar-Ávila *et al.* 2014). Lo anterior sugiere que los modelos estocásticos pueden estimar parámetros de crecimiento más realistas a pesar de tener poca representatividad de muestras en algunas clases de tallas y edades causados por selectividad de los métodos de pesca, excepto cuando estos limitan el comportamiento asintótico de los datos (Francis 1988a, Goldman 2004).



## CONCLUSIONES

Las tallas analizadas de *P. glauca* de la pesquería artesanal y mediana altura estuvieron dentro del intervalo de tallas reportadas en estudios previos, aunque la proporción de individuos maduros tanto de hembras como de machos en ambas pesquerías fue mayor en el presente estudio, teniendo una mejor representatividad de tallas mayores de *P. glauca* en estudios del Pacífico mexicano.

El número de bandas observadas en la región cervical y torácica fue similar con una alta precisión en los conteos intra e inter-lector, sugiriendo que las vértebras de ambas secciones de la columna son útiles para estimar la edad de los individuos.

Los análisis CEA y MIA mostraron una periodicidad anual de la formación de bandas de crecimiento para *P. glauca*, concordando con lo reportado previamente, sin embargo, en el presente estudio se sugiere que la banda de crecimiento lento (banda opaca) es formada principalmente en primavera.

La edad máxima observada para ambos sexos fue de 14 años, con una estructura de edades estimadas similar a las reportadas previamente para el norte del Pacífico mexicano.

La 2P-ECVB fue el modelo con enfoque determinístico que describió de mejor manera el crecimiento de las hembras de *P. glauca*, mientras que el modelo logístico fue el que se ajustó mejor a los datos de longitud a edad de los machos. Ambos modelos sugieren que el crecimiento de las hembras es más rápido que el de los machos.

La ECVB con enfoque estocástico asumiendo una distribución log-normal fue la que mejor se ajustó a los datos de longitud a edad de las hembras, indicando una menor tasa de crecimiento que los modelos determinísticos. En el caso de los machos, ninguno de los modelos utilizados se ajustó a los datos de longitud a edad obtenidos, debido probablemente a que los datos no presentaron una distribución asintótica, siendo una limitante de la ECBV.

La longevidad teórica estimada mediante Rickers con base en los modelos seleccionados como los mejores para describir el crecimiento de cada sexo fue similar a la reportada previamente para la especie (25.7 y 22.7 años para machos y hembras respectivamente), siendo mayor para los machos.

## REFERENCIAS

- Aguirre-Gómez R. 2002.** Los mares mexicanos a través de la percepción remota. Instituto de Geografía, UNAM, México, DF, 95 p.
- Akaike H. 1973.** Information theory as an extension of the maximum likelihood. En: BN Petrov y FCsaki (Eds.). Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest City, 267–228 pp.
- Badán A. 1997.** La corriente costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. En: Lavín MF (Ed.) Contribuciones a la Oceanografía en México. Unión Geofísica Mexicana, 99–112 pp.
- Beamish RJ y DA Fournier. 1981.** A method for comparing the precision of a set of age determinations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 38(8): 982–983 pp.
- Beverton RJH, SJ Holt. 1957.** On the dynamics of exploited fish populations. United Kingdom Ministry of Agriculture and Fisheries, Fisheries Investigations, 2(19): 533 p.
- Bigelow HB, WC Schroeder. 1948.** Fishes of the Western North Atlantic, Lancelets, Cyclostomes, Sharks, Memoirs of Sears Foundation for Marine Research. 576 p.
- Blanco-Parra MP, F Márquez-Farías, F Galván-Magaña. 2008.** Age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) Linnaeus, 1758, in the northwest coast off Mexico. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 43(3): 513–520 pp.
- Braccini JM, BM Gillanders, TI Walker y J Tovar-Ávila. 2007.** Comparison of deterministic growth models fitted to length at-age data of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in south-eastern Australia. Marine and Freshwater Research, 58: 24–33 pp.
- Burnham KP y DR Anderson. 2002.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, 485 pp.

- Cailliet GM y DW Bedford. 1983.** The biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: A review. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 24: 57–69 pp.
- Cailliet GM y KJ Goldman. 2004.** Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: JA Musick, JC Carrier y MR Heithaus (Eds.). Biology of sharks and their relatives. Boca Raton, Florida, 399–447pp.
- Cailliet GM, WD Smith, HF Mollet y KJ Goldman. 2006.** Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. Environmental Biology of Fishes, 77(3): 211–228 pp.
- Campana SE. 2001.** Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal of Fish Biology, 59(2): 197–242 pp.
- Campana SE, W Joyce, MJ Manning. 2009.** Bycatch and discard mortality in commercially caught blue sharks (*Prionace glauca*) assessed using archival satellite pop-up tags. Marine Ecology Progress Series, 387: 241–253 pp.
- Carey FG y JV Scharold. 1990.** Movements of blue shark (*Prionace glauca*) in depth and course. Marine Biology, 106: 329–342 pp.
- Carrera-Fernández M, F Galván-Magaña y BP Ceballos-Vázquez. 2010.** Reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* (*Chondrichthyes: Carcharhinidae*) off Baja California Sur, México. Aqua, International Journal of Ichthyology, 16(3): 101–110 pp.
- Casey JG. 1982.** Blue shark, *Prionace glauca*. Species synopsis. En: Grosslein MD and T Azarovitz (Eds). Ecology of the Middle Atlantic Bight fish and shellfish. Monograph 15, Fish Distribution, 45–48 pp.
- Castro R, AS Mascarenhas, R Durazo y CA Collins. 2000.** Seasonal variation of the temperature and salinity at the entrance to the Gulf of California, Mexico. Ciencias Marinas, 26: 561–583 pp.

- Chang WYB. 1982.** A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 39(8): 1208–1210 pp.
- Chen YD, A Jackson y HH Harvey. 1991.** A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences*, 49(6): 1228–1235 pp.
- Compagno LJV. 1984.** Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. *Carcharhiniformes*. *FAO Species Catalogue*, 2(4): 521–524 pp.
- Compagno LJV, F. Krupp y W Schneider. 1995.** Tiburones. En: Fischer W, F Krupp, W Schneider, C Sommer, KE Carpenter y VH Niem (Eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental. Volumen II. Vertebrados parte 1*. Roma, 647–743 pp.
- Clarke MR & JD Stevens. 1987.** Cephalopods, blue shark and migration. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54: 949–957 pp.
- Clarke SC, JE Magnussen, DL Abercrombie, MK McAlliester y MS Shivji. 2006.** Identification of shark species composition and proportion in the Hong Kong shark fin marked based on molecular genetics and trade records. *Conservation Biology*, 20: 201–211 pp.
- Cortés E. 1998.** Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research*, 39(2): 199–209 pp.
- Cruz-Ramírez A, S Soriano-Velásquez, H Santana-Hernández, C Ramírez-Santiago y D Acal-Sánchez. 2012.** Aspectos reproductivos del tiburón azul *Prionace glauca* capturado por la flota palangrera de mediana altura del Puerto de Manzanillo, Colima. *Ciencia Pesquera*, 20(1): 39–48 pp.
- de Boer WF, AM van Schie, DF Jocene, ABP Mabote y A Guissamulo. 2001.** The impact of fishery on a tropical intertidal benthic fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 213–229 pp.
- Dent F y S Clarke. 2015.** State of the global market for shark products. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. ISSN 2070-70 10. 183 p.

- Di Lorenzo E, N Schneider, KM Cobb, PJS Franks, K Chhak, AJ Miller, JC McWilliams, SJ Bograd, H Arango, E Curchister, TM Powell y P Riviere. 2008.** North Pacific gyre oscillation links ocean climate and ecosystem change. *Geophysical Research Letters*, 35: 6 p.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2012.** Acuerdo por el que se modifica el aviso por el cual 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 del 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. SAGARPA. México, DF. 11/06/2012.
- Espinosa H. 2004.** El Pacífico Mexicano. Ciencias. Instituto de Biología, UNAM, (76): 21 pp.
- Fabens AJ. 1965.** Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29: 265–289 pp.
- Fernández-Méndez JI, LV González-Ania y JL Castillo-Géniz. 2016.** Standardized catch rates for blue shark (*Prionace glauca*) in the 2006-2015 Mexican Pacific longline fishery based upon a shark scientific observer program. Working document submitted to the ISC Shark Working Group Workshop. ISC/16/SHARKWG-1/25. 18 p.
- Ferreira BP y CM Vooren. 1991.** Age, growth, and structure of vertebra in the school shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) from southern Brazil. *Fishery Bulletin*, 89: 19–31 pp.
- Fujinami Y, Semba Y, Ijima H y Tanaka S. 2016.** Age and growth estimation of the blue shark, *Prionace glauca*, in the western North Pacific Ocean. ISC/16/SHARKWG-1/02. 20 p.
- Fujinami Y, Y Semba y S Tanaka. 2019.** Age determination and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, 117: 107–120 pp.

- Francis RICC. 1988a.** Are growth parameters estimated from tagging and age-length data comparable? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 936–942 pp.
- Francis RICC. 1988b.** Maximum likelihood estimation of growth and growth variability from tagging data. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 22, 42–51 pp.
- Furlong-Estrada E, O Sosa-Nishizaki y E García-Rodríguez. 2017.** Caracterización de la pesquería de tiburón azul (*Prionace glauca*) en el Pacífico norte mexicano: un antecedente histórico. *Ciencia Pesquera*, 25(1): 15–25 pp.
- Furlong-Estrada E, J Tovar-Ávila, 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: 83–97 pp.
- Galeana-Villaseñor I, F Galván-Magaña, H Santana-Hernández. 2009.** Pesca con anzuelos en barcos palangreros del Océano Pacífico mexicano: efectos en la captura y peso de tiburones y otras especies. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(1): 163–172 pp.
- Godínez-Padilla CJ, JL Castillo-Géniz y I. Ortega-Salgado. 2016.** Diversidad y abundancia relativa de tiburones pelágicos capturados por la flota industrial palangrera de Ensenada, Baja California, México. *Ciencia Pesquera*, (24), 97–111 pp.
- Godínez-Padilla CJ, JL Castillo-Géniz, B Hernández de la Torre, LV González-Ania y MH Román-Verdesoto. 2022.** Marine-climate interactions with the blue shark (*Prionace glauca*) catches in the western coast of Baja California Península, México. *Fisheries Oceanography*, 1–28 pp.
- Goldman KJ. 2004.** Age and growth of elasmobranch fishes. En: Musick, J.A. y R. Bonfil (Eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries technical paper USA, 97–132 pp.
- Goldman KJ y JA Musick. 2006.** Growth and maturity of salmon sharks (*Lamna ditropis*) in the eastern and western North Pacific, and comments on back-calculation methods. *Fishery Bulletin*, 104: 278–292 pp.

- Gompertz B. 1825.** On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 115: 513–583 pp.
- Guzman-Castellanos AB, E. Morales-Bojórquez y EF. Balart. 2014.** Estimación del crecimiento individual en elasmobranchios: la inferencia con modelos múltiples. Hidrobiológica, 24(2): 137–150 pp.
- Harvey JT. 1989.** Food habits, seasonal abundance, size, and sex of the blue shark, *Prionace glauca*, in Monterey Bay, California. California Fish and Game, 75 (1): 33–44pp.
- Haskell WL. 1949.** An investigation of the possibility of determining the age of sharks through annuli as shown in cross sections of vertebrae. Annual Report of the Marine Laboratories of Texas Game Fish and Oyster Committee, 212–217 pp.
- Haddon 2011.** Modelling and quantitative methods in fisheries. CRC Press Taylor & Francis Group, United States, 431 p.
- Henderson AC, K Flannery, y J Dunne. 2001.** Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North-east Atlantic. Journal of Fish Biology, 58: 1347–1358 pp.
- Henningsen A y RT Leaf. 2010.** Observations on the captive biology of the Southern stingray. Transactions of the American Fisheries Society, 139 (3): 783–791 pp.
- Jiménez A, SG Marinone y A Parés-Sierra. 2005.** Efecto de la variabilidad espacial y temporal del viento sobre la circulación en el Golfo de California. Ciencias Marinas, 31(2): 357–368 pp.
- Katsanevakis S. 2006.** Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. Fisheries Research, 81: 229–235 pp.
- Katsanevakis S y CD Maravelias. 2008.** Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. Fish and Fisheries, 9(2): 178–187 pp.
- Kessler WS. 2006.** The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography, 69: 181–217 pp.
- Kimura DK. 1980.** Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. Fishery Bulletin, 77(4): 765–774 pp.

- Kohler NE, PA Turner, JJ Hoey, LJ Natanson, y R Briggs. 2002.** Tag and recapture data for three pelagic shark species: blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. *Collective Volume of Scientific Papers, ICCAT*, 54(4): 1231–1260 pp.
- Kubodera T, H Watanabe y T Ichii. 2007.** Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 17 (2–3): 111–124 pp.
- Lavín MF y SG Marinone, 2003.** An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: Velasco Fuentes OU, J Sheinbaum y J Ochoa de la Torre (Eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands, 173–204 pp.
- Lessa R, FM Santana, FH Hazin. 2004.** Age and growth of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) off northeastern Brazil. *Fisheries Research*, 66: 19–30 pp.
- Mendizábal-Oriza D, R Vélez-Marín, JF Márquez-Farías y SR Soriano-Velásquez. 2000.** Tiburones oceánicos del Pacífico. In: Instituto Nacional de la Pesca (ed). *Sustentabilidad y Pesca Responsable en México: Evaluación y Manejo, 1999–2000*, Instituto Nacional de Pesca, México, 181–209 pp.
- Minte-Vera CV, MN Maunder, JM Casselman y SE Campana. 2016.** Growth functions that incorporate the cost of reproduction. *Fisheries Research*, 180: 31–44 pp.
- Musick JA. 1999.** Ecology and conservation of long lived marine animals. En: Musick, J.A. (Ed). *Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals*. American Fishery Society, 1–10 pp.
- Nakano H. 1994.** Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. *Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries*, 31: 141–256 pp.
- Natanson LJ, JS Sulikowski, JR Kneebone y PC Tsang. 2007.** Age and growth for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. *Environmental Biology of Fishes*, 80: 293–308 pp.



- Natanson LJ, GB Skomal, SL Hoffmann, ME Porter, KJ Goldman y D Serra. 2018.** Age and growth of sharks: do vertebral band pairs record age?. *Marine and Freshwater Research*, 13 p.
- Neer JA y BA Thompson. 2005.** Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. *Environmental Biology of Fishes*, 73: 321–331 pp.
- Officer RA, AS Gason, TI Walker, JG Clement. 1996.** Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark *Mustelus antarticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: implication for age determination. *Canadian Journal Aquatic Sciences*, 53: 1765–1777 pp.
- Okamura H y Y Semba. 2009.** A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(5): 771–780 pp.
- Okamura H, AE Punt, Y Semba y M Ichinokawa. 2013.** Marginal increment analysis: a new statistical approach of testing of temporal periodicity in fish age verification. *Journal of Fish Biology*, 82(4): 1239–1249 pp.
- Pantoja DA, SG Marinone, A Parés-Sierra, F Gómez-Valdivia. 2012.** Numerical modeling of seasonal and mesoscale hydrography and circulation in the Mexican Central Pacific. *Ciencias Marinas*, 38(2): 363–379 pp.
- Parés-Sierra A, A Mascarenhas, SG Marinone y R Castro. 2003.** Temporal and spatial variation of the surface winds in the Gulf of California. *Geophysical Research Letters*, 20(6): 1312 p.
- Portela-Rodríguez E. 2016.** Estacionalidad de la hidrografía y la circulación en el Pacífico tropical frente a México y áreas adyacentes con énfasis en la Corriente Costera Mexicana. Tesis Doctoral. CICESE. Ensenada, Baja California, México, 85 p.
- Pérez-Jiménez JC, O Sosa-Nishizaki, E Furlong-Estrada, D Corro-Espinosa, A. Venegas-Herrera y OV Barragan-Cuencas. 2005.** Artisanal Shark Fishery at "Tres Marias" Islands and Isabel Island in the Central Mexican Pacific. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35: 333–343 pp.

- Pratt HW. 1979.** Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. Fishery Bulletin, 77: 445–470 pp.
- Rangel-Jefroc C. 2016.** Caracterización molecular de la población de tiburón azul, *Prionace glauca* (Carcharhiniiformes: Carcharhinidae), en la costa Pacifico de la Península de Baja California, México. Tesis Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 65 p.
- Ricker WE. 1975.** Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin of Fisheries Research Board Canada, 191: 382 p.
- Ricker WE. 1979.** Growth rates and models En: Hoar WS, Randall DJ, Brett JR (Eds.) Fish physiology, vol. 8. Academic Press, New York, USA, 678–743 pp.
- Richards FJ. 1959.** A flexible growth function for empirical use. Journal of Experimental Botany, 10(2): 290–301 pp.
- Ridewood WG. 1921.** On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Serie B, Containing Papers of a Biological Character, 210: 311–407 pp.
- Roussouw GJ. 1984.** Age and growth of the sand shark, *Rhinobatos annulatus*, in Algoa Bay, South Africa. Journal of Fish Biology, 25:213–222 pp.
- SAGARPA 2005.** Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, México. 220 p.
- Sainsbury KJ. 1980.** Effects of individual variability on the von Bertalanffy growth equation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37: 241–247 pp.
- Semba Y, Aoki I, Yokawa K. 2011.** Size at maturity and reproductive traits of shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific. Marine Freshwater Research, 62(1): 20–29 pp.
- Shark Trust. 2010.** An Illustrated Compendium of Sharks, Skates, Rays and Chimaera. Chapter 1: The British Isles and Northeast Atlantic. Part 2: Sharks.
- Skomal GB, LJ Natanson. 2003.** Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca*, in the North Atlantic Ocean. Fishery Bulletin, 101: 627–639 pp.

- Smart JJ, A Chin, AJ Tobin y CA Simpfendorfer. 2016.** Multimodel approaches in shark and ray growth studies: strengths, weaknesses and the future. *Fish and Fisheries*, 17(4): 955–971 pp.
- Sminkey TR y JA Musick. 1995.** Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. *Copeia*, 871–883 pp.
- Stevens JD. 1975.** Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark *Prionace glauca*. *Jou. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, 55: 657–665 pp.
- Strasburg DW. 1958.** Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, 58: 335–361 pp.
- Sosa-Nishizaki O. 2013.** Unofficial blue shark catch estimations for the Mexican Pacific (1976-2011). isc/13/sharkWg-2/info-1. Working document submitted to the isc Shark Working Group Workshop, 16-24 April 2013, Shizuoka, Japan. 12 p.
- Sparre P y S Venema. 1997.** Introduction to tropical fish stock assessment. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Fisheries Technical Papers, (306/1). Roma, Italia, 337 p.
- Tanaka S, GM Cailliet, KG Yudin. 1990.** Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca*: Technique or population? En: HL Pratt Jr, SH Gruber, T Taniuchi (Eds.). *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report, NMFS 90: 177–187 pp.
- Tovar-Ávila J, VS Troynikov, TI Walker y RW Day. 2009.** Use of stochastic models to estimate the growth of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, off eastern Victoria, Australia. *Fisheries Research*, 95: 230–235 pp.
- Tovar-Ávila J, KC Garcés-García y EA Zarza-Meza. 2014.** Estimación del crecimiento del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus* del Golfo de México con un enfoque estocástico. *Ciencia Pesquera*, 22(2): 19–28 pp.
- Troynikov VS. 1998.** Probability density functions useful for parametrization of heterogeneity in growth and allometry data. *Bulletin Mathematical Biology*, 60: 1099–1121 pp.

- Troynikov VS y HK Gorfine. 1998.** Alternative approach for establishing legal minimum lengths for abalone based on stochastic growth models for length increment data. *Journal Shellfish Research*, 17: 827–831 pp.
- Troynikov VS y TI Walker. 1999.** Vertebral size-at-age heterogeneity in gummy shark harvested off southern Australia. *Journal of Fish Biology*, 54, 863–877 pp.
- Troynikov VS, RW Day, AM Leorke. 1998.** Estimation of seasonal growth parameters using a stochastic Gompertz model for tagging data. *Journal Shellfish Research*, (17): 833–838 pp.
- Von Bertalanffy L. 1938.** A quantitative theory of the organic growth (inquires on growth laws II). *Human Biology*, 10(2): 181–213 pp.
- Walker TI, BL Taylor, RJ Hudson y JP Cottier. 1998.** The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarcticus*) harvested off southern Australia. *Fisheries Research*, 39: 139–163 pp.
- Walker TI. 2004.** Chapter 13. Management measures. En: Musick JA y Bonfil R (Eds), *Technical Manual for the Management of Elasmobranchs*. Asia Pacific Economic Cooperation Secretariat, Singapore, 285–321 pp.
- Wells RJ, SE Smith, S Kohin, E Freund, N Spear y DA Ramon. 2013.** Age validation of juvenile shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) tagged and marked with oxytetracycline southern California. *Fishery Bulletin*, 111(2): 147–160 pp.
- Wells RJD, N Spear y S Kohin. 2017.** Age validation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the eastern Pacific Ocean. *Marine and Freshwater Research*, 68: 1130–1136 pp.
- Williams T y BC Bedford. 1974.** The use of otoliths for age determination. In: *The Ageing of Fish*. T.B. Begenal (Ed.) Unwin Brothers Ltd., Surrey, England, 114–123 pp.
- Wyrtki K. 1966.** Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 4: 33–68 pp.
- Yudin KG y GM Cailliet. 1990.** Age and growth of the gray smoothhound, *Mustelus californicus*, and the brown smoothhound, *M. henlei*, sharks from Central California. *Copeia*, (1): 191–204 pp.

