



El Colegio de la Frontera Sur

Edad y crecimiento del cazón de ley *Rhizoprionodon terraenovae* y el cazón pech *Sphyrna tiburo*, en el sureste del Golfo de México

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
Con orientación en Ciencias de la Sustentabilidad

Por

Sebastián Caña Hernández

2022



El Colegio de la Frontera Sur

Lerma, Campeche, a 05 de octubre de 2022.

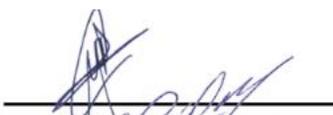
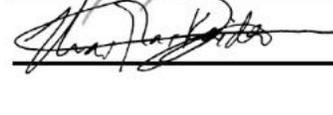
Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Sebastián Caña Hernández

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

Edad y crecimiento del cazón de ley *Rhizoprionodon terraenovae* y el cazón pech *Sphyrna tiburo*, en el sureste del Golfo de México

para obtener el grado de **Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

	Nombre	Firma
Director	Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez	
Codirector	Dr. Raúl Enrique Lara Mendoza	
Asesor	Dr. Manuel Mendoza Carranza	
Sinodal adicional	Dr. Emiliano García Rodríguez	
Sinodal adicional	Dr. Yassir Edén Torres Rojas	
Sinodal adicional	M. en C. Adrian Núñez Díaz	
Sinodal suplente	Dr. Unai Marcaida Aburto	

Dedicatoria

A mis padres, Martha del C. Hernández Manzanero y Lázaro Caña Baños.

La persona más importante en mi vida, mi hermana, María Esther Caña Hernández.

Para mis tías: Alicia, Guadalupe y Salud, quienes siempre están presentes

Agradecimientos

Al Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) por permitir el uso de la información generada en el proyecto Tiburones y Rayas, así como al Colegio de la Frontera Sur, donde pude continuar con mi formación profesional y personal y tuve la oportunidad de desarrollar mi tesis.

A los doctores Raúl E. Lara y Juan Carlos Pérez, quienes me guiaron durante el proceso. Muchas gracias por permitirme ser parte de su equipo, así como por el tiempo, dedicación y empeño otorgados para hacer de mi un mejor estudiante. Por sus consejos, pláticas amenas y su amistad.

A cada uno de los sinodales, que con sus observaciones contribuyeron a mejorar notablemente este trabajo.

A mis compañeros del laboratorio de pesquerías de ECOSUR, quienes hicieron que la estancia fuera agradable.

A los pescadores y permisionarios de Tabasco y Campeche por facilitar el acceso a sus lugares de trabajo para recopilar la información, sin quienes este estudio no habría sido posible.

ÍNDICE

índice de tablas.....	vii
Índice de figuras.....	vii
Resumen	1
Abstract.....	2
1. Introducción	3
2. Antecedentes	6
2.1. Manejo pesquero.....	6
2.2. Estudios de edad y crecimiento.....	8
2.3. Cazón de ley o tutzún (<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>)	9
2.3.1 Estudios genéticos	9
2.3.2 Edad, crecimiento y edad de madurez	9
2.3.3 Análisis demográficos.....	13
2.3.4 Evaluaciones poblacionales cuantitativas y semicuantitativas	14
2.3.5 Estado de conservación global en la IUCN	15
2.3.6 Recuento de los antecedentes sobre <i>R. terraenovae</i>	15
2.4. Cazón pech o cabeza de pala (<i>Sphyrna tiburo</i>)	16
2.4.1 Estudios genéticos	16
2.4.2 Edad, crecimiento y edad de madurez	17
2.4.3 Análisis demográficos.....	20
2.4.4 Evaluaciones poblacionales cuantitativas y semicuantitativas	21
2.4.5 Estatus en la IUCN	22
2.4.6 Recuento de antecedentes sobre <i>S. tiburo</i>	22
2.5. Enfoque multimodelo en estudios de edad y crecimiento.....	23
3. Justificación	24
4. Pregunta de investigación	25
5. Hipótesis.....	25
6. Objetivos.....	25
6.1 Objetivo General	25
6.2 Objetivos específicos	25
7. Materiales y métodos.....	26
7.1 Área de estudio	26
7.2 Trabajo de campo	27
7.3 Trabajo de laboratorio	28
7.3.1 Limpieza y procesamiento de vértebras	28

7.3.4 Lectura de bandas de crecimiento.....	29
7.4 Análisis de datos	31
7.4.1 Estructura de tallas.....	31
7.4.2 Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total del organismo.....	31
7.4.3 Precisión de las lecturas de edad.....	31
7.4.4 Periodicidad de formación las bandas de crecimiento.....	33
7.4.5 Estructura de edades.....	33
7.4.6 Estimación de parámetros de crecimiento.....	33
7.4.7 Selección del mejor modelo candidato	35
8. Resultados	37
8.1 Cazón de ley o tutzún (<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>)	37
8.1.1 Estructura de tallas.....	37
8.1.2 Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total del organismo	38
8.1.3 Precisión de las lecturas de edad.....	39
8.1.4 Periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento.....	40
8.1.5 Estructura de edad	42
8.1.6 Estimación de parámetros de crecimiento	43
8.1.7 Cazón pech (<i>Sphyrna tiburo</i>).....	46
8.1.8 Estructura de tallas.....	47
8.1.9 Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total.....	47
8.1.10 Precisión de las lecturas de edad.....	48
8.1.11 Periodicidad de formación de bandas de crecimiento	49
8.1.13 Estructura de edades	51
8.1.14 Crecimiento y modelos de crecimiento.....	52
9. Discusión.....	54
9.1 Estructura de tallas.....	54
9.2 Precisión de las lecturas de edad.....	56
9.3 Periodicidad de formación de bandas de crecimiento	57
9.4 Edad estimada.....	59
9.5 Enfoque multimodelo	60
9.6 Uso de los parámetros de edad y crecimiento.....	62
10. Conclusiones	65
11. Literatura citada	66
12. Anexos.....	80

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros de crecimiento estimados para hembras, machos y sexos combinados de <i>R. terraenovae</i>	12
Tabla 2. Parámetros de crecimiento estimados para hembras y machos de <i>S. tiburo</i> del sureste del Golfo de México.....	21
Tabla 3. Parámetros de crecimiento de las especies de <i>Rhizoprionodon</i> reportadas en la literatura.	46
Tabla 4. Parámetros de crecimiento de las especies de <i>Sphyrna</i> reportadas en la literatura.....	54

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio y sitios de muestreo.....	28
Figura 2. Zona de extracción de vértebras.....	29
Figura 3. Posición del corte realizado en las vértebras de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	30
Figura 4. Corte sagital de una vértebra de <i>R. terraenovae</i> que muestra las partes de la vértebra.....	31
Figura 5. Corte sagital de una vértebra de <i>S. tiburo</i> que muestra las partes de la vértebra.....	31
Figura 6. Distribución mensual de machos y hembras de <i>R. terraenovae</i>	38
Figura 7. Estructura de tallas de machos y hembras de <i>R. terraenovae</i>	39
Figura 8. Relación entre el DV y LT para machos y hembras de <i>R. terraenovae</i>	40
Figura 9. Gráfico de sesgo en el conteo de bandas de crecimiento en vértebras por dos lectores.....	41
Figura 10. Porcentaje mensual de ocurrencia de bordes opacos e hialinos de <i>R. terraenovae</i>	42
Figura 11. Porcentaje mensual de incremento marginal de <i>R. terraenovae</i>	43

Figura 12. Estructura de edad de machos y hembras de <i>R. terraenovae</i>	44
Figura 13. Curva de crecimiento de <i>R. terraenovae</i> generada a partir del modelo de von Bertalanffy.....	45
Figura 14. Distribución mensual de machos y hembras de <i>S. tiburo</i>	47
Figura 15. Estructura de tallas de machos y hembras de <i>S. tiburo</i>	48
Figura 16. Relación entre el diámetro vertebral y la longitud total para sexos combinados de <i>R. terraenovae</i>	49
Figura 17. Porcentaje mensual de incremento marginal de <i>S. tiburo</i>	50
Figura 18. Porcentaje mensual de ocurrencia de bordes de <i>S. tiburo</i>	51
Figura 19. Promedio mensual de incremento marginal de <i>S. tiburo</i>	51
Figura 20 Estructura de edades de hembras y machos de <i>S. tiburo</i>	52
Figura 21. Curva de crecimiento de hembras y machos de <i>S. tiburo</i> generada a partir del modelo de Gompertz.....	53

RESUMEN

Los estudios de edad y crecimiento son necesarios para la evaluación de poblaciones sujetas a explotación pesquera. *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo* son las especies más frecuentes en las capturas de las pesquerías artesanales en el sureste del Golfo de México (GOM). Se estimó la edad y crecimiento de ambas especies mediante la lectura de bandas de crecimiento en vértebras de organismos con tallas entre 33.7 a 103.5 cm de longitud total (LT) para *R. terraenovae* y 28.2 a 112.1 cm de LT para *S. tiburo*. El índice de precisión (APE) y coeficiente de variación (CV) entre dos lectores fue de 9.1% y 6.44% para *R. terraenovae* y de 7.9% y 5.59% para *S. tiburo*. El análisis de borde y el de incremento marginal no mostraron un patrón definido en la formación de las bandas de crecimiento de las dos especies. Debido a que no se logró determinar la periodicidad de depositación, se supuso que era anual de acuerdo con otros estudios. Así, El modelo de Gompertz fue seleccionado mediante el criterio de información de Akaike para ambas especies. Los parámetros de crecimiento individual para sexos combinados de *R. terraenovae* fueron $L_{\infty} = 104.6$ cm, $k = 0.52/\text{años}$, $L_0 = 48$ cm, mientras que para las hembras de *S. tiburo* fueron $L_{\infty} = 113$ cm, $k = 0.49/\text{años}$, $L_0 = 39$ cm, y para los machos fueron $L_{\infty} = 83.6$ cm, $k = 0.79/\text{años}$, $L_0 = 40.2$ cm. El intervalo de edades para *R. terraenovae* fue de 0-7 años para ambos sexos, mientras que para *S. tiburo* fue de 0-8 años para hembras y de 0-5 años para machos. Este estudio es el primero que estima los parámetros de edad y crecimiento de ambas especies mediante la lectura de bandas de crecimiento en vértebras en el sureste del GOM, que servirán de base para evaluaciones poblacionales.

Palabras clave: enfoque multimodelo, elasmobranquios, crecimiento individual, validación, vértebras, conteo de bandas.

ABSTRACT

Age and growth studies are necessary for the population assessment of species under fishing exploitation. *Rhizoprionodon terraenovae* and *Sphyrna tiburo* are the most frequent species in catches by artisanal fisheries in the southeastern Gulf of Mexico (GOM). The age and growth of both species were estimated by reading growth bands in vertebrae of organisms with sizes between 33.7 to 103.5 cm total length (TL) for *R. terraenovae* and 28.2 to 112.1 cm TL for *S. tiburo*. The precision index (APE) and coefficient of variation (CV) between two readers were 9.1% and 6.44% for *R. terraenovae* and 7.9% and 5.59% for *S. tiburo*. The edge and the marginal increment analyses did not define the growth bands formation periodicity of the two species. Since it was not possible to determine that periodicity, it was assumed that it was annual for both species, according to other studies. The Gompertz model was selected using the Akaike information criterion for both species. Individual growth parameters for combined sexes of *R. terraenovae* were $L_{\infty} = 104.6$ cm, $k = 0.52/\text{year}$, $L_0 = 48$ cm, while for female *S. tiburo* they were $L_{\infty} = 113$ cm, $k = 0.49/\text{years}$, $L_0 = 39$ cm, and for males they were $L_{\infty} = 83.6$ cm, $k = 0.79/\text{years}$, $L_0 = 40.2$ cm. The age range for *R. terraenovae* was 0-7 years for both sexes, while for *S. tiburo* was 0-8 years for females and 0-5 years for males. This study is the first to estimate the age and growth parameters of both species by reading growth bands in vertebrae in the southeast of the GOM, which will serve as the basis for population assessments.

Keywords: multimodel approach, elasmobranch, individual growth, validation, vertebrae, band counting.

1. INTRODUCCIÓN

Los condricios son un grupo evolutivamente antiguo de peces cartilaginosos que incluye a los tiburones, rayas y quimeras. Sus características evolutivas les han permitido mantenerse exitosamente en una gran variedad de ecosistemas marinos durante alrededor de 400 millones de años (Musick 2005). Sin embargo, la mayoría de las especies tienen características de historia de vida (crecimiento lento, madurez tardía, fecundidad baja, entre otros) que los hacen vulnerables a las actividades humanas (Musick 2005), entre las que resaltan la pesca y degradación de hábitats costeros.

México ocupa el segundo lugar a nivel mundial en diversidad de condricios, con un registro de 214 especies, que representan el 17.3% de la diversidad mundial conocida (Del Moral-Flores *et al.* 2015). La producción pesquera de tiburones en México ocupa el octavo lugar, y el noveno en valor comercial, con una tasa de crecimiento anual de 3.28% en el periodo de 2010 a 2019, y un aumento en la producción de 29,775 t en 2010 a 41,723 t en 2019 (CONAPESCA 2019). En particular, en el litoral del Atlántico Mexicano se distribuyen 69 especies de tiburones (Del Moral-Flores *et al.*, 2016), de las cuales alrededor de 40 son capturadas por la pesquería artesanal (CONAPESCA-INP 2004).

En el Golfo de México (GOM) y Mar Caribe la captura de tiburón se ha desarrollado de forma artesanal, generando una derrama económica importante, que se refleja en un incremento de la infraestructura pesquera, y en la generación de empleos (Martínez-Cruz y Oviedo-Pérez 2014). *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo* son las especies con mayor representatividad en las capturas desde los años 80s en el sureste del GOM, aportando recientemente hasta el 67 y 21%, respectivamente, del total de organismos capturados (Pérez-Jiménez *et al.* 2012; Pérez-Jiménez y Méndez-Loeza 2015).

Rhizoprionodon terraenovae es un tiburón de talla pequeña, cuya longitud máxima es de alrededor de 110 cm de longitud total (LT) (Bowman *et al.* 2000). Se distribuye desde Canadá hasta Honduras, y es una de las especies más abundantes en el GOM (Compagno *et al.* 2006). Su reproducción es vivípara placentaria, con un ciclo de reproducción anual. Loefer y Sedberry (2003), mencionan que las especies del género *Rhizoprionodon*, a diferencia de los tiburones grandes como el toro (*Carcharhinus leucas*), tienen un crecimiento rápido y maduran a edades relativamente tempranas. De

acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), el estado de conservación global de la especie es “de Preocupación Menor” (Carlson *et al.* 2021)

Sphyrna tiburo también es un tiburón de talla pequeña que alcanza una longitud máxima de 150 cm de LT. Es una especie de hábitos costeros que se distribuye en aguas poco profundas del Océano Atlántico Occidental, desde Nueva Inglaterra hasta el sur de Brasil, incluyendo el GOM, así como en el este del Océano Pacífico, desde el sur de California hasta Perú. El estado de conservación global de la especie es “En Peligro” de acuerdo con la IUCN (Pollom *et al.* 2021).

Si bien las especies de tiburones pequeñas como *R. terraenovae* y *S. tiburo*, tienen una productividad biológica y tasa de incremento poblacional alta, así como un tiempo generacional bajo en comparación con especies de tiburones grandes (Lara-Mendoza 2020), lo que teóricamente las hace más resilientes a los impactos de la pesca, estudios como el de Bada-Sánchez *et al.* (2019) demostraron mediante el método de potencial reproductivo, que la población de *R. terraenovae* no se encuentra saludable en el sur del GOM. Además, Martínez-Candelas *et al.* (2020) sugirieron una disminución en la distribución de la especie en el sur del GOM.

Por su parte, Chi-Chan *et al.* (2021), determinaron que *S. tiburo* puede tener una alta vulnerabilidad ante los efectos antropogénicos, debido a sus preferencias de hábitat costeros, donde su distribución se traslapa con la de la flota artesanal del sureste del GOM. Debido a esta situación, surge la necesidad de estudiar los parámetros biológicos de ambas especies en esta región, entre los que destacan la edad y crecimiento, puesto que su determinación adecuada conduce a la evaluación de la salud del stock (Matta *et al.* 2017).

La determinación de la edad por medio de estructuras duras es de vital importancia en la ciencia pesquera, puesto que la información adecuada de la edad conduce a la estimación de otros procesos biológicos como el crecimiento, tasa de mortalidad, productividad, rendimiento por recluta; lo que sitúa a la edad como una de las variables biológicas más influyentes (Campana 2001; Goldman 2005). Estimaciones básicas, como la tasa de crecimiento individual, o análisis más complejos, como el de población virtual

(que analiza la población observable, en este caso la captura, para calcular el tamaño de la población total que produce esa captura), requieren de información de la edad (Lanssen y Mendeley 2001). Por ello, la estimación inadecuada de la edad puede desencadenar errores en las evaluaciones poblacionales de los recursos, que finalmente conducirían a su sobreexplotación.

Aunque para ambas especies se han realizado estudios de edad y crecimiento en el Norte del GOM y en la costa del Atlántico de Estados Unidos, algunos fueron realizados hace 20 años o más, aunado a que no existen estudios en el sureste del GOM. Además, el Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México (PANMCT) establece que las líneas de investigación deben estar orientadas a generar información sobre la historia de vida de las especies. Así mismo, uno de los objetivos específicos de su programa de investigación, es determinar aspectos de la biología reproductiva, edad, crecimiento, alimentación y genética poblacional (CONAPESCA-INP 2004).

Adicionalmente, el componente 3 del Plan de Manejo Pesquero de Tiburones y Rayas del GOM y Mar Caribe (DOF 2022) especifica que es necesario establecer un programa de investigación continuo, en el que se lleve a cabo un seguimiento de los aspectos biológicos, ecológicos, pesqueros y poblacionales de los tiburones y rayas en México, para determinar el estado actual de las poblaciones.

Por lo tanto, el presente estudio tiene como objetivo principal determinar la edad y estimar los valores de los parámetros de crecimiento del cazón de ley *R. terraenovae* y del cazón pech *S. tiburo* en el sureste del GOM, mediante lecturas de bandas en vertebras, que serán la base para la estimación de otros parámetros biológicos necesarios para la evaluación de estos recursos pesqueros.

2. ANTECEDENTES

2.1. Manejo pesquero

Diversas comunidades costeras se han dedicado al aprovechamiento comercial de los elasmobranchios (CONAPESCA 2017). Las pesquerías de tiburones y rayas generan una derrama económica importante para el país, además de que son fuente de empleo y alimento para la población. Por lo tanto, es necesario su manejo sustentable para garantizar una pesquería saludable a largo plazo (CONAPESCA-INP 2004). Para ello, en México se cuenta con distintas medidas de manejo, así como de fuentes de información, las cuales se presentan a continuación.

En 1993, la Secretaría de Pesca, con base en estudios e información generada por el Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA), decretó no incrementar el esfuerzo pesquero, para que a partir de entonces no se expidieran más permisos de pesca de tiburón, a excepción de la renovación de los existentes (DOF 2000).

En el año 2000, se publicó en el Diario Oficial de la Federación (DOF) el Acuerdo por el que se aprueba la Carta Nacional Pesquera (CNP), que contiene el inventario de los recursos pesqueros que se encuentran en áreas de jurisdicción federal. Dicho documento contiene información sobre las zonas de captura de tiburones del GOM y Mar Caribe, las unidades de pesca permitidas, especies objetivo y asociadas a esta pesquería, estrategias y recomendaciones de manejo, así como los indicadores sobre la disponibilidad y conservación de los recursos. La CNP, es un instrumento de carácter informativo para los sectores productivos, además de ser vinculante en la toma de decisiones de la autoridad pesquera en materia de implementación de instrumentos y medidas para el control del esfuerzo pesquero. Es importante mencionar que la pesquería de tiburones en el GOM actualmente se encuentra bajo el estado de aprovechada al máximo sustentable en la CNP publicada recientemente (DOF 2022).

En el año 2004, siguiendo las recomendaciones emitidas por la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación (FAO), la Comisión Nacional de Acuicultura y

Pesca (CONAPESCA), junto con el INAPESCA, publicaron el PANMCT, posicionando a México como el primer país de Latinoamérica en publicar un plan para la ordenación y el aprovechamiento sostenible de los tiburones y rayas en aguas nacionales. El PANMCT tiene como objetivo principal asegurar la ordenación y conservación a largo plazo de los tiburones, rayas y especies afines.

Además de las medidas antes mencionadas, en febrero del 2007 se publicó en el DOF la Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas, Especificaciones para su aprovechamiento. La cual tiene el propósito de inducir el aprovechamiento sostenible de los tiburones y rayas, así como contribuir a la conservación y protección de elasmobranquios y otras especies que son capturadas incidentalmente. Para ello, en la norma se incluyen las artes y equipos de pesca permitidos y no permitidos, se prohíbe el aleteo, especifican zonas y temporadas en las que no es posible realizar capturas, así como las obligaciones a las que están sujetos los permisionarios y capitanes de embarcaciones. Cabe mencionar que esta norma es de carácter obligatorio para permisionarios y concesionarios de pesca dirigida de tiburones y rayas, así como para quienes los capturan de manera incidental (DOF 2007).

Otra de las medidas de manejo fue la veda temporal para los tiburones del GOM, que tiene como finalidad resguardar los procesos de reproducción y reclutamiento de las especies. En el litoral del GOM y Mar Caribe el período de veda inicia a partir del 1 de mayo al 30 de junio para los estados de Tamaulipas, Veracruz y Quintana Roo, mientras que para Tabasco, Campeche y Yucatán está vigente del 15 de mayo al 15 de junio y del 1 al 29 de agosto (DOF 2014).

Finalmente, en junio de 2022, se publicó en el DOF el acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de Tiburones y Rayas del Golfo de México y Mar Caribe, cuyo objetivo principal es alcanzar la sustentabilidad de la pesca de tiburones y rayas en el GOM y Mar Caribe. Para ello, el plan de manejo pesquero contiene 113 acciones que se agrupan en 24 líneas y 4 componentes, los cuales están encaminados a alcanzar la sustentabilidad de la pesquería, la cual debe ser “socialmente aceptable,

económicamente viable, ambientalmente amigable, políticamente factible y en un contexto de equidad social para la presente y futuras generaciones” (DOF 2022).

2.2. Estudios de edad y crecimiento

Actualmente la gran mayoría de los estudios de edad y crecimiento en elasmobranchios se basan en la descripción de las bandas de crecimiento en vértebras. Debido a que estas estructuras experimentan un proceso continuo de deposición de calcio, donde además no existe evidencia de reabsorción o modificación, son adecuadas para la estimación de la edad y descripción del crecimiento de los organismos, además de que es un método relativamente rápido, simple y económico, comparado con otros como el marcaje y recaptura, o la bomba de radio-carbono (Cailliet y Goldman 2004). Aunado a esto, el avance tecnológico permite tomar imágenes en alta resolución de las vértebras, así como de mejorar las imágenes cambiando el color, contraste o la iluminación, lo que permite distinguir mejor las bandas de crecimiento y por ende realizar conteos y estimaciones de edad con mayor certidumbre (Campana 2014).

Los métodos comúnmente utilizados para la verificación, es decir, la consistencia en la interpretación de la edad mediante la repetitividad de un conteo numérico, así como la concordancia entre conteos, son el porcentaje de error promedio, índice de precisión, porcentaje de acuerdo, además de los gráficos de sesgo. Mientras que, para la validación, que consiste en determinar con que temporalidad se depositan las marcas de crecimiento, se utiliza el análisis de incremento marginal. Otro método es el cálculo del porcentaje temporal de bandas opacas y hialinas en los bordes de las vértebras. Además de esos dos métodos de validación, existen otros más complejos como la liberación y recaptura de organismos de edad conocida, la bomba de radio carbono, marcaje y recaptura, donde a los organismos se les aplica algún tipo de marca química, generalmente oxitetraciclina, así como la cría en cautiverio (Cailliet y Goldman 2004).

2.3 Cazón de ley o tutzún (*Rhizoprionodon terraenovae*)

2.3.1 Estudios genéticos

Heist *et al.* (1996) compararon el stock genético de *R. terraenovae* del Atlántico de Estados Unidos, correspondientes a las costas de Virginia, así como del GOM en las costas de Texas y Veracruz. En dicho estudio no encontraron diferencias genéticas significativas entre los organismos de las tres regiones, lo que indica que existe un flujo genético entre los del GOM y el Atlántico de Estados Unidos, por lo que no se puede descartar que esta sea una sola población.

2.3.2 Edad, crecimiento y edad de madurez

Entre los estudios de edad y crecimiento realizados para *R. terraenovae* se encuentran el de Parsons (1985), quien mediante la lectura de bandas de crecimiento en vértebras determinó la edad y las tasas de crecimiento para la especie en el centro-norte del GOM mediante el modelo de von Bertalanffy.

Por su parte, Branstetter (1987), determinó los parámetros de edad y crecimiento de *R. terraenovae* con el modelo de von Bertalanffy, mediante el marcaje con oxitetraciclina (OTC) en organismos capturados en la Bahía de Galveston y posteriormente mantenidos en cautiverio. Estimó una edad máxima aproximada de 8 a 10 años, así como una edad de madurez de alrededor de 5 años para hembras y 4 para machos.

Loefer y Sedberry (2003) estimaron la edad y crecimiento de *R. terraenovae* de organismos capturados desde Virginia hasta el norte de Florida mediante la lectura de bandas de crecimiento y con el uso del modelo de crecimiento de von Bertalanffy. Además, estimaron la edad de madurez para machos y hembras en 3 años, así como una edad máxima de 11 años.

De igual forma, Carlson y Baremore (2003), reexaminaron los parámetros biológicos de *R. terraenovae* en el norte del GOM, con el fin de probar posibles cambios

debido a respuestas dependientes de la densidad. Para ello, durante 1998-2001 colectaron datos biológicos de la especie, y los compararon con los publicados por Branstetter (1987). Dentro de las principales diferencias, encontraron una disminución en la L_{∞} , además de que la edad de madurez pasó de 2.3 años en 1980 a 1.4 años en 1998-2001. Los autores sugieren que la disminución observada en la madurez, y el aumento de la tasa de crecimiento respaldan la hipótesis de que el mecanismo para controlar la denso-dependencia de la especie es aumentar la tasa de crecimiento, que a su vez induce a una disminución del tamaño y edad de madurez, aunque no pudieron determinar completamente si la respuesta se debió a diferencias metodológicas, influencias antropogénicas o causas naturales.

Por otra parte, SEDAR (2007), determinó los parámetros de historia de vida incluidos la edad y crecimiento de *R. terraenovae* en el norte del GOM y el sur del Atlántico de Estados Unidos. Los parámetros de crecimiento de la especie fueron estimados mediante la ecuación de von Bertalanffy, donde se encontraron diferencias significativas en el crecimiento entre los organismos de las áreas estudiadas. Las edades máximas en machos observadas mediante el conteo de bandas de crecimiento vertebrales fueron 6.5 y 9.8, mientras que las edades máximas en hembras fueron de 9.5 y 11.4 años para organismos del GOM y el Atlántico sur de Estados Unidos, respectivamente. De igual forma, la edad media de madurez fue de 1.6 y 2 años para hembras, y 1.3 y 2.6 años para machos del GOM y Atlántico sur de Estados Unidos, respectivamente, lo que muestra claras diferencias en los parámetros biológicos entre regiones. Así mismo, el estudio menciona que, aunque no existen diferencias genéticas entre los organismos del GOM y el Atlántico, debido a las diferencias en los parámetros del ciclo de vida estas deben ser consideradas como stocks diferentes.

Además de los estudios de edad y crecimiento realizados para *R. terraenovae*, se han llevado a cabo otros para especies del género como *R. taylori*, *R. lalandii*, *R. porosus* y *R. acutus* a través del conteo de bandas en vértebras y el uso de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy y Gompertz, lo que permite comparar el crecimiento de *R. terraenovae* respecto a las otras especies en diferentes regiones (tabla 1).

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de las especies de *Rhizoprionodon* reportadas en la literatura.

H, hembra; M, macho; * longitud precaudal; VBGF, modelo de crecimiento de von Bertalanffy; GGF, modelo de crecimiento de Gompertz; CB, conteo de bandas de crecimiento en vértebras; OTC; marcaje con oxitetraciclina.

Especies	Sexo	L_{∞} (cm)	k /años	L_0 (cm)	t_0 (años)	Modelo	Método	Región	Autores
<i>R. taylori</i>	H	73.3	1.01		0.45	VBGF	CB	Norte de Queensland, Australia	Simpfendorfer (1993)
	M	65.2	1.34		0.41				
	H	63.8	0.53	34.9		VBGF		Golfo de Papúa	Baje <i>et al.</i> (2018)
	M	50.4	1.01	34.6					
<i>R. lalandii</i>		78.1	0.3		-1.46	VBGF	CB	Norte de Brasil	Lessa <i>et al.</i> (2009)
	H	75.2	0.59		-1.37	VBGF	CB	Sureste de Brasil	Corosso <i>et al.</i> (2020)
	M	66.2	1.14		-0.82				
<i>R. porosus</i>		113	0.17		-1.75	VBGF	CB	Norte de Brasil	Lessa <i>et al.</i> (2009)
<i>R. acutus</i>	H	139.5	0.17	0.86		GGF	CB	Costa de Senegal	Ba <i>et al.</i> (2015)
	M	126.5	0.18	0.82					
<i>R. terraenovae</i>		92.5	0.45		-2.01	VBGF	CB	Centro norte del GOM	Parsons (1985)
		108	0.36		-0.98	VBGF	OTC	Bahía de Galveston	Branstetter (1987)
	H	95.6	0.63		-1.03	VBGF	CB	Norte del GOM	Carlson y Baremore (2003)
	M	91.9	0.85		-0.73				
	H	74.9*	0.49		-0.91	VBGF	CB	Virginia al norte de Florida	Loefer y Sedberry (2003)
M	74.5*	0.5		-0.94					

H	80.8*	0.63		-1.01				
M	77.8*	0.86		-0.72			Norte del GOM	
H	81.9*	0.48		-0.99	VBGF		Sur del océano	SEDAR (2007)
M	81.3	0.50		-0.94			Atlántico	
H	106.6	0.51	45.4					
M	101.5	0.57	47.9		GGF	CB	Sureste del GOM	Presente estudio

2.3.3 Análisis demográficos

Cortés (1995), realizó un estudio para *R. terraenovae* en el GOM, incorporando datos existentes de edad y crecimiento estimados por Branstetter (1987) para el norte del GOM, así como datos disponibles de edad de madurez, fecundidad, reproducción y mortalidad; simuló tres escenarios variando la supervivencia, donde en el mejor de estos obtuvo una tasa instantánea de recambio poblacional (r) de 0.044 año^{-1} ; tasa neta de reproducción (R_0) de 1.248, un tiempo generacional (G) de 5.8 años, y una tasa finita de incremento poblacional (λ) de 1.045 año^{-1} . Los resultados del estudio mostraron que la población de *R. terraenovae* en la región puede ser muy vulnerable a la presión pesquera, puesto que el valor de λ es mucho menor al estimado para las especies costeras pequeñas utilizado para desarrollar el Plan Federal de Manejo (FMP por sus siglas en inglés) para tiburones del océano Atlántico ($\lambda = 1.91$).

De igual forma, Márquez-Farías y Castillo-Géniz (1998) estimaron parámetros demográficos para *R. terraenovae* en el sureste del GOM bajo un escenario de mortalidad natural, y otro incorporando mortalidad por pesca, para lo cual colectaron datos pesqueros, de estructura de tallas, madurez y reproducción de la región. Sin embargo, debido a la falta de estudios regionales, los autores emplearon los parámetros de edad y crecimiento reportados por Branstetter (1987) para el norte del GOM. En los resultados bajo un escenario de solo mortalidad natural obtuvieron una $R_0 = 1.26$, $G = 5.89$ años, $r = 0.041$ y $\lambda = 1.04 \text{ año}^{-1}$. Estos resultados indicaron que la población estaría aumentando un 4.1% anual, y duplicándose (t_{x2}) cada 17.42 años. Bajo un escenario de explotación, los resultados fueron: $R_0 = 0.443$, $G = 4.85$, $r = -0.17$ y $t_{x2} = -4.13$ y $\lambda = 0.85$, lo que indicó que *R. terraenovae* es vulnerable a la presión pesquera. Es importante señalar que los autores mencionaron que es necesario generar información regional para una evaluación poblacional con mayor certidumbre, puesto que, al existir diferencias en los parámetros biológicos para la especie entre regiones, no es recomendable el uso de estos

Uno de los estudios demográficos más recientes para la especie en el sureste del GOM es el de Lara-Mendoza (2020), quien de manera preliminar determinó los parámetros demográficos bajo un escenario de no explotación (incorporando solamente la mortalidad natural). Los resultados mostraron una $R_0 = 4.90$, $G = 5.76$, $r = 0.30$, $t_{x2} =$

2.34 y $\lambda = 2.34$ años. Lo anterior indicó que la población de *R. terraenovae* es capaz de aumentar rápidamente sin la presión por pesca; sin embargo, dado que esta es una de las especies más abundantes en la captura de tiburones en el sureste del GOM, es necesario generar escenarios considerando diferentes niveles de explotación pesquera.

2.3.4 Evaluaciones poblacionales cuantitativas y semicuantitativas

Bada-Sánchez *et al.* (2019), evaluaron los indicadores de la pesquería de *R. terraenovae* en el sureste del GOM, donde determinaron que las tasas de mortalidad variaron de 0.26 en 2011 a 0.44 en 2016, con un decremento a 0.28 en 2017, así como tasas de explotación entre 0.23 y 0.36. Los autores mencionaron que la población de *R. terraenovae* del sureste del GOM no se encuentra saludable, de acuerdo con los valores de los indicadores pesqueros obtenidos. Para su estudio, utilizaron datos de edad y crecimiento estimados para la especie en el norte de Florida, lo que genera cierta incertidumbre en sus resultados. Lo anterior resalta la importancia del presente estudio.

Lara-Mendoza (2020) estableció puntos de referencia pesquera y biológica para *R. terraenovae* en el sureste del GOM, donde encontró que durante 2016-2019, la talla promedio de captura se ha mantenido por debajo de la talla de madurez de la especie (79.15 y 82.35 cm LT para hembras y machos, respectivamente), sin embargo, indicadores de abundancia relativa como la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y las tallas promedio registradas durante el mismo periodo sugieren que la pesquería se ha mantenido estable y sin cambios en su estructura. Esto se ve respaldado por los resultados del Análisis de Productividad y Susceptibilidad (PSA) realizado en el mismo estudio. El PSA es un método semi-cuantitativo que incorpora la mejor información disponible sobre la biología y pesquería de una especie, utilizado para pesquerías con pocos datos, mediante el cual se puede estimar la vulnerabilidad, como, por ejemplo, el riesgo a la sobreexplotación. Dicho análisis determinó que, si bien la especie tiene una susceptibilidad de captura alta ($SC = 1.9$), también tiene una productividad biológica alta ($PB = 2$), y una vulnerabilidad ($V = 1.4$) baja lo que la sitúa como una especie con un riesgo bajo ante efectos de la pesca.

Por su parte, Martínez-Candelas *et al.* (2020) evaluaron los cambios en la vulnerabilidad de 11 especies de tiburones en Campeche, sureste del GOM, entre las que incluyeron a *R. terraenovae*, en tres períodos históricos de la pesquería de tiburón (1. Comercio local, 2. Desarrollo de la industria, 3. Declive de la industria), los cuales fueron definidos por el grado de desarrollo de la pesquería considerando el esfuerzo de pesca, el tipo de artes de pesca y las embarcaciones utilizadas. La vulnerabilidad para las especies en cada período de tiempo la estimaron mediante el PSA, en el que incluyeron información biológica y pesquera disponible. Entre las especies estudiadas, *R. terraenovae* fue la única especie que mostró una vulnerabilidad baja ($V < 1.8$) durante los tres períodos estudiados.

2.3.5 Estado de conservación global en la IUCN

En el año 2019, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), ubicó a *R. terraenovae* en la categoría de preocupación menor (Carlson *et al.* 2021). Los resultados de su análisis mostraron un incremento anual global del 1.1%, combinando la información de todas las series temporales de *R. terraenovae* en un modelo global. En general no se encontró información de que la población esté disminuyendo, ni se tienen indicios de que esto pueda ocurrir; debido a lo anterior, se encuentra en la categoría antes mencionada. Sin embargo, no en todas las regiones donde la especie ha sido evaluada se ha registrado un incremento poblacional. Los datos utilizados corresponden a evaluaciones previas en el Atlántico noroccidental y una evaluación poblacional del Atlántico sur y el GOM (Carlson *et al.*, 2021).

2.3.6 Recuento de los antecedentes sobre *R. terraenovae*

Los parámetros de edad y crecimiento existentes de *R. terraenovae* han sido incorporado en distintos análisis demográficos y evaluaciones biológico-pesqueras en el norte, centro y sureste del GOM, sin embargo, los estudios previos mencionados muestran que existen diferencias espaciotemporales en dichos parámetros, por lo que el uso de estos puede derivar en estimaciones imprecisas del estado de las poblaciones.

Por lo tanto, el presente estudio aportará información actualizada de edad y crecimiento de *R. terraenovae*, que servirá de base para la estimación del estado de la población en el sureste del GOM.

2.4 Cazón pech o cabeza de pala (*Sphyrna tiburo*)

2.4.1 Estudios genéticos

Díaz-Jaimes *et al.* (2013) compararon el stock genético de dos poblaciones de *S. tiburo* (una del Atlántico y otra del GOM). Los muestreos para la región del Atlántico comprendieron las costas de Georgia-Florida, mientras que para la región del GOM los muestreos se realizaron en las Bahías de Tampa, puerto de Charlotte y aguas adyacentes al este de Florida (norte del GOM). Derivado del estudio, encontraron una diversidad de haplotipos elevada entre las poblaciones, además de que observaron un flujo genético restringido entre ambas regiones, por lo que hubo diferencias genéticas significativas, lo que sugiere que las poblaciones del GOM y las del Atlántico son genéticamente diferentes.

Otros análisis genéticos que aportaron información relevante sobre las diferencias genéticas de *S. tiburo* son los de Escatel-Luna *et al.* (2015) y Díaz-Jaimes *et al.* (2020). Los autores encontraron diferencias genéticas muy marcadas entre organismos del Atlántico norte de Florida, costa de Florida correspondiente al GOM y sureste del GOM. Es importante mencionar que las muestras del sureste del GOM de ambos estudios fueron obtenidas en los estados de Tabasco y Campeche. Escatel-Luna *et al.* (2015) encontraron diferencias significativas, aunque no tan marcadas, incluso entre organismos de regiones cercanas, como aquellos que se encuentran en la costa de Florida correspondiente al GOM, mientras que Díaz-Jaimes *et al.* (2020) mencionaron que la estructura genética de los organismos es diferente para cada una de las tres regiones y atribuyeron estas diferencias a una capacidad limitada de la especie para realizar migraciones largas. Esta conectividad limitada puede haber generado incluso historias evolutivas y adaptaciones específicas por región. Por lo tanto, se requiere generar

información biológica para la especie en el sureste del GOM para conocer estas diferencias y finalmente evaluar adecuadamente las poblaciones de esta especie y adoptar las medidas de manejo pesquero necesarias.

2.4.2 Edad, crecimiento y edad de madurez

Parsons (1993) realizó un estudio de edad y crecimiento, en el que mediante marcaje-recaptura comparó el crecimiento de las poblaciones de *S. tiburo* en las Bahías de Tampa y Florida. El autor determinó un patrón de formación anual de bandas de crecimiento para esta especie, además de estimar los parámetros de crecimiento mediante el modelo de von Bertalanffy. A pesar tratarse de dos regiones relativamente cercanas, encontró diferencias significativas en la longitud máxima alcanzada por las hembras. Así mismo, el autor mencionó que los organismos que habitan en aguas templadas/cálidas (por ejemplo, en el norte y sur del GOM) pueden tener características de historia de vida más cortas y de crecimiento rápido que aquellas que habitan en aguas frías (por ejemplo, en el Atlántico norte). Los parámetros de crecimiento estimados de este y los estudios presentados a continuación se resumen en la tabla 2.

Carlson y Parsons (1997), mediante el conteo de bandas de crecimiento y el uso del modelo de von Bertalanffy, determinaron la edad y los parámetros de crecimiento de *S. tiburo* en el noreste de Florida, entre las bahías de Tampa y Noreste de Florida. Estimaron edades máximas de 12 años para las hembras, así como de 8 años para los machos. Los autores compararon el crecimiento de *S. tiburo* entre regiones, donde encontraron diferencias en el crecimiento de hembras y machos entre el noreste de Florida y Bahía de Tampa, y el noreste de Florida y Bahía de Florida, así como entre la Bahía de Tampa y la Bahía de Florida. De igual forma, señalaron que las tallas de los organismos incrementan significativamente con la latitud, por lo que es de esperarse que existan diferencias en la edad y los parámetros de crecimiento de la especie en el sureste del GOM.

Por otro lado, Lombardi-Carlson *et al.* (2003) analizaron los parámetros de la historia de vida de *S. tiburo* con el fin de comprobar diferencias latitudinales entre organismos del noreste de Florida y las bahías de Tampa y Florida. Los autores

reportaron que los organismos más grandes fueron los de la Bahía Florida (139.8 y 100.7 cm LT para hembras y machos, respectivamente). De igual forma, los organismos de la Bahía de Florida alcanzaron la madurez a tallas más grandes en comparación con los del noreste de Florida y la Bahía de Tampa (94.4 y 83 cm LT para hembras y machos, respectivamente), así como una edad de madurez más grande (4 y 3 años) para hembras y machos. Comprobaron que el tamaño y edad de madurez de los organismos aumentaron con la latitud. Este estudio respalda la evidencia de la existencia de un patrón de variación latitudinal en el tamaño de los adultos de ambos sexos en el este del GOM

Por su parte, Frazier *et al.* (2013), estimaron los parámetros de edad y crecimiento para la especie en el sureste del Atlántico de Estados Unidos, mediante el conteo de bandas de crecimiento. Los parámetros de crecimiento fueron estimados mediante la ecuación de von Bertalanffy. Validaron la periodicidad de formación de las bandas de crecimiento mediante la captura y recaptura de 13 organismos inyectados con oxitetraciclina, encontrando una periodicidad anual. Además, encontraron diferencias significativas entre los parámetros estimados en su estudio y los reportados previamente por Lombardi (2007) en el GOM. En general, los organismos del Atlántico alcanzaron tallas máximas más grandes, así como longitudes de madurez mayores que los del GOM. De igual forma, los organismos del Atlántico tuvieron constantes de crecimiento más lentas y alcanzaron longitudes asintóticas más grandes.

Frazier *et al.* (2014), determinaron la edad y estimaron los parámetros de crecimiento y madurez de *S. tiburo* en el suroeste del Océano Atlántico mediante el conteo de bandas de crecimiento en vértebras. Determinaron un periodo anual de formación de bandas de crecimiento. La edad de madurez estimada para hembras fue de 6.7 años, mientras que para los machos fue de 3.9 años. Los autores sugirieron que para la región de estudio la especie presentó un crecimiento más lento, madurez más tardía, y tiene una mayor longevidad que las poblaciones de *S. tiburo* del este del GOM.

Tabla 2. Parámetros de crecimiento de *Sphyrna tiburo* reportadas en la literatura.

H, hembra; M, macho; * longitud precaudal; VBGF, modelo de crecimiento de von Bertalanffy; GGF, modelo de crecimiento de Gompertz; CB, conteo de bandas de crecimiento en vértebras; OTC; marcaje con oxitetraciclina

Sexo	L_{∞} (cm)	k /años	L_0 (cm)	t_0 (años)	Modelo	Método	Región	Autores
H	115	0.34		-1.1			Bahía de Tampa	
M	88.8	0.58		-0.77	VBGF	OTC	Bahía de Florida	Parsons (1993)
H	103.3	0.37		-0.6				
M	81.5	0.5		-0.64				
H	122.6	0.28		-0.04	VBGF	CB	Noreste de Florida	Carlson y Parsons (1997)
M	89.7	0.69		-0.79				
H	103.2*	0.18		-1.75	VBGF	OTC	Sureste del Atlántico Estadouniense	Frazier <i>et al.</i> (2013)
M	77.8*	0.3		-1.5				
H	103.6*	0.18		-1.64	VBGF	CB	Suroeste Atlántico Estadounidense	Frazier <i>et al.</i> (2014)
M	78.2*	0.29		-1.43				
H	113	0.49	39		GGF	CB	Sureste del GDM	Presente estudio
M	83.6	0.8	40.2					

2.4.3 Análisis demográficos

Márquez-Farías *et al.* (1998) realizaron análisis demográficos para *S. tiburo* en el sureste del GOM, utilizando la información disponible de fecundidad, mortalidad (natural, por pesca y total), edad de primera captura, además de los parámetros de crecimiento, y longevidad estimados previamente para organismos del norte del GOM por Parsons (1993), bajo el supuesto de que son similares a los de los organismos del sureste del GOM. Realizaron simulaciones en condiciones naturales, y posteriormente variaron parámetros como la edad de primera captura e incorporaron valores de mortalidad por pesca. Los resultados mostraron que en condiciones naturales la población es capaz de incrementar 32.75% al año, y es capaz de duplicarse cada dos años. Bajo condiciones de explotación, el crecimiento de la población puede ser entre 15.6 y 27.03% al año. La especie puede ser capturada con valores de F (mortalidad por pesca) ≤ 0.35 , obteniéndose valores de $R_0 > 1$. De acuerdo con dicho estudio, *S. tiburo* estaba siendo fuertemente explotada, aunque la población se encontraba saludable y estable, sin embargo, era necesario contar series de tiempo amplias de captura y esfuerzo para corroborarlo. Adicionalmente, se requieren parámetros de edad y crecimiento regionales para reducir la incertidumbre en las estimaciones.

Recientemente, Lara-Mendoza (2020) realizó una estimación preliminar de la demografía de *S. tiburo* en el sureste del GOM bajo condiciones naturales, considerando solo el efecto de la mortalidad natural. Para ello utilizó información biológica recabada durante 2016-2019, incorporando al análisis datos de fecundidad, madurez, y edad media de madurez, donde obtuvo $R_0 = 11.49$, $G = 5.07$, $r = 0.58$, $t_{x2} = 1.19$ y $\lambda = 1.79$ años. Los resultados del análisis mostraron que *S. tiburo* es una especie altamente productiva, lo que podría explicar el por qué la población de la región ha mantenido una pesquería a pesar de estar sujeta a la presión pesquera desde hace varias décadas.

2.4.4 Evaluaciones poblacionales cuantitativas y semicuantitativas

SEDAR (2007), determinó que *S. tiburo* no estaba sujeta a sobrepesca, de acuerdo con los resultados de una evaluación del stock realizada en 2002 en el Atlántico de Estados Unidos, para la cual requirieron la incorporación de modelos estructurados por talla-edad. En el reporte se mencionó que solamente se incorporó información disponible para el norte del GOM y Atlántico de Estados Unidos, debido a la falta de estudios en el sureste del GOM, lo que nuevamente resalta la importancia de llevar a cabo el presente estudio. De igual forma, SEDAR (2007), reportó que no existe evidencia de que haya un intercambio de individuos entre las poblaciones de *S. tiburo* del GOM y el Atlántico, lo que puede influir en el crecimiento de estas entre regiones, debido a las diferencias ambientales.

Otro de los estudios dirigidos a determinar la vulnerabilidad de la especie ante la pesca es el de Medina-Guzmán (2020), quien realizó un PSA, para varias especies de tiburones en el sureste del GOM, entre los que incluyó a *S. tiburo*. La especie presentó una productividad biológica ($PB= 2$), una susceptibilidad de captura ($SC= 1.9$) y una vulnerabilidad ($V= 1.7$) lo que sitúa a la especie en una categoría de riesgo bajo ante los efectos de diferentes artes de pesca.

De igual forma, Martínez-Candelas *et al.* (2020) evaluaron recientemente los cambios en la vulnerabilidad de 11 especies de tiburones en Campeche, sureste del GOM, incluida *S. tiburo*. Al igual que con *R. terraenovae* el análisis se hizo para los tres períodos históricos por los que atravesó la pesquería de tiburón, estimando la vulnerabilidad de la especie mediante un PSA en el que incluyeron información biológica y pesquera disponible para la especie. Los resultados del análisis mostraron que *S. tiburo* tuvo una vulnerabilidad baja ($V = 1.5$) en el período de comercio local (1940-1979), moderada ($V = 1.8$) durante el desarrollo de la industria (1980-1998) y baja ($V = 1.7$) en el declive de la industria (1999-2018). El estudio indicó que *S. tiburo* es más vulnerable ante los efectos de la pesca, debido a que los hábitos costeros de la especie la hacen más susceptible a las capturas. Así mismo, los autores mencionan que algunos pescadores han notado cambios en las capturas de la especie, donde se ha vuelto menos común en algunas áreas. Además, de que está más expuesta a los efectos combinados

de la pesca y degradación de hábitat debido a sus hábitos costeros, ya que todo su ciclo de vida se desarrolla cerca de la costa, donde su distribución se traslapa con la de diferentes pesquerías artesanales que operan en el sureste del GOM (Chi-Chan *et al.* 2021).

2.4.5 Estatus en la IUCN

Sphyrna tiburo se encuentra en la categoría global de En Peligro de acuerdo con los resultados de la última evaluación realizada para la especie (Pollom *et al.*, 2019), debido a que se ha reportado una disminución drástica en la mayor parte de su distribución. Sin embargo, debido a los esfuerzos de regulación pesquera en Estados Unidos, México y Bahamas esta especie se encuentra estable en esas regiones, mientras que en el Caribe Colombiano los avistamientos son escasos, y en Brasil ha sido declarada como regionalmente extinta frente a las Costas de rio de Janeiro, colapsada en São Paulo y vulnerable en el estado de Espírito Santo debido a la sobrepesca. Combinando toda la información disponible se infiere que la población global ha decrecido en un 50 a 79% durante las últimas tres generaciones (36 años) debido a los niveles de pesca que ha experimentado, así como por la degradación del hábitat, lo que la sitúa en peligro (Pollom *et al.* 2021).

2.4.6 Recuento de antecedentes sobre *S. tiburo*

La información de edad y crecimiento, estudios genéticos y de biología reproductiva mencionados anteriormente, indican claras diferencias regionales en los parámetros biológicos de la especie. Sin embargo, esta información se ha utilizado en análisis demográficos para *S. tiburo* en el sureste del GOM. Las diferencias en las características de historia de vida como la fecundidad, talla de madurez, así como de edad y crecimiento pueden tener efectos significativos en la estimación del potencial de recuperación de una especie, sobre todo para aquellas que son aprovechadas por la pesca (Driggers *et al.* 2020), por lo que es necesario generar información biológica y pesquera a nivel regional. El presente estudio aportará información actualizada de edad

y crecimiento de *S. tiburo* en el sureste del GOM, que servirá de base para la estimación del estado de la población y la toma de decisiones para el manejo.

2.5 Enfoque multimodelo en estudios de edad y crecimiento

La descripción del crecimiento de los elasmobranquios es necesaria para poder evaluar las poblaciones y por consiguiente para el manejo pesquero de estas (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014). Así, el uso de múltiples modelos en la estimación de los parámetros de crecimiento permite obtener resultados más robustos, ya que se puede elegir entre modelos considerando el principio de parsimonia y la bondad de ajuste de estos (Katsanevakis y Maravelias 2008). El enfoque multimodelo permite que la estimación de los parámetros sea lo más adecuada posible, ya que se elige el modelo que mejor se ajusta a los datos mediante el criterio de información de Akaike, y no se asume previamente un modelo como “absoluto” (Katsanevakis 2006; Katsanevakis y Maravelias 2008).

El modelo de von Bertalanffy se ha utilizado ampliamente para describir el crecimiento en elasmobranquios. Una de las razones por las que este modelo ha sido tan utilizado se debe a que se basa en que la talla de un organismo depende del anabolismo y el catabolismo (Haddon 2001). Sin embargo, debido a la diversidad de tamaños y de características de historia de vida de los elasmobranquios, ese modelo no siempre es el que describe el crecimiento de la mejor manera, además de que se ha demostrado que funciona mejor para especies longevas y de crecimiento lento (Katsanevakis y Maravelias 2008; Kwang-Ming 2021).

Adicionalmente, dicho modelo presenta dificultades para describir el crecimiento a edades tempranas (Smart 2021). Es por ello por lo que Katsanevakis (2006), recomienda el uso de múltiples modelos para estimar los parámetros de crecimiento. Por ejemplo, modelos como el de Gompertz, proporcionan un mejor ajuste para especies pequeñas de elasmobranquios (Smart 2021; Kwang-Ming 2021), debido a que, si bien al igual que el modelo de von Bertalanffy es de tipo asintótico, éste no asume una edad cero (t_0), sino una L_0 .

3. JUSTIFICACIÓN

En México, más del 90% de la producción pesquera de elasmobranquios se destina al consumo humano, generando una derrama económica que posiciona a la pesquería en el noveno lugar en cuanto a valor comercial. De las 40 especies de elasmobranquios capturadas, *R. terraenovae* y *S. tiburo* son de las que tienen mayor importancia pesquera en la región sureste del GOM, puesto que aportan gran parte de las capturas en los estados de Tabasco y Campeche. A pesar de que existen estudios de edad y crecimiento para ambas especies, estos se han realizado en el Atlántico de Estados Unidos, así como a la región norte del GOM. La importancia de los estudios de edad radica en que son la base para la determinación de otros parámetros biológicos necesarios para evaluaciones poblacionales en las que se requieran datos de historia de vida de los organismos. Debido a las diferencias regionales en los parámetros biológicos, es necesario realizar estudios en aguas mexicanas, que proporcionen la información necesaria para una evaluación robusta del estatus de ambas especies. Por lo tanto, el presente trabajo es el primero que determina la edad y los parámetros de crecimiento individual de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en el sureste del GOM mediante el conteo de bandas en vértebras y el ajuste de varios modelos. Además, este estudio atiende algunas de las directrices y objetivos del Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones y Rayas en México, así como con el componente 3 del Plan de Manejo Pesquero de Tiburones y Rayas del GOM y Mar Caribe.

4. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuáles son la edad y los valores de los parámetros de crecimiento de *R. terraenovae* y *S. tiburo* del sureste del GOM?

¿Difieren la edad y los valores de los parámetros de crecimiento con los estimados en otras regiones para estas especies?

5. HIPÓTESIS

Las vértebras de *R. terraenovae* y *S. tiburo* del sureste del GOM son estructuras duras adecuadas para la determinación de la edad y estimación de los parámetros de crecimiento de ambas especies. Además, se espera que la edad y los parámetros de crecimiento de *R. terraenovae* y *S. tiburo* del sureste del GOM, sean diferentes a los reportados anteriormente para las mismas especies en el norte del GOM, debido a las diferencias ambientales marcadas entre ambas regiones, y en el caso de *S. tiburo*, también debido a la estructura genética determinada en previos estudios.

6. OBJETIVOS

6.1 Objetivo General

Determinar la edad y estimar los valores de los parámetros de crecimiento del cazón de ley *Rhizoprionodon terraenovae* y del cazón pech *Sphyrna tiburo* en el sureste del GOM.

6.2 Objetivos específicos

- Estimar los valores de los parámetros de crecimiento de *R. terraenovae* y *S. tiburo* capturados en el sureste del GOM mediante un enfoque multimodelo.
- Establecer la relación entre la longitud de los organismos y las vértebras de *R. terraenovae* y *S. tiburo*.

- Validar la periodicidad de formación de las bandas de crecimiento en vértebras de *terraenovae* y *S. tiburo* del sureste del GOM.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1 Área de estudio

Los ejemplares de *R. terraenovae* y *S. tiburo* se obtuvieron de los desembarques de la pesca artesanal mediante muestreos mensuales en el sureste del GOM, en las localidades de Torno Largo, Chiltepec, La Barra, Frontera y San Pedro en el estado de Tabasco, así como en Ciudad del Carmen, Isla Aguada, Sabancuy, Champotón, San Francisco de Campeche e Isla Arena en el estado de Campeche (Figura 1).

El área de estudio presenta un clima cálido-húmedo, con precipitaciones anuales que varían entre 1,500 y 2,500 mm. En la zona se ubican los principales sistemas deltaicos y estuarinos del GOM, los cuales aportan gran cantidad de agua dulce y nutrientes a la costa. Entre los ríos se encuentran el complejo Grijalva-Usumacinta, así como los ríos Candelaria, Palizada y Chumpán, mientras que de las lagunas costeras destacan: Carmen-Machona, Pom-Atasta y la de Términos. Dentro de la misma zona costera se encuentran los Pantanos de Centla en Tabasco y el estero de Sabancuy en Campeche (de la Lanza-Espino *et al.* 2013). La temperatura superficial del mar (TSM) se mantiene en promedio sobre los 28.5 °C (Palacios-Hernández *et al.* 2017). La línea costera es somera, resultado de las corrientes de deriva, y del gran aporte de sedimentos de los ríos. Existe influencia de ciclones tropicales (durante los meses de junio a noviembre) y nortes (durante los meses de noviembre a febrero), los cuales contribuyen con entre el 5 y 10 % del porcentaje anual de lluvia invernal (Ortíz-Pérez y de la Lanza-Espino 2006).

Las aguas marinas que llegan al GOM provienen del Mar Caribe las cuales son una extensión de las corrientes ecuatoriales del norte y sur, que circulan a través de las Antillas menores, donde se calientan y posteriormente hacen su entrada a través del Canal de Yucatán, formando la corriente del Golfo (Palacios-Hernández *et al.* 2017).

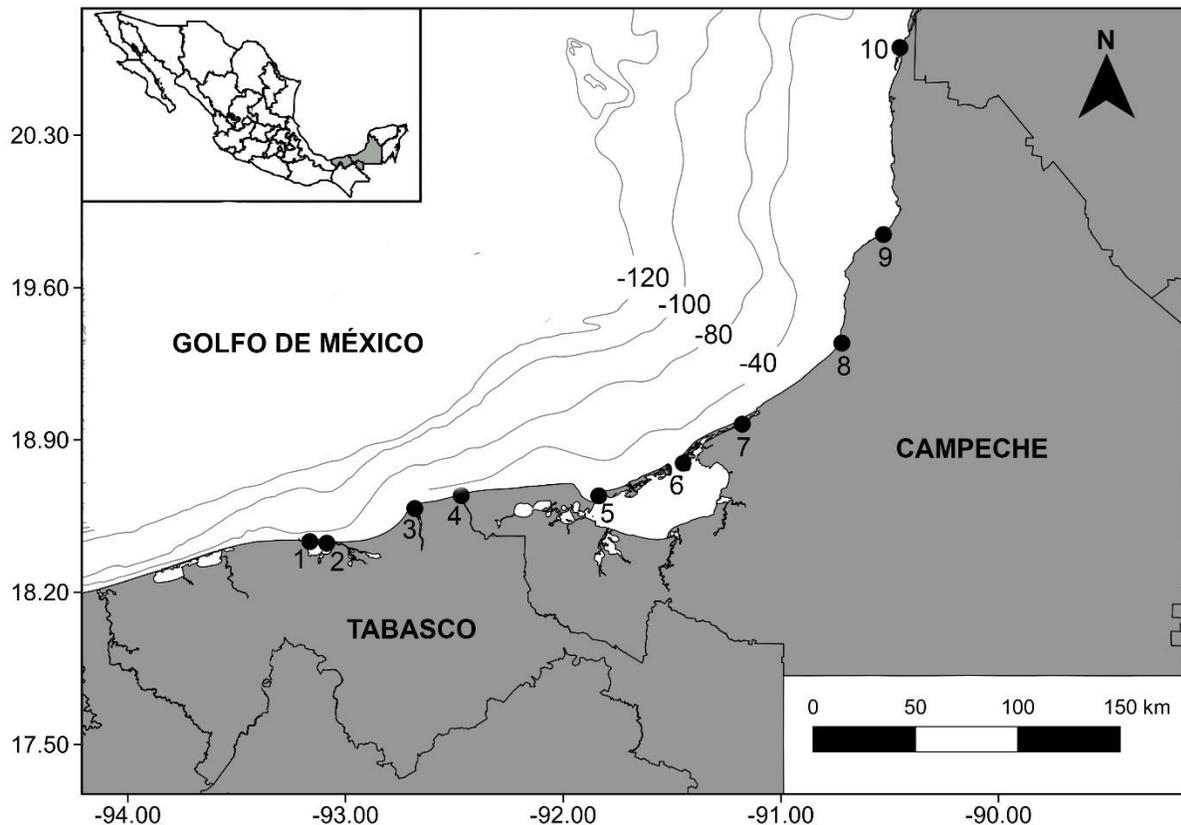


Figura 1. Localidades pesqueras muestreadas en los estados de Tabasco y Campeche. Torno largo (1), Chiltepec (2), La barra (3), San Pedro (4), Ciudad del Carmen (5), Isla Aguada (6), Sabancuy (7), Champotón (8), San Francisco de Campeche (9), Isla Arena (10). Los números sobre las isobatas representan la profundidad en metros.

7.2 Trabajo de campo

Se realizó un muestreo dirigido, en el que las muestras se obtuvieron de pesquerías artesanales que operan con distintas artes de pesca, tales como palangre, redes robaleras, redes de enmalle y de arrastre camarero en Tabasco y Campeche, así como de puntos de venta de tiburones. Se seleccionaron los organismos para incluir el mayor intervalo de tallas posible, intentando tener representados los extremos (es decir los organismos más pequeños y los más grandes) (Smart 2021). Debido a circunstancias externas a este estudio, durante noviembre, diciembre y enero no fue posible llevar a cabo los muestreos con la regularidad de los demás meses del año.

Con un ictiómetro graduado en centímetros se estimó la longitud total (LT), que va desde la punta del rostro a la punta de la aleta caudal extendida (Compagno 1984), así como del sexo de los organismos, el cual se determinó mediante la presencia de claspers o gonopterigios en machos y la ausencia de estos en hembras (Lagler *et al.*, 1977).

Para la estimación de edad se colectaron de tres a cuatro vértebras de debajo de la primera aleta dorsal (Figura 2) debido a que las vértebras más cercanas a la zona caudal podrían carecer de algunas bandas, porque son más pequeñas (Cailliet *et al.*, 1983). Las vértebras se guardaron en bolsas etiquetadas para su posterior limpieza en el laboratorio de Pesquerías de ECOSUR, Unidad Campeche.

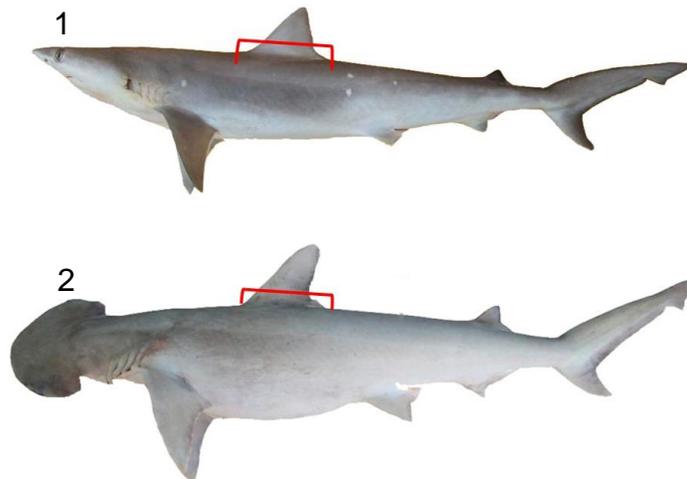


Figura 2. Zona de extracción de vértebras de *R. terraenovae* (1) y *S. tiburo* (2) del sureste del Golfo de México. La marca roja representa la zona de extracción de las vértebras. Fotos por Lara-Mendoza, 2018.

7.3 Trabajo de laboratorio

7.3.1 Limpieza y procesamiento de vértebras

Se retiró el exceso de tejido alrededor de las vértebras con pinzas de disección y bisturí. Una vez limpias, se dejaron secar para posteriormente montarlas sobre una pieza de madera con resina sintética (HYCEL, en xilol al 60 %). Una vez montadas se realizaron cortes sagitales con cuidado de incluir el foco o centro de la vértebra (Figura 3) con una cortadora de baja velocidad (Isomet Buehler) con discos pares marca Buehler, de 10 cm de diámetro por 0.3 mm de grosor, con borde de diamante. Una vez cortadas las

vértebras, se obtuvieron imágenes digitales de cada uno de los cortes en posición vertical, utilizando un microscopio estereoscópico Zeiss (Stemi 200-C) conectado a una cámara fotográfica (AxioCam ERc5S).



Figura 3. Posición del corte que se realizó en las vértebras de *R. terraenovae* y *S. tiburo* del sureste del Golfo de México. Las líneas negras punteadas representan el corte realizado con los discos pares.

7.3.4 Lectura de bandas de crecimiento

Se definió un protocolo de lectura para el conteo de las bandas de crecimiento entre dos lectores. Debido al avance en imágenes digitales, las vértebras se proyectaron en una pantalla, puesto que hacer las lecturas de este modo es más efectivo que el conteo de las bandas de crecimiento de forma directa en el microscopio (Campana 2014), así como para que los lectores se familiarizaran con el patrón de bandas, la distancia entre estas, la marca de nacimiento y cambios de ángulo, ya que cada especie tiene un patrón de crecimiento característico (Campana 2014).

Los criterios para contar una banda como válida fueron que ésta se extendiera desde un brazo (*corpus calcáream*), pasara a través de la intermedialía, hasta llegar al brazo opuesto; así como que hubiera un patrón de distancia y anchura entre bandas. Además, la marca de nacimiento (MN) se definió como una banda hialina cerca del foco, aunada a un cambio de ángulo en los bordes laterales de la estructura (Cailliet y Goldman, 2005) a partir de la cual se contó una banda opaca y una hialina, considerando

cada par de estas como una banda de crecimiento (Figuras 4 y 5). Una vez definidos los criterios para el conteo, las lecturas se realizaron por duplicado por dos lectores, sin conocimiento previo de la longitud o el sexo de los organismos (Goldman 2005).

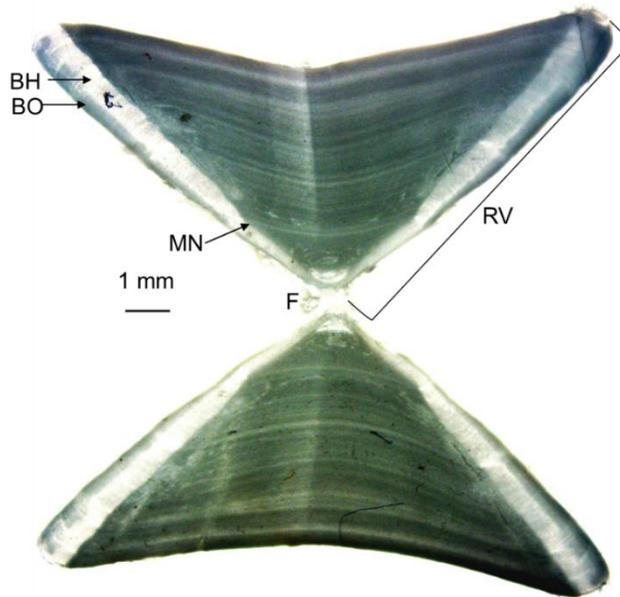


Figura 4. Corte sagital de una vértebra de *R. terraenovae* del sureste del Golfo de México, correspondiente a una hembra adulta de 100 cm LT, donde se muestra la marca de nacimiento (MN), banda hialina (BH), banda opaca (BO), radio de la vértebra (RV) y el foco (F).

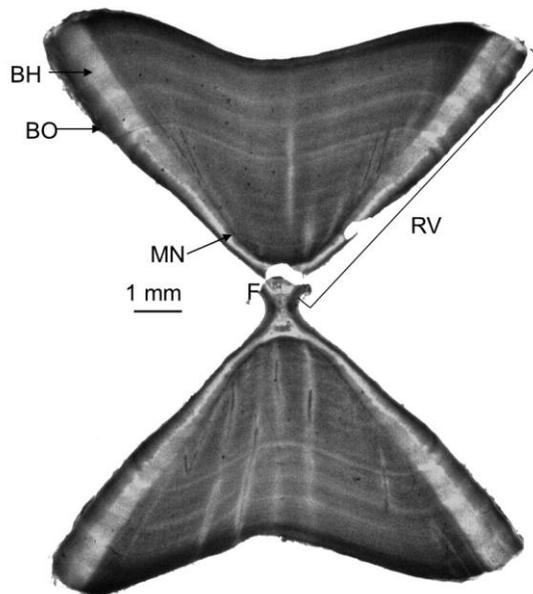


Figura 5. Corte sagital de una vértebra de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México, correspondiente a una hembra adulta de 100 cm LT donde se muestra la marca de nacimiento (MN), banda hialina (BH), banda opaca (BO), radio de la vértebra (RV) y foco (F).

Posteriormente se calculó el coeficiente de variación (CV) y el índice de precisión (IP), y de acuerdo con los resultados de los índices se eligió al lector que tuvo una menor variación en las lecturas. Finalmente, para aquellas vértebras en las que los conteos no coincidieron se leyeron por tercera vez entre ambos lectores para llegar a un consenso.

7.4 Análisis de datos

7.4.1 Estructura de tallas

Para la descripción de la estructura de tallas se realizaron histogramas de frecuencia con intervalos de 5 cm para cada especie y por sexos separados. Con el fin de determinar si existen diferencias significativas en la longitud de machos y hembras se realizó una prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov, y por lo tanto determinar si existen diferencias en la estructura de tallas entre machos y hembras.

7.4.2 Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total del organismo

Se midió el diámetro de las vértebras con un vernier con precisión de 0.1 mm, con la finalidad de determinar si el crecimiento de las vértebras es proporcional al crecimiento corporal de los organismos, y por lo tanto determinar si las estructuras son apropiadas para estimar los parámetros de crecimiento (Clement *et al.*, 1992). Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para determinar si existen diferencias significativas entre las pendientes de las relaciones por sexos. Además, se realizó un análisis de correlación de Spearman para determinar el grado de asociación entre las variables.

7.4.3 Precisión de las lecturas de edad

Para determinar la precisión del número de bandas de crecimiento leídas por cada lector se calculó el Porcentaje de Promedio de Error (APE, por sus siglas en inglés) (Beamish y Fournier 1981), el coeficiente de variación (CV) y de precisión (IP) (Chang

1982). Además, los índices se calcularon para la segunda lectura entre lectores, ya que se tomó esta como la lectura final; de acuerdo con las siguientes ecuaciones:

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

$$CV = \frac{100}{N} * \frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R (X_{ji} - X_j)^2}{R} - 1}}{X_j}$$

$$IP = \frac{CV}{\sqrt{R}}$$

Donde N es el número de vértebras analizadas, R el número de veces que se hizo la lectura de la vértebra, X_{ij} es la edad i determinada del organismo j y X_j es el promedio de edad calculada para el organismo j .

Con el fin de determinar si las lecturas entre lectores tuvieron simetría respecto a la diagonal principal, y de determinar si la variabilidad entre ambas lecturas se debió a un desacuerdo sistemático o a errores aleatorios (Hoening *et al.* 1995), se realizó una prueba de simetría, de acuerdo con la ecuación propuesta por Bowker (1948).

$$X^2 = \sum_{i>j} \sum \frac{(n_{ij} - n_{ji})^2}{n_{ij} + n_{ji}}$$

Donde n_{ij} es la frecuencia observada en la i -ésima fila y la j -ésima columna, y n_{ji} es la frecuencia observada en la j -ésima fila y la i -ésima columna (Bowker 1948).

Se elaboró el gráfico de sesgo propuesto por Campana *et al.* (1995), en el cual se graficaron las lecturas obtenidas por uno de los lectores en el eje X y las del otro en el eje Y, con el fin de determinar de forma visual si existieron diferencias sistemáticas entre lectores, ya que los patrones de sesgo no lineales pueden ser detectados con mayor facilidad de manera gráfica.

7.4.4 Periodicidad de formación las bandas de crecimiento

Para conocer la frecuencia con la que se forman las bandas de crecimiento se realizó un análisis de Incremento Marginal (IM) de acuerdo con la siguiente ecuación (Lai y Liu 1979):

$$IM = \frac{R - r_n}{r_n - r_{n-1}}$$

Dónde R es el radio de la vértebra, r_n y r_{n-1} son la distancia desde el foco hasta la última y penúltima banda hialina, respectivamente. Los valores promedio del IM se graficaron de forma mensual.

Aunado al IM, se realizó el análisis de borde, el cual compara el porcentaje de bordes hialinos y opacos por mes, con el fin de distinguir los cambios estacionales y comparar la temporada en que se forma un borde opaco o hialino. Para ello se clasificaron los bordes en la categoría de hialinos y opacos (Cailliet *et al.* 2006), y se graficó el porcentaje de ocurrencia de estos durante cada mes.

7.4.5 Estructura de edades

Para describir la estructura de edades por especie se realizaron histogramas de frecuencia de los distintos grupos de edad determinados para ambos sexos. Se describieron los grupos de edad mejor representados, así como los grupos que mejor representan la captura de ambas especies.

7.4.6 Estimación de parámetros de crecimiento

Para describir el crecimiento individual de *R. terraenovae* y *S. tiburo* se utilizaron tres modelos de crecimiento individual (von Bertalanffy, Fabens y Gompertz), los cuales se ajustaron a los datos de conteo de bandas (edad) y longitud. A continuación, se describen los modelos empleados en el presente estudio.

Modelo de crecimiento de von Bertalanffy, de acuerdo con la siguiente ecuación:

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

Se utilizó una modificación del modelo de von Bertalanffy propuesta por Fabens (1965), en el cual se sustituye el parámetro t_0 por L_0 , el cual es la longitud a la edad 0 o la talla de nacimiento, que en muchas ocasiones es conocida, de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$L_t = L_\infty - (L_\infty - L_0)e^{-kt}$$

Finalmente se utilizó el modelo de crecimiento de Gompertz (1825), el cual también sustituye el parámetro t_0 por L_0 , dado por la ecuación:

$$L_t = L_\infty e^{(-\text{LN}(L_0/L_\infty)1 - e(-kt))}$$

Donde L_t es la longitud a la edad o tiempo t ; L_∞ es la longitud total asintótica o longitud máxima teórica que puede alcanzar el pez; k es la constante de crecimiento individual; t_0 es la edad teórica a la longitud cero y L_0 es la longitud a la edad 0. Los parámetros de los modelos (L_∞ , t_0 o L_0 y k) se ajustaron mediante máxima verosimilitud, haciendo uso del programa Rstudio, siguiendo la ecuación (Haddon 2001):

$$L(\theta|data) = \prod_{i=1}^n \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{\left[\frac{-(L_i - l_i)^2}{2\sigma^2}\right]}$$

Donde $L(\theta|data)$ es la probabilidad de los parámetros dados los datos; θ es el vector de los parámetros; n es el número de datos observados; L_i y l_i son los datos observados y estimados respectivamente y σ es la desviación estándar de la población.

Los intervalos de confianza se estimaron mediante el programa Rstudio, a través de perfiles de verosimilitud, con un nivel de confianza del 95% (Burnham y Anderson

2002). Para comparar las curvas de crecimiento individual entre sexos por especie se realizó el Análisis de la Suma de Residuales Cuadrados (ARSS, por sus siglas en inglés) propuesto por Chen *et al.* (1992). La F estadística fue calculada de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$F = \frac{\frac{SCR_M - \sum SCR_i}{3(K-1)}}{\frac{\sum SRC_i}{N-3K}}$$

Dónde SCR_M es la suma de cuadrados de los residuales de la curva ajustada a los datos combinados; $\sum SRC_i$ es la sumatoria de la suma de cuadrados residuales de las curvas a comparar; $3(K-1)$ y $N-3K$ son los grados de libertad; K es el número de curvas a comparar y N el total de datos (Haddon 2001).

7.4.7 Selección del mejor modelo candidato

Para seleccionar el mejor modelo de crecimiento individual se usó el criterio de información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson 2002), el cual se basa en la distancia Kullback-Liebert, que mide la aproximación del modelo con los datos reales, es decir, que tan bien se ajusta el modelo a los datos. Este enfoque compara el valor del AIC entre modelos, resultando como mejor aquel con el valor más bajo. Un punto importante del AIC es que se basa en el principio de parsimonia, es decir, que existe un criterio basado en la bondad de ajuste del modelo a los datos. El AIC se calculó de acuerdo con la expresión:

$$AIC = (2 * -\ln L) + (2 * \theta)$$

Donde $-\ln L$ es la estimación del logaritmo negativo de la verosimilitud para cada modelo y θ representa el número de parámetros en cada modelo utilizado.

Para conocer el soporte estadístico que tienen los modelos se calcularon las diferencias entre los valores de AIC :

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$$

Donde Δ_i es el valor de soporte empírico del modelo i . Los modelos con un valor de $\Delta_i > 10$ se consideran con un bajo soporte y no deberán ser considerados. Mientras que modelos con $\Delta_i = 4-7$ se consideran modelos con un aporte bueno, y modelos con $\Delta_i < 2$ se considera que tienen un soporte sustancial (Burnham y Anderson 2002).

Para cuantificar la plausibilidad de cada modelo el peso de Akaike se calculó de acuerdo con la ecuación:

$$w_i = \frac{\exp(-\frac{1}{2} \Delta_i)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\frac{1}{2} \Delta_i)}$$

Donde R es el número de modelos candidatos.

8. RESULTADOS

8.1 Cazón de ley o tutzún (*Rhizoprionodon terraenovae*)

Se obtuvo una muestra de 281 organismos de *R. terraenovae*, de los cuales 127 fueron hembras y 154 machos. A su vez, 53 muestras correspondieron a los años 2008, 2010-2012 mientras que las 228 restantes al período 2018-2020. Las muestras se agruparon para formar un año tipo (Figura 6).

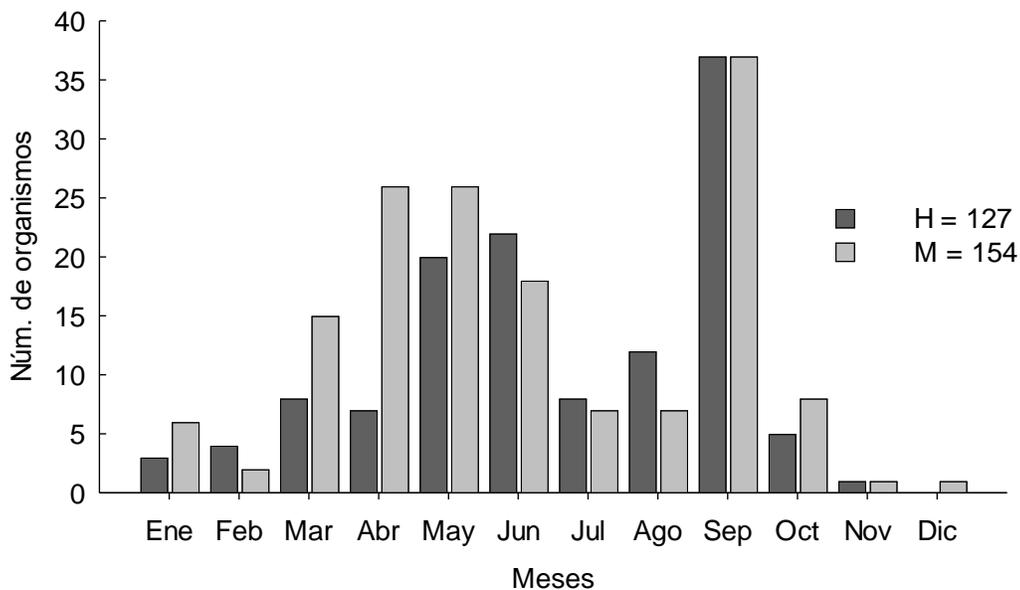


Figura 6. Distribución mensual de las muestras de hembras (H) y machos (M) de *R. terraenovae* utilizados para el estudio de la estimación de los parámetros de edad y crecimiento en el sureste del Golfo de México.

8.1.1 Estructura de tallas

En cuanto a la estructura de tallas de *R. terraenovae*, las hembras tuvieron un intervalo de 37-103.5 cm de LT, con un promedio de 71.2 cm LT (DE= 17.7 cm). Los machos tuvieron un intervalo de 33.7-101.5 cm, con promedio de 72.7 cm LT (DE= 17.6 cm). La mayor proporción de hembras se registró entre los 80-85 cm LT (12%), mientras que para machos se registró entre los 80-85 y a 90 cm LT (23%) (Figura 7). No hubo diferencias significativas en la estructura de tallas de machos y hembras de *R. terraenovae* ($Z = 0.95$, $p = 0.32$).

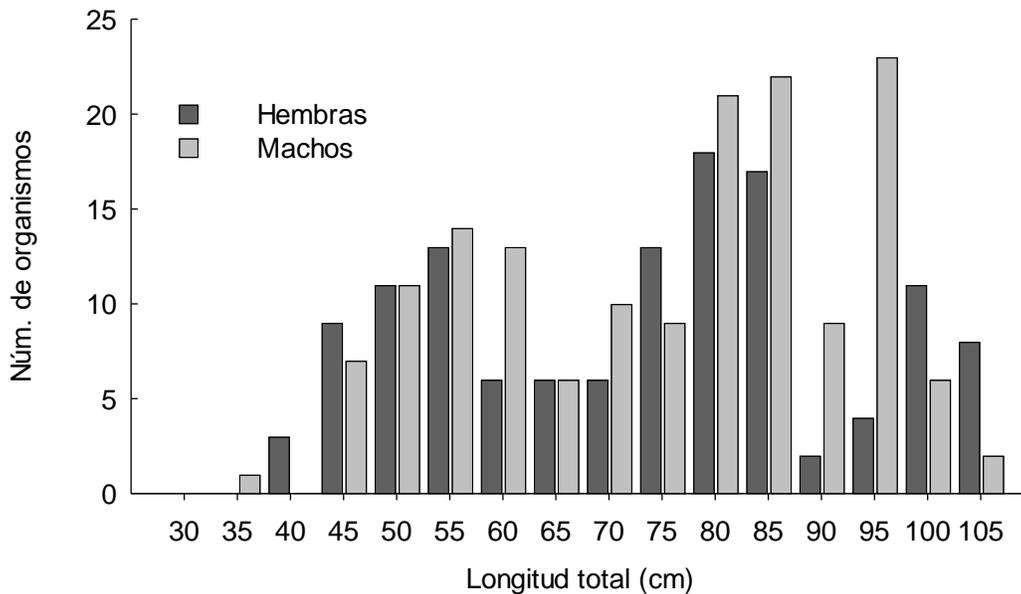


Figura 7. Estructura de tallas de machos y hembras de *R. terraenovae* utilizados para el estudio de la estimación de los parámetros de edad y crecimiento en el sureste del Golfo de México.

8.1.2 Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total del organismo

El crecimiento de las vértebras fue linealmente proporcional al crecimiento somático ($r = 0.97$; $p < 0.05$), por lo que su uso fue apropiado para la determinación de la edad y estimación de los parámetros de crecimiento de *R. terraenovae*. Los resultados de la regresión lineal para hembras fueron de $b = 0.159$ y $r^2 = 0.95$, mientras que para machos fueron de $b = 0.159$ y $r^2 = 0.93$. No se encontraron diferencias entre las pendientes entre sexos (ANCOVA; $p > 0.05$), por lo que los datos fueron tratados de manera agrupada (Figura 8).

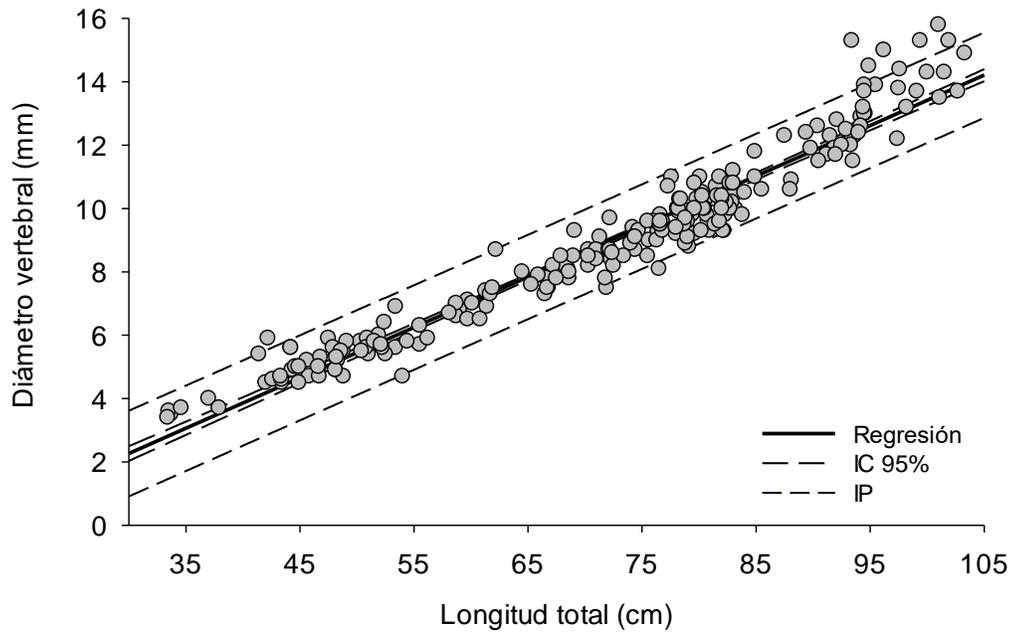


Figura 8. Relación entre el diámetro vertebral y la longitud total (cm) para machos y hembras de *R. terraenovae* del sureste del Golfo de México.

8.1.3 Precisión de las lecturas de edad

El porcentaje de acuerdo para la segunda lectura entre lectores fue del 72.24%. El coeficiente de variación (CV) y el porcentaje de error promedio (APE) para el lector uno fue APE= 8.71, CV= 6.16, mientras que para el segundo lector fueron de APE= 6.39, CV= 4.52, por lo tanto, la edad estimada por el segundo lector fue la que se utilizó para el ajuste de los modelos de crecimiento. De acuerdo con la prueba de simetría de Bowker, se encontraron diferencias significativas en las lecturas entre lectores ($X^2= 19.31$, $p < 0.05$). En los grupos de edad 3, 5 y 6 el lector uno tendió a subestimar las edades (Figura 9).

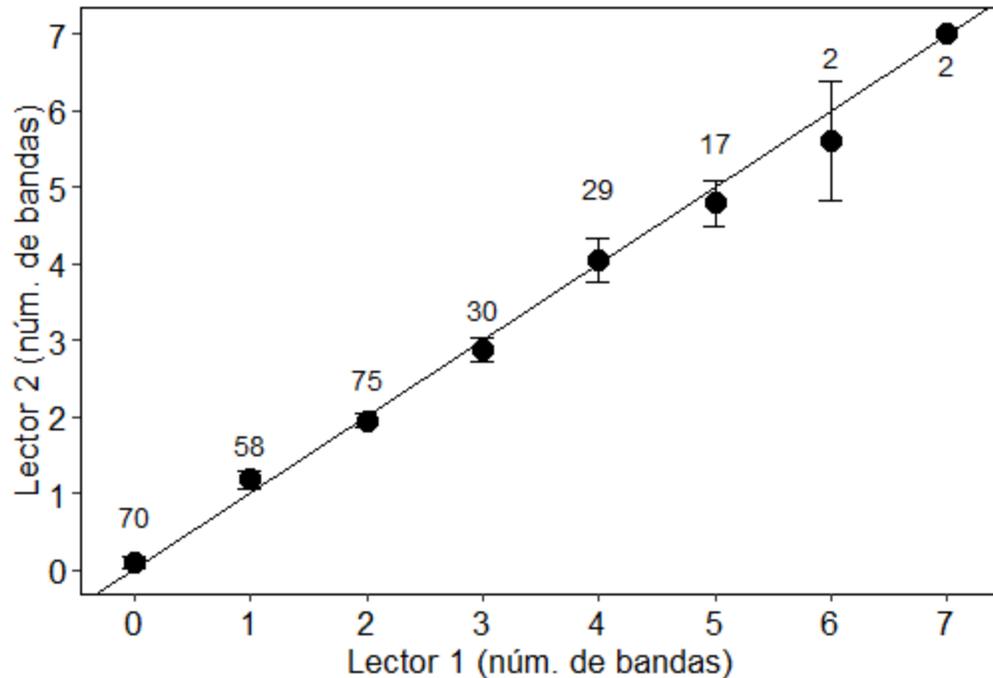


Figura 9. Gráfico de sesgo del conteo de bandas de crecimiento en vértebras de *R. terraenovae* del sureste del Golfo de México por dos lectores. Los puntos representan el promedio de los conteos. Las barras representan el error estándar. Los números sobre/debajo de las barras representan el número de vértebras en las que las lecturas coincidieron. La línea punteada indica la equivalencia 1:1 entre las lecturas.

8.1.4 Periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento

Para validar la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento se usaron las lecturas del segundo lector. Mediante el análisis de borde y el Incremento Marginal, fueron descartados los organismos en el grupo de edad 0, debido a que estos no contaban con el par de bandas completamente formado. El mayor porcentaje de vértebras con borde opaco estuvieron presentes en marzo y octubre; mientras que los bordes hialinos fueron más frecuentes entre julio-septiembre. Durante los meses de noviembre y diciembre solo se obtuvo un organismo por mes (Figura 10). Por lo que no fue posible representar totalmente el tipo de bordes a lo largo del año, además de que no fue posible determinar el período de formación de las bandas mediante el análisis de borde.

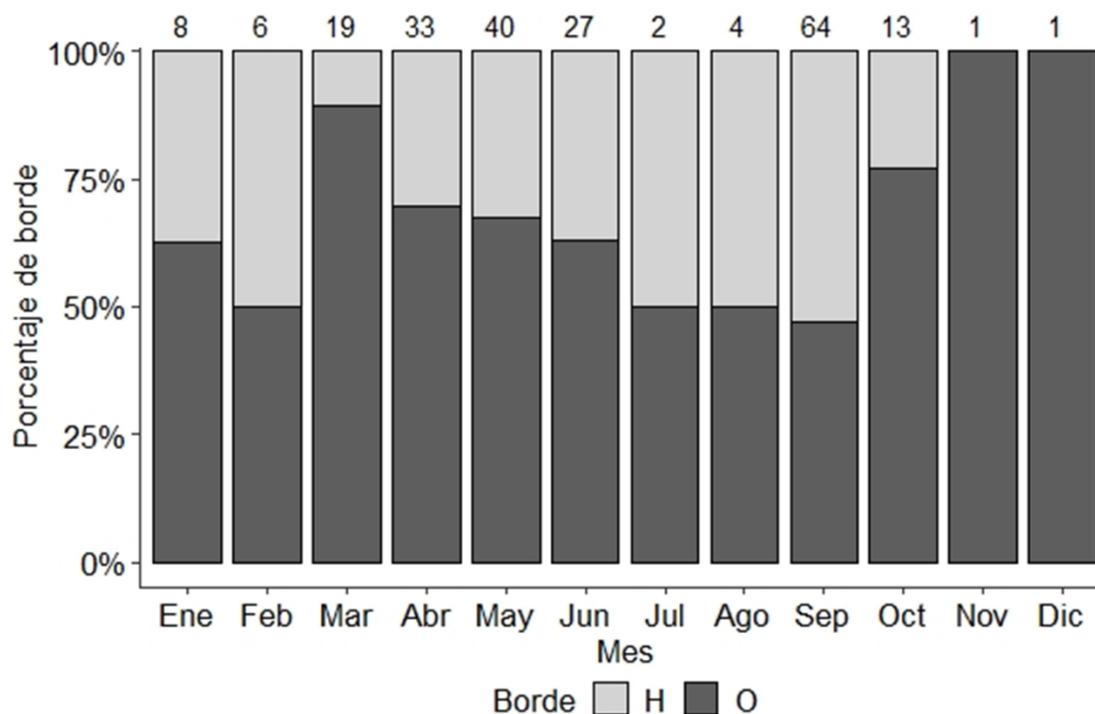


Figura 10. Porcentaje mensual de ocurrencia de bordes opacos (O) y hialinos (H) de *R. terraenovae* del sureste del Golfo de México. Los números sobre las barras representan el número de vértebras por mes a las que se les determinó el borde.

Para el incremento marginal, valores cercanos a 1 indican un par de bandas totalmente formadas, mientras que valores cercanos a 0 indican una banda en el inicio de la formación. Los valores más altos del incremento marginal se tuvieron en los meses de abril y octubre. Para los meses de julio, noviembre y diciembre solo se obtuvo un organismo, y tres en agosto (Figura 11), por lo que el patrón del promedio del incremento marginal a lo largo del año no está completamente representado. Además, no fue posible definir el tiempo de formación de las bandas de crecimiento mediante este método, debido a que los resultados no muestran bandas completamente formadas. A pesar de no haber podido validar la periodicidad, estudios previos permiten inferir que esta ocurre anualmente (Parsons 1985; Branstetter 1987; Carlson y Baremore 2003; Loefer y Sedberry 2003; Medina *et al.*, 2009), así como para otras especies del mismo género (Medina *et al.*, 2009; Ba *et al.*, 2015). Bajo este supuesto, los conteos de bandas son indicativos de la edad en años.

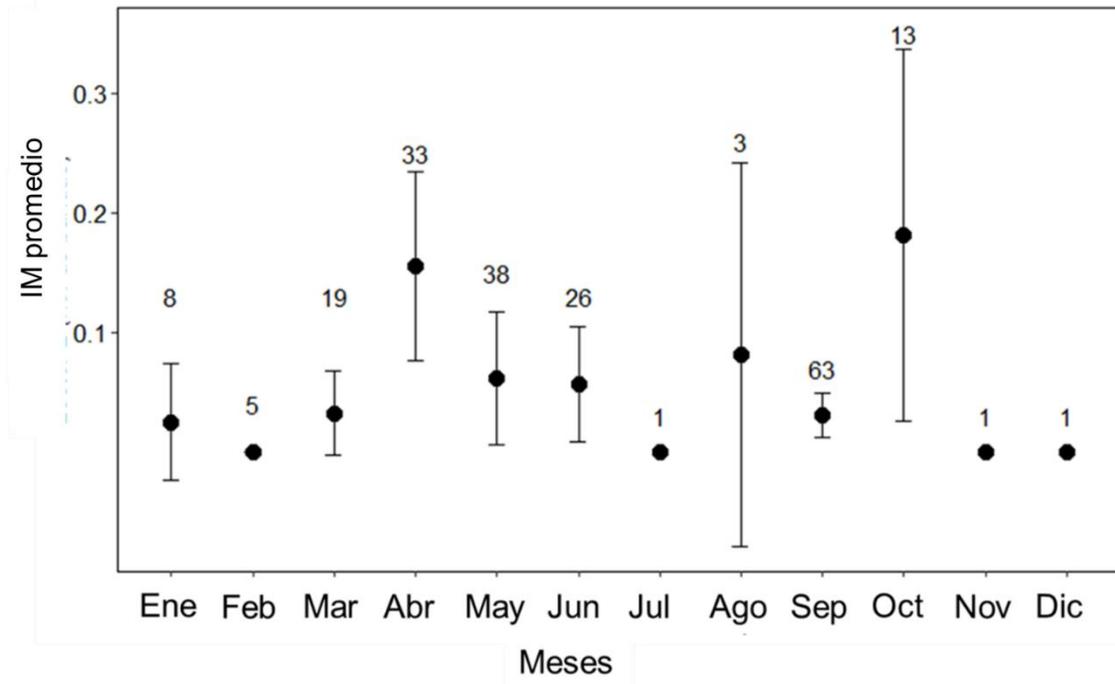


Figura 11. Porcentaje mensual de incremento marginal de *R. terraenovae* del sureste del Golfo de México. Los puntos representan el promedio del incremento marginal. Las barras representan el error estándar. Los números sobre las barras corresponden al número de vértices por mes.

8.1.5 Estructura de edad

Los individuos de *R. terraenovae* presentaron un intervalo de edades entre los 0 y 7 años, siendo esta la edad máxima determinada. La muestra se encuentra dominada por organismos en los intervalos de edad de 0 a 2 años, los cuales representan el 71.1% del total de la muestra. Los grupos 0, 5 y 6 se encuentran dominados por hembras, mientras que en las edades 1 a 4 la mayor parte fueron machos (Figura 12).

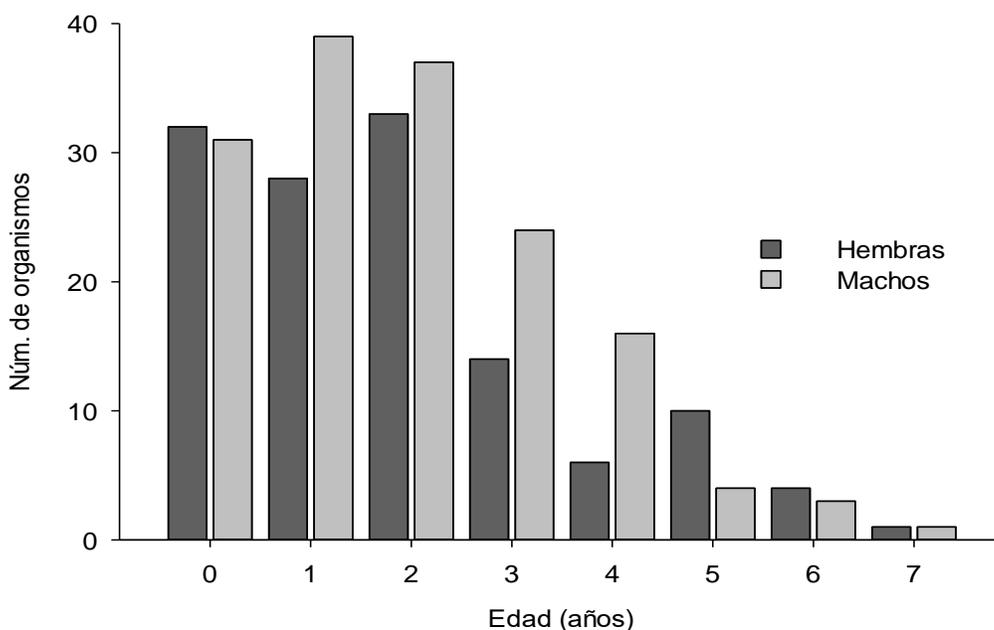


Figura 12. Estructura de edad de machos y hembras de *R. terraenovae* del sureste del Golfo de México.

8.1.6 Estimación de parámetros de crecimiento

El crecimiento individual se estimó mediante los modelos de von Bertalanffy, Fabens y Gompertz, los cuales se ajustaron a los datos de edad y longitud total. De acuerdo con el criterio de información de Akaike, el modelo de Gompertz tuvo un mejor ajuste para los datos por sexos separados, mientras que el de von Bertalanffy fue el mejor para sexos combinados (Tabla 3). Sin embargo, se decidió que el modelo de Gompertz es el mejor para describir el crecimiento de *R. terraenovae* por sexos combinados por lo siguiente: a) el análisis de suma de cuadrados residuales no permite la comparación de curvas entre modelos distintos, debido a las diferencias implícitas entre modelos al momento de estimar los datos, b) no es posible comparar la t_0 , correspondiente al modelo de von Bertalanffy con la L_0 del modelo de Gompertz, y c) el modelo de Gompertz demostró tener el mejor ajuste para ambos sexos.

No se encontró diferencia significativa en las curvas de crecimiento individual entre hembras y machos de *R. terraenovae*, de acuerdo con los resultados del análisis de suma de cuadrados residuales ($F_{272} = 1.18$ $p = 0.31$), por lo que se estimó la curva de

crecimiento para sexos combinados (Figura 13). Los parámetros de crecimiento para sexos combinados resultantes del modelo de crecimiento de Gompertz fueron $L_{\infty} = 104.6$ cm ($IC_{95\%} = 100-110$), $k = 0.52/años$ ($IC_{95\%} = 0.46-0.60$), $L_0 = 48$ cm ($IC_{95\%} = 44-52$).

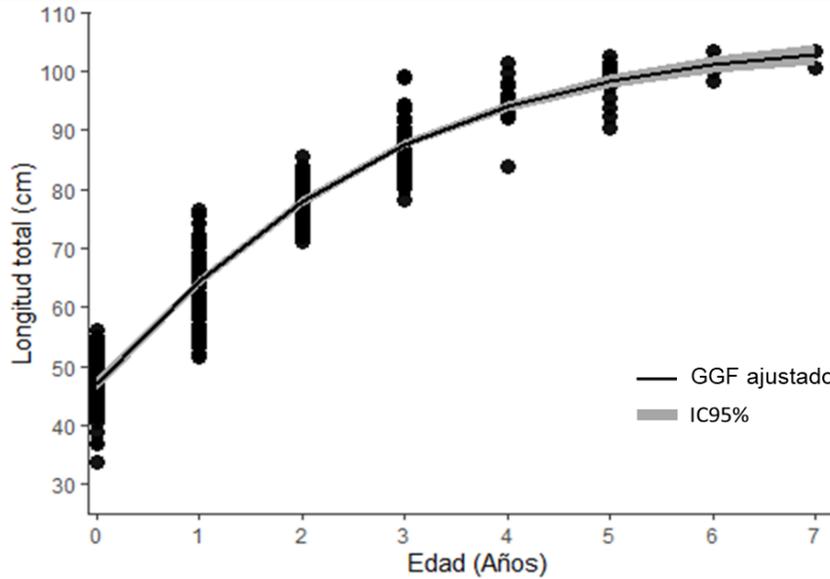


Figura 13. Curva de crecimiento de machos y hembras de *R. terraenovae* del sureste del Golfo de México generada a partir del modelo de Gompertz (GGF). Los círculos negros representan las longitudes por cada grupo de edad observados.

Tabla 3. Parámetros de crecimiento estimados para hembras, machos y sexos combinados de *R. terraenovae*, así como los resultados del criterio de información de Akaike. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy (VBGF), modelo de Fabens (FGF), modelo de crecimiento de Gompertz (GGF).

Modelos	Parámetros							
	LT _∞ (cm)	<i>k</i> (año ⁻¹)	t ₀ (años)	L ₀ (cm)	AIC	ΔAIC	wi	n
Hembras								
VBGF	110.3 (IC _{95%} = 100-118)	0.35 (IC _{95%} =0.29-0.42)	-1.57 (IC _{95%} = -2-1.1)		1.45	0.01	0.33	127
FGF	109.6 (IC _{95%} = 100-118)	0.36 (IC _{95%} =0.29-0.44)		46.9 (IC _{95%} = 38-55)	1.44	0.01	0.33	127
GGF	106.3 (IC _{95%} = 88-120)	0.52 (IC _{95%} =0.35-0.71)		45.4(IC _{95%} =35-56)	1.43	0	0.33	127
Machos								
VBGF	103.6 (IC _{95%} = 97-109)	0.43 (IC _{95%} = 0.38-0.49)	-1.44 (IC _{95%} = -1.18-1.1)		0.90	0.008	0.33	154
FGF	103.6 (IC _{95%} = 97-109)	0.43 (IC _{95%} = 0.31-0.56)		47.4 (IC _{95%} = 36-57)	0.90	0.008	0.33	154
GGF	101.2 (IC _{95%} = 92-109)	0.58 (IC _{95%} = 0.45-0.74)		47.9 (IC _{95%} = 38-56)	0.88	0	0.33	154
Combinados								
VBGF	107.6 (IC _{95%} = 103-113)	0.38 (IC _{95%} = 0.34-0.41)	-1.55 (IC _{95%} = -1.8-1.1)		-0.18	0	0.33	281
FGF	107.6 (IC _{95%} = 102-113)	0.38 (IC _{95%} = 0.35-0.43)		47.7 (IC _{95%} = 42-53)	-0.18	0	0.33	281
GGF	104.6 (IC _{95%} = 100-110)	0.52 (IC _{95%} = 0.46-0.60)		48 (IC _{95%} = 44-52)	-0.17	0.01	0.33	281

8.1.7 Cazón pech (*Sphyrna tiburo*)

De *S. tiburo* se obtuvo una muestra de 162 organismos, de los cuales 94 fueron hembras y 68 machos. Del total de la muestra, 43 organismos corresponden al periodo 2010-2012, y los 121 restantes al periodo 2019-2021. Los cuales se agruparon para formar un año tipo. La menor cantidad de organismos se obtuvo en los meses de enero y abril, en donde no hubo presencia de hembras (enero) y machos (abril), mientras que la mayor cantidad de organismos se obtuvieron en los meses de septiembre y octubre, siendo dominados por las hembras (Figura 14).

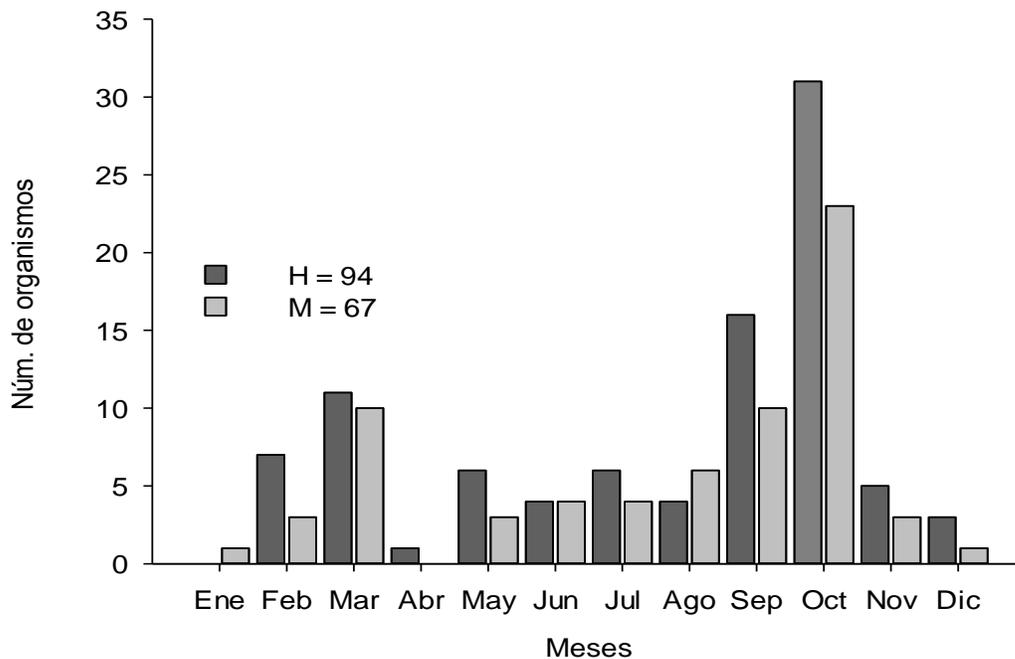


Figura 14. Distribución mensual de los organismos muestreados hembras (H) y machos (M) de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México.

8.1.8 Estructura de tallas

El intervalo de tallas de las hembras de *S. tiburo* fue de 28.8 a 112.1 cm LT, con promedio de 65 cm LT (DE= 24.22 cm). Para machos, la menor talla fue de 28.2 cm LT y la máxima de 95.4 cm con promedio de 64.3 cm LT (DE= 23.78 cm) (Figura 15). Hubo diferencias significativas en la estructura de tallas de hembras y machos de *S. tiburo* ($Z= 2.31, p= 0$).

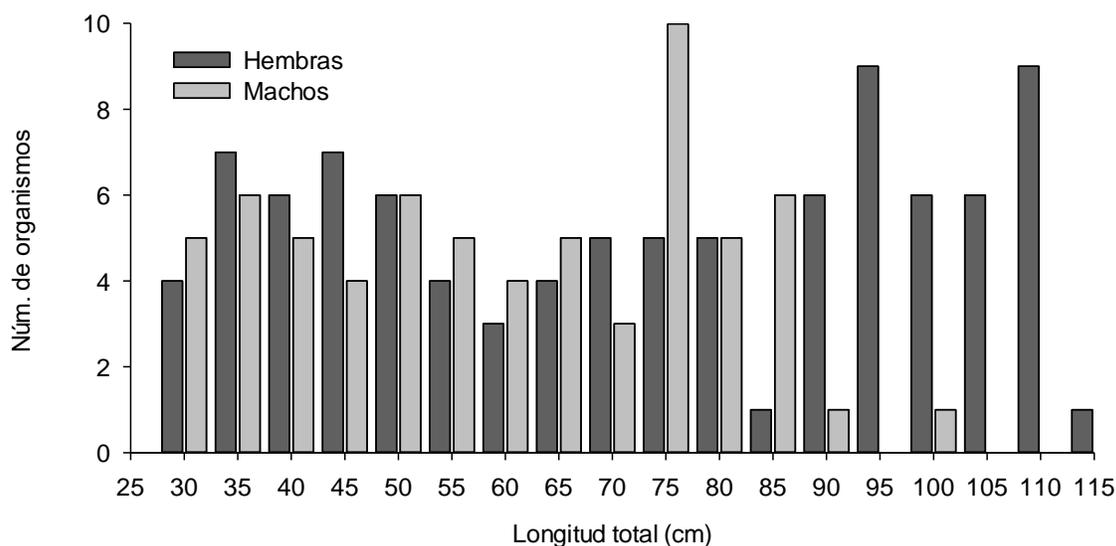


Figura 15. Estructura de tallas de hembras y machos de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México utilizados para el estudio de la estimación de los parámetros de edad y crecimiento en el sureste del Golfo de México.

8.1.9 Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total

El crecimiento de las vértebras fue proporcional al crecimiento en LT de los organismos ($r = 0.97, p < 0.05$), por lo que las estructuras se consideraron apropiadas para la estimación de la edad y crecimiento de la especie. Los resultados de la regresión lineal para hembras fueron de $b= 0.1441, r^2= 0.96$, mientras que para machos fueron de $b= 0.1346, r^2= 0.93$. No se encontraron diferencias significativas en las pendientes de la relación LT-DV por sexos, (ANCOVA, $p > 0.05$), por lo que se estimó la regresión con los datos de manera agrupada ($b = 0.138, r^2= 0.96$) (Figura 16).

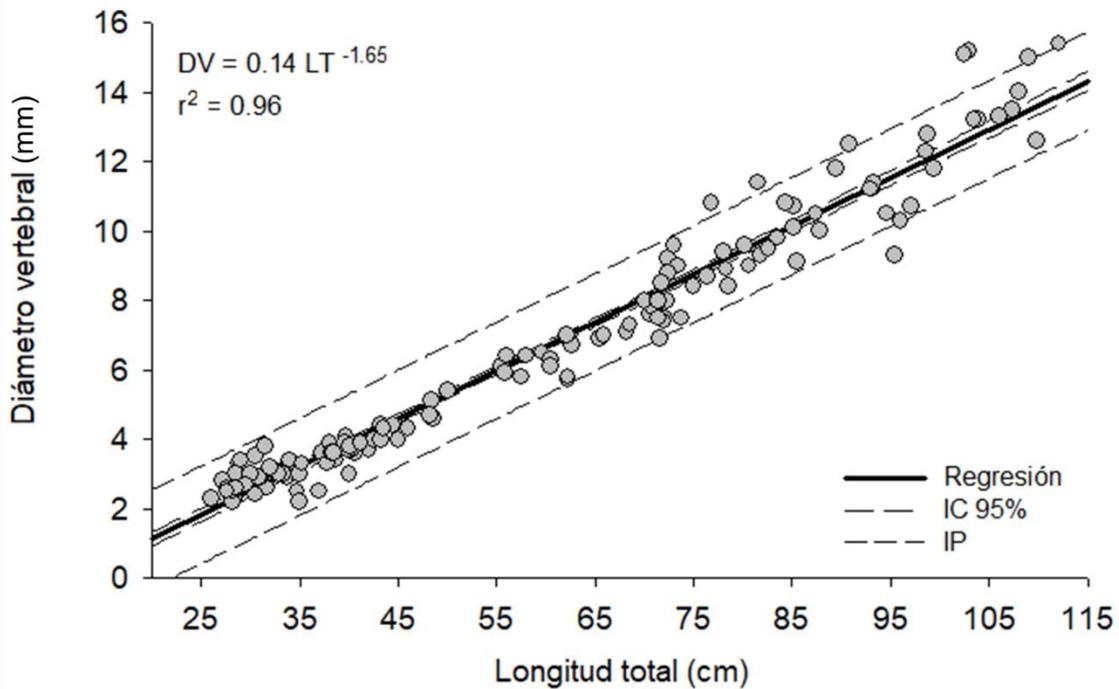


Figura 16. Relación entre el diámetro vertebral y la longitud total para sexos combinados de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México.

8.1.10 Precisión de las lecturas de edad

El porcentaje de acuerdo entre lectores para la lectura final fue de 71.6%. El CV y APE para el lector uno fue 6.39 y 9.04, respectivamente; mientras que para el lector dos fue CV= 4.11 y APE= 5.81, por lo que sus lecturas se utilizaron para la estimación del crecimiento individual. La prueba de simetría de Bowker mostró que las lecturas entre lectores fueron simétricas respecto a la diagonal principal ($X^2= 16.52$, $p = 0.19$) (Figura 17).

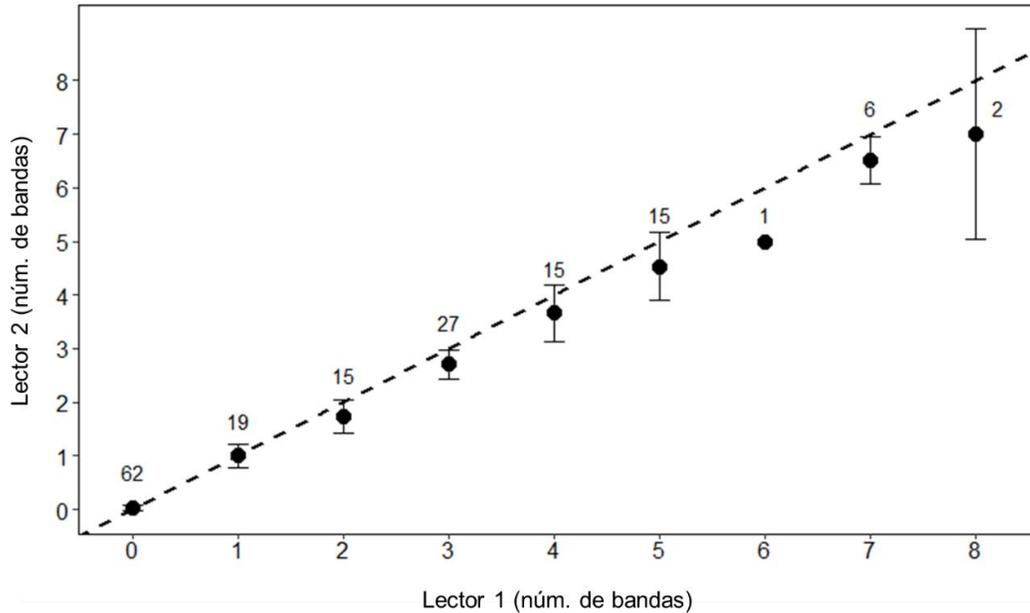


Figura 17. Porcentaje mensual de incremento marginal de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México. Los puntos representan el promedio del incremento marginal. Las barras representan el error estándar. Los números sobre las barras corresponden al número de vértebras en las que las lecturas coincidieron.

8.1.11 Periodicidad de formación de bandas de crecimiento

Los organismos de grupo de edad 0 fueron descartados para la estimación del incremento marginal, ya que no contaban con el par de bandas de crecimiento totalmente formado. El mayor porcentaje de bordes opacos se tuvo en el mes de agosto, mientras que la mayor presencia de bordes hialinos se registró en los meses de febrero y mayo. En el mes de enero no se obtuvo ninguna muestra, y en los meses de abril y diciembre solo fue posible obtener uno y tres organismos, respectivamente. Por lo que faltó información para completar el porcentaje de bordes durante el año (Figura 18). Debido a que existe una gran proporción de bordes opacos durante casi todo el año, no fue posible definir la temporalidad de formación de las bandas.

Por otro lado, el valor más alto del incremento marginal se registró en el mes de noviembre (Figura 19), sin embargo, no fue posible definir el periodo de formación de las bandas de crecimiento, debido a que en ninguno de los meses se tuvo un valor cercano a 1. Debido a lo anterior, se asumió una temporalidad de formación anual, de acuerdo

con lo reportado previamente para la especie en el norte del GOM y Atlántico de Estados Unidos por Parsons (1993) Carlson y Parsons (1997) y Frazier *et al.* (2014).

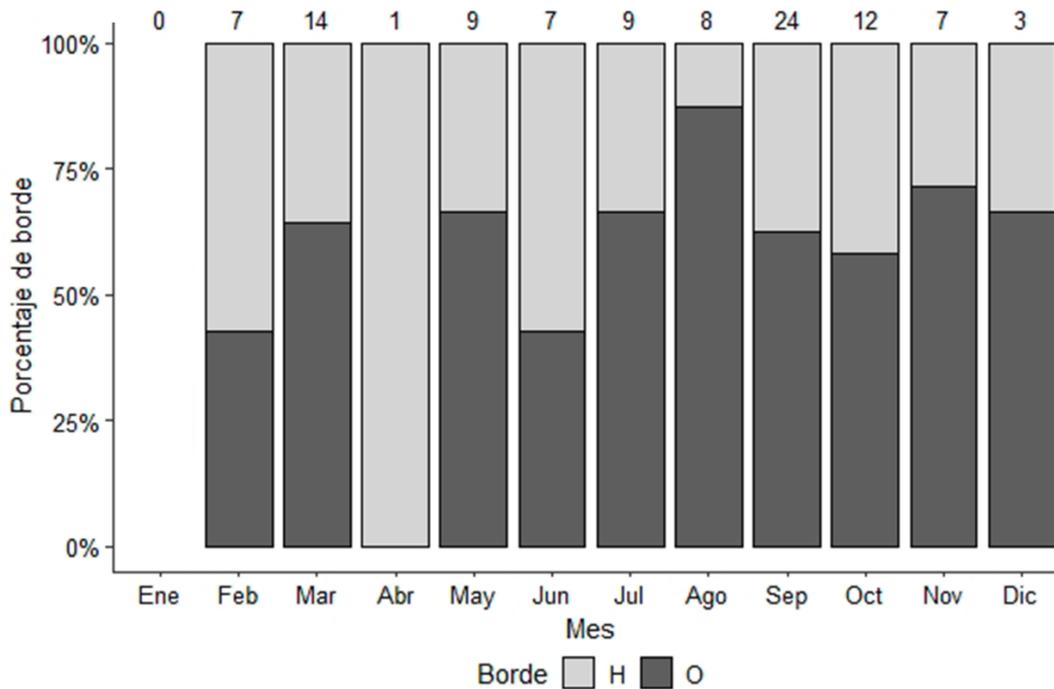


Figura 18. Porcentaje mensual de ocurrencia de bordes hialinos (H) y opacos (O) de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México. Los números sobre las barras representan el número de vértebras por mes a las que se les determinó el borde.

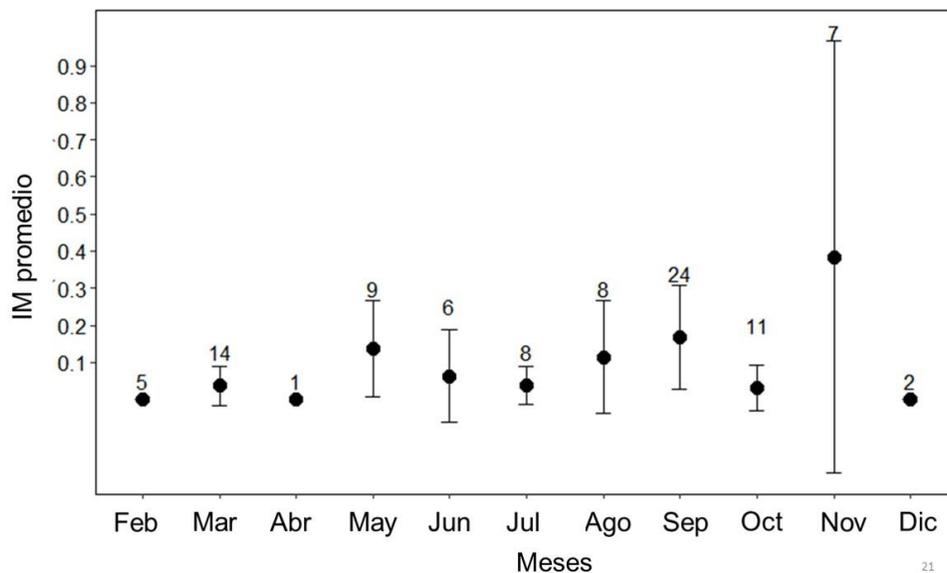


Figura 19. Promedio mensual de incremento marginal de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México. Los puntos negros representan el promedio mensual del incremento marginal; las barras son la desviación

estándar; los números sobre las barras representan el número de vértebras utilizadas para la estimación del incremento marginal por cada mes.

8.1.13 Estructura de edades

Los individuos de *S. tiburo* tuvieron edades de 0 a 8 años para las hembras y de 0 a 5 años para los machos. En la distribución de frecuencia por edades se observó que la muestra se encuentra dominada por organismos de edad 0, los cuales representan el 37% del total de organismos. Así mismo, es posible observar que las edades máximas estimadas son mayores que las de los machos (Figura 20).

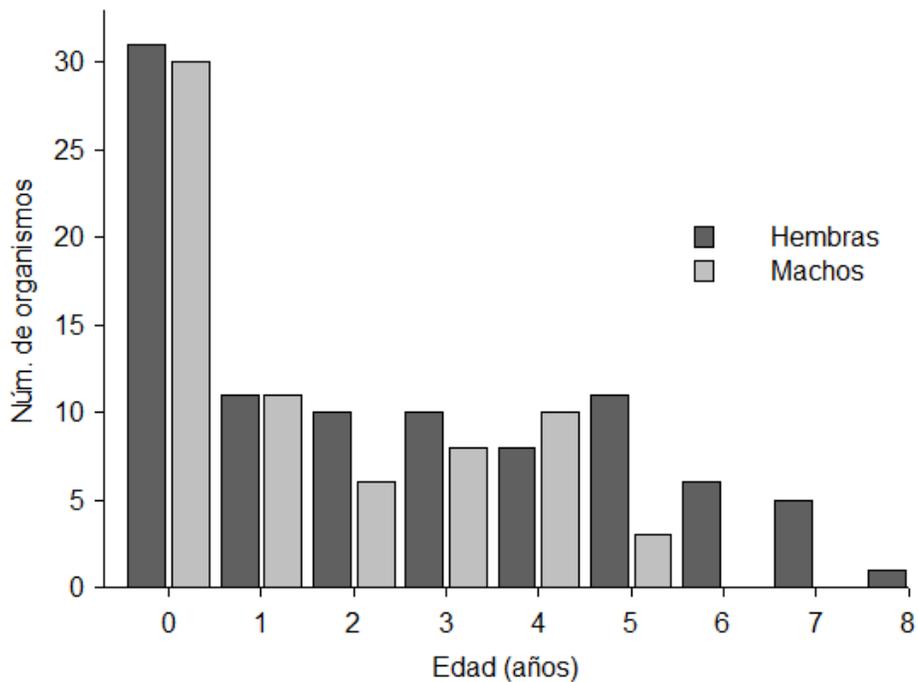


Figura 20. Estructura de edades de hembras y machos de *S. tiburo* del sureste del Golfo de México.

8.1.14 Crecimiento y modelos de crecimiento

Las hembras alcanzan longitudes mayores que los machos, sin embargo, tuvieron tasas de crecimiento más lentas. De acuerdo con el criterio de información de Akaike, el modelo de Gompertz fue el que tuvo un mejor ajuste a los datos para ambos sexos, por lo tanto, se eligió como el modelo más adecuado (Tabla 4), cuyos parámetros de crecimiento fueron $L_{\infty} = 113$ cm, $k = 0.49/\text{años}$, $L_0 = 39$ cm, y $L_{\infty} = 83.6$ cm, $k = 0.8/\text{años}$, $L_0 = 40.2$ cm para hembras y machos, respectivamente

Hubo diferencia significativa entre las curvas de crecimiento de machos y hembras, de acuerdo con el análisis de la suma de cuadrados residuales ($F_{156} = 8.814$, $p < 0.05$) por lo que los parámetros se estimaron para cada sexo por separado. Las curvas de crecimiento individual por sexo se muestran en la figura 21.

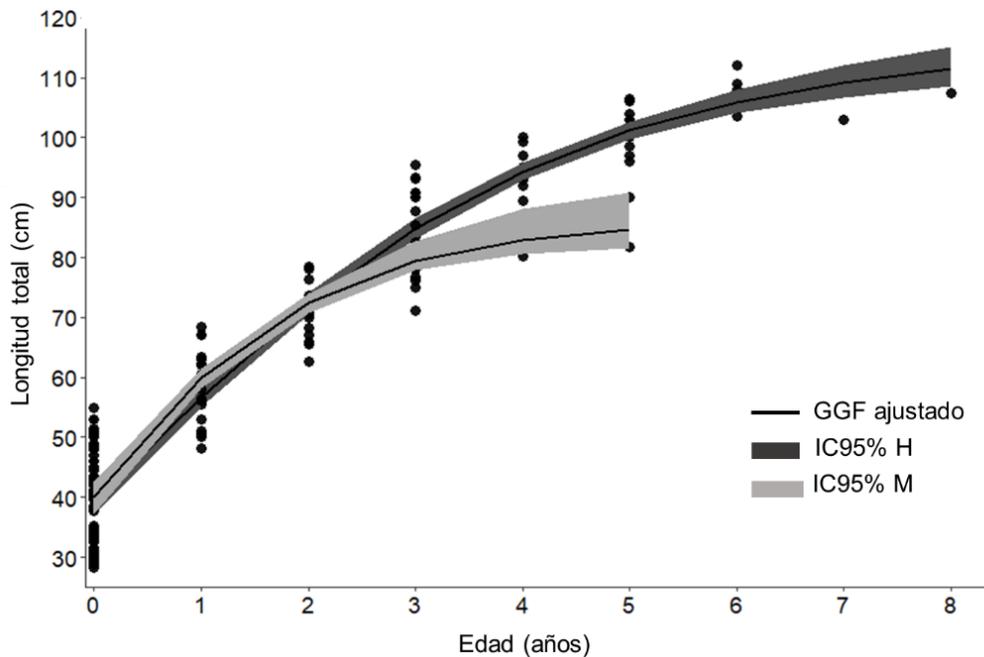


Figura 212. Curva de crecimiento de hembras (H) y machos (M) de *S. tiburó* generada a partir del modelo de Gompertz (GGF). Los puntos negros representan las longitudes a los diferentes grupos de edad observados.

Tabla 4. Parámetros de crecimiento estimados para hembras y machos de *S. tiburó* del sureste del Golfo de México, así como los resultados del criterio de información de Akaike. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy (VBGF), modelo de Fabens (FGF), modelo de crecimiento de Gompertz (GGF).

Modelos	Parámetros				Akaike			
	LT _∞ (cm)	k (año ⁻¹)	t ₀ (años)	L ₀ (cm)	AIC	ΔAIC	w _i	n
Hembras								
VBGF	118.9 (IC _{95%} = 107-127)	0.32 (IC _{95%} = 0.22-0.38)	-1.25 (IC _{95%} = -1.19-0.4)		2.57	0.1	0.33	94
FGF	118.9 (IC _{95%} = 107-127)	0.32 (IC _{95%} = 0.24-0.41)		39.1 (IC _{95%} = 24-49)	2.57	0.1	0.33	94
GGF	113 (IC _{95%} = 98-121)	0.49 (IC _{95%} = 0.39-0.61)		39 (IC _{95%} = 26-49)	2.53	0	0.34	94
Machos								
VBGF	85.1 (IC _{95%} = 81-102)	0.61 (IC _{95%} = 0.53-0.71)	-1.04 (IC _{95%} = -1.16-0.6)		2.78	0.0012	0.33	68
FGF	85.1 (IC _{95%} = 76-95)	0.61 (IC _{95%} = 0.44-0.81)		40 (IC _{95%} = 32-46)	2.78	0.0012	0.33	68
GGF	83.6 (IC _{95%} = 76-93)	0.8 (IC _{95%} = 0.6-1.04)		40.2 (IC _{95%} = 37-42)	2.77	0	0.33	68

9. DISCUSIÓN

El presente estudio es el primero en estimar los parámetros de edad y crecimiento de *R. terraenovae* y *S. tiburo* mediante el conteo de bandas de crecimiento en vértebras y que usa un enfoque multimodelo para seleccionar la función que mejor describe la relación edad-longitud de las especies. Las muestras colectadas provinieron de puntos de venta, así como de pesquerías con distintas artes de pesca. De la pesquería artesanal de arrastre camaronero fue posible obtener las tallas más pequeñas, ya que la luz de malla de estas es chica (2.5 cm), lo que nos permitió tener representada la parte inicial de la estructura de tallas. Es por esto por lo que en esos meses se obtuvo una menor cantidad de muestras para ambas especies, lo que se vio reflejado en los análisis de incremento marginal y de tipo de borde.

9.1 Estructura de tallas

La estructura de tallas de *R. terraenovae* en el presente estudio tuvo un intervalo de 33.7 a 103.5 cm LT, con promedio de 72 cm LT. La talla máxima registrada es menor comparada con la que ha sido reportada previamente para la especie en el sureste del GOM (Márquez-Farías y Castillo-Géniz 1998; Zea-de la Cruz 2012; Martínez-Cruz *et al* 2012; Bada-Sánchez 2018; Lara-Mendoza 2020) donde los autores encontraron tallas que van de los 30 a los 114 cm LT.

Para el caso de *S. tiburo*, las tallas registradas estuvieron en el intervalo de 28.2 a 112.1 cm LT, con promedio de 70 cm LT. La talla máxima es inferior a la reportada por Palacios-Hernández *et al.* (2020), la cual fue de 122 cm de LT, aunque organismos de este tamaño parecieran no ser tan comunes, puesto que durante el período de 2007 a 2014 los autores solo registraron una hembra de esa longitud. Además, Lara-Mendoza (2020), durante 2016-2019 registró una talla máxima de 113 cm LT en Tabasco y Campeche.

Si bien para ambas especies en el presente estudio la talla promedio se encuentra por debajo de la talla de madurez, Martínez-Cruz (2017) encontró que el 87% de los organismos de *R. terraenovae* capturados en las pesquerías tanto dirigidas como

incidentales en Campeche son maduros, mientras que para el caso de *S. tiburo* el 63% de estos se encuentran en dicho estadio. Estas diferencias en el promedio de las tallas pueden deberse al esfuerzo realizado por obtener las vértebras de los organismos de menor talla, por lo que puede haber un sesgo en el promedio debido a los muestreos.

Así mismo, a pesar de que la mayoría de los organismos más pequeños se obtuvieron de la pesca incidental en las redes de arrastre camaronero, esta representa solamente el 0.15 y 0.20% de la captura para *R. terraenovae* y *S. tiburo* respectivamente (Lara-Mendoza 2020).

La falta de los organismos más grandes en nuestros muestreos puede deberse a una limitación del número de monitoreos realizados, así como a las dificultades para obtener las muestras de estos, pero también al efecto que la pesca tiene sobre las poblaciones. Acevedo *et al.* (2007) mencionaron que la pesca puede tener efectos directos en la estructura de tallas, edad y abundancia de los elasmobranquios, lo que podría explicar la ausencia de organismos más grandes en la actualidad. De cualquier manera, se extiende la recomendación de incluir en la medida de lo posible las tallas más grandes para futuros estudios.

9.2 Viabilidad de las vértebras para la determinación de la edad

Las vértebras de *R. terraenovae* y las de *S. tiburo* son adecuadas para la determinación de la edad y estimación de los parámetros de crecimiento, ya que se encontró un coeficiente de correlación elevado entre el diámetro de la vértebra y la LT, lo que indica un crecimiento proporcional entre el tamaño de la estructura y los organismos.

Ridewood (1921) documentó que existe un crecimiento concéntrico en los centros vertebrales de la mayoría de los elasmobranquios, mientras que Clement *et al.* (1992), determinó que el incremento en las estructuras ocurre mediante la mineralización de la intermedialía, así como del *corpus calcareum*; además de que el centro de la vértebra crece únicamente debido a la depositación de calcio, que no hay evidencia de reabsorción del material, y que la forma de doble cono de las vértebras permite que el aumento de la longitud del organismo y de la circunferencia vertebral sea simultaneo.

Por su parte, Officel *et al.* (1996), mencionan que los lugares de los que se toman las vértebras tienen efectos estadísticamente significativos en los conteos de edad para algunas especies, mientras que Cailliet *et al.* (1983) recomiendan el uso de vértebras torácicas, ya que las caudales tienden a ser más pequeñas. Si bien Domínguez-Reza (2017) no encontró diferencias en los conteos entre las vértebras caudales y cervicales de *Heterodontus francisci* y Piercy *et al.* (2006), no encontraron diferencias en el número de bandas de crecimiento entre las vértebras cervicales y torácicas de *Carcharhinus plumbeus* y *C. limbatus*, se ha demostrado que para algunas especies de la familia Carcharhinidae existen diferencias en las estimaciones de edad dependiendo de la región de la que se tomen las vértebras (Natanson *et al.*, 2018).

Lo anterior resalta la importancia de estandarizar la región corporal de la que se extraen las estructuras, ya que un muestreo sistemático finalmente conduce a estimaciones comparables. En el presente estudio, se colectaron sistemáticamente las vértebras de debajo de la primera aleta dorsal, que son consideradas las de mayor tamaño.

9.2 Precisión de las lecturas de edad

Debido a que la precisión no depende únicamente de las habilidades del lector, puesto que factores como su experiencia, las características biológicas de la especie, y las características de la estructura influyen en el resultado, no existe un valor objetivo para dichos índices; sin embargo, valores del CV y APE por debajo de 7.6 y 5.5%, respectivamente, pueden ser considerados como puntos de referencia de una buena precisión, aunque la mayoría de los estudios de edad superan el 10% (Campana 2001).

Adicionalmente, Cailliet y Goldman (2004) mencionaron que el uso de pruebas de simetría como la de Bowker (1984), y la de sesgo propuesta por Campana *et al.* (1995) deben usarse para probar si existe un sesgo sistemático o aleatorio en las lecturas de edad, independientemente de la precisión.

De acuerdo con lo anterior, los valores de APE y CV de *R. terraenovae* y *S. tiburo* intra e inter-lectores en el presente estudio se encuentran dentro de los límites

considerados para una buena precisión, además de que el porcentaje de acuerdo de las lecturas definitivas del segundo lector (75.5% para *R. terraenovae* y 71.6% para *S. tiburo*), así como entre lectores (72% para ambas especies) fueron superiores a lo reportado previamente por otros autores para *R. terraenovae* (Loefer y Sedberry 2003) y *S. tiburo* (Frazier *et al.*, 2014).

9.3 Periodicidad de formación de bandas de crecimiento

El análisis de incremento marginal es uno de los métodos más comunes utilizados para establecer la periodicidad de la formación de las bandas, debido a que requiere un número moderado de muestras, además de su bajo costo. Sin embargo, presenta dificultades relacionadas particularmente con la definición de los márgenes (Vitale *et al.* 2019), puesto que en algunos casos a medida que los organismos crecen se vuelve más complicado diferenciar las bandas de crecimiento, ya que el espacio entre las bandas se vuelve más estrecho, lo que dificulta su identificación (Campana 2001).

En el presente estudio, dicho análisis no mostró una tendencia clara de formación de bandas de crecimiento para ninguna de las dos especies. Okamura *et al.* (2013) mencionan que la mayoría de los artículos publicados de estimación de edad en peces asumen una depositación anual, aunque no necesariamente lo comprueben. Sin embargo, tanto para *R. terraenovae* como para *S. tiburo* existe evidencia previa que permite asumir un ciclo anual en la formación de las bandas de crecimiento, ya que esto ha sido documentado previamente para ambas especies. Diversos autores encontraron una depositación anual, donde la banda hialina se forma en los meses de otoño/ invierno para *R. terraenovae* en el norte del GOM Parsons (1985), Branstetter (1987), Carlson y Baremore (2003) y Loefer y Sedberry (2003) similar a lo que ocurre con *S. tiburo* en la misma región y en el Atlántico de Estados Unidos (Parsons 1993; Carlson y Parsons 1997; Frazier *et al.* 2014).

Henderson (2006) menciona que en organismos que habitan en aguas templadas generalmente se establece una depositación anual bastante clara, mientras que en organismos tropicales es posible que no ocurran o que sea complicado determinarlo. De acuerdo con Yáñez-Arancibia y Day (2004), en el GOM existen tres macro regiones muy

bien diferenciadas debido a la temperatura del agua; 1. GOM templado-cálido que abarca la región norte, 2. GOM tropical, hacia el sur de este y 3. La costa caribeña de México.

Para ambas especies, los estudios previos fueron realizados en la región 1, mientras que el presente estudio fue llevado a cabo en la región 2. La principal diferencia entre ambas se debe a la temperatura superficial del agua. Mientras que para la primera varía entre 28 a 30° C en verano y de 14 a 24° C en invierno, en la segunda se mantiene entre 35 y 36° C durante gran parte del año, además de que existe una alta carga de nutrientes por la descarga de ríos como el Palizada y Grijalva-Usumacinta, así como por surgencias locales (Yáñez-Arancibia y Day 2004).

Puesto que ambas especies en el presente estudio habitan en aguas tropicales, y debido a las diferencias en la temperatura antes mencionadas, se podría explicar por qué para ninguna de las dos fue posible validar la periodicidad de depositación de bandas con el incremento marginal, ni mediante el análisis de borde, además de que otros factores también influyen en la determinación de la depositación, como que organismos de una misma cohorte nazcan en diferentes periodos (Lessa *et al.*, 2006). Esto último podría ocurrir para ambas especies, puesto que para *R. terraenovae* Lara-Mendoza (2018) y Martínez-Cruz (2018) registraron la presencia de neonatos de mayo a noviembre. Mientras que para *S. tiburo* Lara-Mendoza (2020) encontró hembras grávidas y posparto durante gran parte del año (enero-noviembre), sin embargo, registró la mayor actividad reproductiva en los meses de mayo y agosto.

Resultados similares han sido reportados por Lessa *et al.* (2006), quienes no pudieron validar la periodicidad con el incremento marginal de cinco especies de tiburones (*C. porosus*, *Isogomphodon oxyrinchus*, *C. signatus*, *Prionace glauca* y *C. longimanus*) de aguas ecuatoriales de Brasil, debido a que no encontraron diferencias en el incremento marginal a lo largo del año. Los autores atribuyen esto a tener muestras de un período de tiempo largo, ciclos de reproducción de las especies largos (comunes en peces de latitudes bajas), y que los distintos grupos de edad forman bandas en diferentes períodos, además por la influencia de la temperatura en la formación de bandas.

9.4 Edad estimada

Basado en el conteo de bandas de crecimiento, la edad máxima estimada de *R. terraenovae* en el presente estudio fue de 7 años para ambos sexos. Esta es menor comparada con la reportada en estudios previos como el de Branstetter (1987), quien reportó una edad máxima de 8-10 años. Sin embargo, el autor asumió estas edades considerando que la especie alcanza tallas de hasta 110 cm, ya que en su estudio el organismo más longevo (5.5 años) al que le determinó la edad midió 100 cm LT. En su estudio, la falta de organismos de tallas mayores pudiera deberse al bajo número de muestras utilizadas (N = 21).

En el presente estudio, a ocho organismos de *R. terraenovae* con un intervalo de tallas entre 95-102.5 cm LT se les determinó una edad de 5 años, lo cual es similar a lo observado por Branstetter (1987). A pesar de que existe una concordancia en la estimación de la edad con ese estudio, las edades máximas determinadas en el presente estudio son menores a las reportadas por Carlson y Baremore (2003) (9.5 años para hembras) y Loefer y Sedberry (2003) (11 años) para el norte del GOM y el Atlántico de Estados Unidos, respectivamente.

Diferencias en la edad, así como en los parámetros de crecimiento entre organismos del norte del GOM y el Atlántico de Estados Unidos fueron documentados por SEDAR (2007), donde encontraron que los organismos del Atlántico son más longevos y tienen tasas de crecimiento más lentas que los del GOM. Así mismo, se han observado diferencias en otros parámetros biológicos como la fecundidad, tamaño promedio de las crías, tallas de madurez, tanto para la especie (Driggers *et al.* 2020), como para otras especies del género como *R. lalandii* (Macedo *et al.* 2012). Las diferencias han sido relacionadas principalmente con la temperatura, y por lo tanto con las latitudes en las que habitan los organismos, además de diferencias espaciales en la abundancia de presas (Tovar-Ávila 2007). Adicionalmente, se ha comprobado que especies que habitan en aguas más frías, generalmente tienen un crecimiento más lento y suelen ser más longevas que aquellas de aguas cálidas (Henderson 2006).

Esto ha sido demostrado en especies como *C. falciformis* de Brasil por Santander-Neto *et al.* (2021). Los autores encontraron similitudes en el crecimiento de los

organismos de su área de estudio con los del Banco de Campeche, sin embargo, el crecimiento y la longevidad fueron menores comparados con tiburones del norte del GOM.

La edad máxima estimada en el presente estudio para *S. tiburo* (8 años), es similar a lo documentado por SEDAR (2007), donde determinaron una edad máxima de 7.5 años para la especie en el este del GOM. Sin embargo, se ha demostrado que los organismos del Atlántico de Estados Unidos son más longevos, alcanzan tallas mayores y crecen más lento que los del GOM, con edades máximas de hasta 17 años para hembras y 16 años para machos (Frazier *et al.* 2013; Frazier *et al.* 2014). Estas diferencias tan marcadas solo se han observado para *S. tiburo* (Frazier *et al.* 2020), donde también la LT, y la longitud de madurez aumentan con la latitud, además de que estudios de marcaje indicaron que los organismos del Atlántico y el GOM no se mezclan, por lo que podrían tratarse de poblaciones diferentes (Driggers *et al.*, 2014).

Además de lo anterior, análisis genéticos como los de Escatel-Luna *et al.* (2015) y Díaz-Jaimes *et al.* (2020), han demostrado que existen diferencias genéticas entre organismos del sureste del GOM, norte del GOM y la parte del Atlántico de Estados Unidos, lo que indica que existen tres stocks completamente diferenciados. Por lo tanto, la variación latitudinal de los parámetros biológicos, la adaptación localizada a las condiciones ambientales y los contrastes genéticos pueden explicar las diferencias mencionadas. Además, Cailliet y Goldman (2004), sugieren que los sesgos espaciotemporales, así como las técnicas empleadas para la determinación de la edad también pueden explicar las diferencias.

9.5 Enfoque multimodelo

Los tres modelos ajustados a los datos de *R. terraenovae* en el presente estudio estimaron parámetros similares, sin embargo, de acuerdo con el AIC el modelo que mejor se ajustó a los datos fue el de Gompertz, corroborando lo mencionado por Smart (2021) y Kwang-Ming *et al.* (2020). Además, los parámetros de crecimiento estuvieron dentro del intervalo de los que han sido reportados con anterioridad para la especie en el GOM y el

Atlántico (Branstetter, 1987; Carlson y Baremore 2003; Loefer y Sedberry 2003; SEDAR 2007). Las tallas máximas registradas para hembras (103.5 cm LT) y machos (101.5 cm LT) en el presente estudio fueron muy similares, además de que no se encontraron diferencias significativas en las curvas de crecimiento entre sexos. De acuerdo con Macedo *et al.* (2012), no es muy común encontrar especies de elasmobranquios en las que los machos alcancen longitudes mayores que las hembras, o como en el caso de *R. terraenovae* que estas sean estadísticamente iguales.

Sin embargo, Parsons (1985), Carlson y Baremore (2003), Loefer y Sedberry (2003), así como SEDAR (2007), no encontraron diferencias significativas en el crecimiento entre sexos, lo que parece indicar que no existe dimorfismo sexual para esta especie. Esto también ha sido documentado para *R. lalandii* que no presenta diferencias en el tamaño entre machos y hembras, así como entre la relación de la LT y el tamaño de la vértebra (Lessa *et al.* 2009; Macedo *et al.* 2012), por lo que esto podría ser una característica propia de las especies del género.

Para *S. tiburo*, de acuerdo con el AIC, el modelo que mejor se ajustó a los datos de machos y hembras fue el de Gompertz. La L_{∞} (LT asintótica) estimada las hembras ($L_{\infty} = 113$ cm LT), es similar a la determinada por Lombardi-Carlson (2007) en el este del GOM. Sin embargo, la constante de crecimiento k (0.49 años) fue más alta que la reportada en estudios previos. En el caso de los machos, la L_{∞} ($L_{\infty} = 83.6$) también fue parecida a lo estimado por Lombardi-Carlson (2007), mientras que la k (0.80 años) es superior a la encontrada en estudios previos, tal como ocurre con las hembras.

Esto posiblemente se deba a que los organismos expuestos a temperaturas cálidas tienen un metabolismo más elevado, por lo que crecen más rápido, sin embargo, este gasto energético puede limitar el crecimiento somático y reproductivo (Parsons 1993), lo que podría explicar por qué los organismos que habitan en aguas templadas del norte del GOM y el Atlántico de Estados Unidos son más grandes y longevos que los del presente estudio.

Por otra parte, se encontró diferencia estadísticamente significativa entre las curvas de crecimiento de machos y hembras. Esto se debe a que las hembras alcanzan tallas mayores que los machos, además de que tienen una tasa de crecimiento más lenta.

Este dimorfismo sexual ha sido reportado previamente para la especie (Lombardi-Carlson *et al.* 2003; Frazier *et al.* 2013; Frazier 2014). Esta diferencia es común en elasmobranchios y es parte de una adaptación a la viviparidad, puesto que entre mayor es el tamaño de las hembras, igualmente aumenta el tamaño en la cavidad abdominal y por lo tanto la capacidad de albergar un mayor número de crías (Branstetter 1987; Cortés 2000).

Recientemente, Olmeda-de la fuente *et al.* (2020) determinaron los parámetros de crecimiento individual de *S. tiburo* del oeste del GOM, mediante un análisis multinomial y el enfoque multimodelo. Ajustaron 14 modelos, dos de los cuales tuvieron un buen ajuste a los datos de acuerdo con el AIC. Cada uno contó con 4 y 5 parámetros. Sin embargo, uno de los criterios del AIC que se basa en la bondad de ajuste de estos a los datos es penalizar la cantidad de parámetros empleados, ya que se espera un mejor ajuste a mayor cantidad de ellos. Además, no solo se debe tomar en cuenta el desempeño del modelo, sino que los parámetros estimados deben ser realistas y acordes con la biología de la especie (Guzmán-Castellanos *et al.* 2014).

En ese sentido, los autores estimaron una $L_{\infty} = 105.96$ cm para las hembras y $L_{\infty} = 122.2$ y 132.6 cm para los machos, por lo que, a pesar de que la L_{∞} de las hembras se encuentra dentro de lo estimado previamente para la especie (Carlson y Parsons 1997; Frazier *et al.* 2014), la L_{∞} para los machos no es congruente con el crecimiento de la especie, ya que los machos crecen menos que las hembras. Lo anterior puede deberse al análisis multimodal usado en lugar de usar conteos de bandas en vértebras.

9.6 Uso de los parámetros de edad y crecimiento e implicaciones en el manejo pesquero

Los estudios de edad y crecimiento son necesarios para la evaluación poblacional de las especies, y la selección del modelo con el que se estima el crecimiento puede influenciar posteriormente en la precisión de las evaluaciones, impactando finalmente en la toma de decisiones para el manejo y promover la conservación de las especies (Matta *et al.* 2017; Kwang-Ming 2021). Ejemplos de ello se tienen en el noreste del Océano

Pacífico, donde especies como *Raja rhina*, *R. palmífera* y *Squalus suckleyi* han sido evaluadas mediante modelos estructurados por edad, los cuales también incorporan datos de edad de madurez, edad máxima y mortalidad, con los resultados de dichos estudios se emitieron recomendaciones para la captura de las especies mencionadas, además de que en ambos casos las evaluaciones mostraron que no están sujetas a sobrepesca (Gertseva y Schirripa, 2008; Ormseth, 2016).

De acuerdo con lo anterior, es necesario realizar estudios de edad y crecimiento regionales, que posteriormente permitan la estimación de otros parámetros como el reclutamiento, longevidad, mortalidad, los cuales contribuyen en el manejo y la explotación racional de los recursos (Campana 2015). Tanto para *R. terraenovae* como para *S. tiburo* se han llevado a cabo análisis demográficos en el GOM. Sin embargo, estos estudios fueron realizados hace más de 20 años, donde las condiciones pesqueras y ambientales seguramente eran distintas a las actuales, además de que la información de edad que incorporaron fue la estimada para organismos del norte del GOM.

Como se ha planteado anteriormente, para ambas especies existen diferencias regionales en la edad, parámetros de crecimiento, madurez y a nivel genético, por lo que la estimación de estos parámetros debería realizarse regionalmente, ya que con el uso de información de otras áreas se podrían obtener evaluaciones sesgadas. Estudios recientes (Bada-Sánchez *et al.* 2019; Lara-Mendoza 2020, Medina-Guzmán 2020; Martínez-Candelas *et al.* 2020), se han visto forzados a realizar evaluaciones preliminares como análisis demográficos solo bajo escenarios de mortalidad natural, así como a utilizar métodos de evaluación de pesquerías con datos limitados, como los análisis de productividad y susceptibilidad (PSA), e indicadores basados en la composición de las tallas de las capturas, debido a la escasez de información regional y actualizada de edad y crecimiento para ambas especies en el sureste del GOM. En ese sentido, el presente estudio es el primero en aportar información de edad y crecimiento, que permitirá conocer el estado de las poblaciones de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en la región, el cual podrá ser empleado para la mejora del manejo pesquero.

Con base en lo anterior, es necesario realizar la evaluación del stock de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en el sureste del GOM, ya sea mediante modelos estructurados

por edad, análisis demográficos o de población virtual, con los que se determine la vulnerabilidad y el estado actual, así como actualizar las medidas de manejo existentes, como la norma oficial mexicana (NOM-029-PESC-2006) y el plan de manejo publicado recientemente (DOF 2022). Asimismo, contar con información del estado de las poblaciones de ambas especies en el sureste del GOM, permitirá que esta sea utilizada para la actualización del estatus global de estas en la IUCN. Finalmente, para la mejora del aprovechamiento de los recursos pesqueros a largo plazo es necesario incorporar en estudios futuros una perspectiva de manejo socioecológica, donde además de los aspectos biológicos y ecológicos se incorporen otros aspectos socioeconómicos asociados a la pesquería (Hilborn *et al.* 2015).

10. CONCLUSIONES

Las vértebras de *R. terraenovae* y *S. tiburo* son adecuadas para la estimación del crecimiento debido a que estas crecen proporcionalmente al tamaño del organismo.

La edad estimada para *R. terraenovae* fue igual para machos y hembras (7 años), mientras que para *S. tiburo* las hembras fueron más longevas (8 años para las hembras y 5 años para los machos).

No se encontraron diferencias en el crecimiento entre machos y hembras de *R. terraenovae* en el sureste del GOM.

Al igual que en estudios previos, las curvas de crecimiento evidenciaron que las hembras de *S. tiburo* tuvieron tallas mayores que los machos, además de un crecimiento más lento.

El modelo de Gompertz es el que mejor se ajusta a los datos para la estimación de los parámetros de crecimiento individual de machos y hembras de *R. terraenovae* y *S. tiburo*.

R. terraenovae y *S. tiburo* tienen un crecimiento rápido al igual que otras especies de tiburones pequeñas, y un crecimiento acelerado comparado con especies que alcanzan tallas grandes y de mayor longevidad.

Los stocks de *R. terraenovae* y *S. tiburo* del sureste del GOM deben ser considerados aparte de los del norte del Golfo de México y el Atlántico, debido a las diferencias en la edad y las tasas de crecimiento, así como a las diferencias ambientales entre regiones.

11. LITERATURA CITADA

- Acevedo K, Bohórquez-Herrera J, Moreno F, Moreno C, Molina E, Grijalba-Benedeck M, Gómez-Chanchong P. 2007. Sharks and rays (Subclass Elasmobranchii) discarded from comercial shrimp trawlers at the Caribbean Sea of Colombia. *Acta Biol. Colomb.* 12 (2): 69-80.
- Anislado-Tolentino V. 2008. Demografía y pesquería del tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, (Griffith y Smith, 1834) (Pisces: Elasmobranchii) en dos provincias oceanográficas del Pacífico mexicano. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ba A, Diouf K, Guilhaumon F, Panfili J. 2015. Slow growth of the overexploited milk shark *Rhizoprionodon acutus* affects its sustainability in West Africa. *Journal of Fish Biology.* 87: 912-929. doi:10.1111/jfb.12764
- Bada-Sánchez E. 2018. Efecto interanual de la pesca artesanal en el stock y áreas de pesca del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* en el banco de Campeche. El Colegio de la Frontera Sur. San Francisco de Campeche, Campeche, México. Tesis de maestría.
- Bada-Sánchez E, Pérez-Jiménez JC, Martínez-Cruz LE, Méndez-Loeza I, Sosa-Cordero E. 2019. Fishery indicators during a predictable aggregation of Atlantic sharpnose sharks *Rhizoprionodon terraenovae* in the southern Gulf of Mexico: An alternative to assess a heterogeneous data-poor fishery. *Fish Manag Ecol.* 26:354–364. doi:10.1111/fme.12366.
- Baje L, Smart JJ, Chin A, White WT, Simpfendorfer CA. Age, growth and maturity of the Australian sharpnose shark *Rhizoprionodon taylori* from the Gulf of Papua. *Plos ONE.* 13(10).
- Beamish RJ, Fournier DA. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can J Fish Acuat Sci.* 38:982–983.

- Bowker JH. 1948. A test for symmetry in contingency tables. *J Am Stat Assoc.* 43(244):572–574.
- Bowman RE, Stillwell CE, Michaels WL, Grosslein MD. 2000. Food of northwestern atlantic fishes and two common species of squid. NOAA Tech. Memo. 138 p.
- Branstetter S. 1987. Age and Growth Validation of Newborn Sharks Held in Laboratory Aquaria, with Comments on the Life History of the Atlantic Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia*, Vol. 1987 (2): 291-300.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. Springer New York.
- Cailliet GM, Goldman KJ. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus M., editores. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press. p. 399–448.
- Cailliet GM, Smith WD, Mollet HF, Goldman KJ. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: The need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ Biol Fishes.* 77:211–228. doi:10.1007/s10641-006-9105-5.
- Cailliet GM, Martin LK, Kusher D, Wolf P, Welden BA. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs, in *Proceedings International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, Sharks*, Prince ED, and Pulos LM, Eds., NOAA Tech. Rep. NMFS 8:157-165.
- Campana SE. 2014. Age determination of elasmobranch with special reference to mediterranean species: a technical manual. General Fisheries Commission for the Mediterranean. 94.
- Campana SE. 2001. Accuracy, precision, and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J Fish Biol.* 59:197–242. doi:10.1006/jfbi.2001.1668.

- Campana SE, Annand MC, McMillan J. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans-Am Fisheries Soc.* 124:131–138.
- Carlson J, Charvet P, Blanco-Parra MP, Briones-Bell-Iloch A, Cardenosa D, Derrick D, Espinoza E, Morales-Saldaña JM, Naranjo-Elizondo B, Pacoureau N, *et al.* 2021. *Rhizoprionodon terraenovae*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T39382A124408927. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T39382A124408927>.
- Carlson J, Baremore IE. 2003. Changes in biological parameters of Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* in the Gulf of Mexico: evidence for density-dependent growth and maturity? *Marine and Fresh Water Research.* 54:227-234.
- Carlson J, Parsons GR. 1997. Age and growth of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the northwest Florida, with comments on clinal variation. *Environmental Biology of Fishes.* 50. 3331-341.
- Castillo-Géniz JL, Márquez-Farias JF, Rodríguez De La Cruz MC, Cortés E, Cid Del Prado A. 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: Towards a regulated fishery. *Mar Freshw Res.* 49:611–620. doi:10.1071/MF97120.
- Castro JI. 1983. The sarks of North American Waters. Texas. E.U.: Texas A&M University Press.
- Chang WYB. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can J Fish Aquat Sci.* 39:1208–1210.
- Chen Y, Jackson DA, Harvey HH. 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growht data. *Can J od Fish Aquat Sci.* 49:1228–1235.
- Chi-Chan MY, Sosa-Nishizaki O, Pérez-Jiménez JC. 2021. Potential distribution of critically endangered hammerhead sharks and overlap with the small-scale

- fishing fleet in the southern Gulf of Mexico. *Regional Estudios in Marine Science*. 46.
- Clement JG. 1992. Re-examination of the Fine Structure of Endoskeletal Mineralization in Chondrichthyans: Implications for Growth, Ageing and Calcium Homeostasis. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43:81-157.
- Clement JG, Officer RA, Dykes E. 1992. Three-dimensional Reconstruction of Shark Vertebrae: A Technique with Applications to Age and Growth Studies. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43:923-933.
- Compagno L, Dando M, Fowler S. 2006. *Guia de campo de los tiburones del mundo*.
- Compagno LJ V. 1984. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species to date. Part II (Carcharhiniformes)*. *FAO Fish Synopsis*. 4(125):251– 655.
- CONAPESCA-INP. 2004. *Plan de acción nacional para el manejo y conservación de tiburones, rayas y especies afines en México*. Mazatlán, México.
- CONAPESCA. 2017. *Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2017*. Mazatlán, Sinaloa, México.
- CONAPESCA. 2019. *Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2019 de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca*. Mazatlán, Sinaloa, México
- Corsso J, Gadig OBF, Caltabellota FP, Barreto R, Motta FS. 2020. Age and growth of two sharpnose shark species (*Rhizoprionodon lalandii* and *R. porosus*) in subtropical waters of the south-western Atlantic. *Marine and Freshwater Research*. 72:398-410.
- Cortés E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science*. 8 (4): 299-344.
- Cortés E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. *Fish Bull.* 93:57–66.

- Cortés E, Lowry D, Bethea D, Lowe CG. 2016. *Sphyrna tiburo* (Bonnethead Shark). *Sphyrna tiburo*. doi:<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.39387A2921446>
- De la Ianza-Espino G, Ortiz-Pérez M, Carbajal-Pérez JL. 2013. Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*. ISSN 0188-4611, Núm. 81, 2013, pp. 33-50
- Del Moral-Flores LF, Morrone JJ, Alcocer J, Pérez-Ponce De León G. 2016. Diversidad y afinidades biogeográficas de los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali) de México. *Rev Biol Trop*. 64(4):1469–1486. doi:10.15517/rbt.v64i4.22774.
- Del Moral-Flores LF, Ramírez-Antonio E, Angulo A, Pérez-Ponce De León G. 2015. *Ginglymostoma unami* sp. nov. (Chondrichthyes: Orectolobiformes: Ginglymostomatidae): una especie nueva de tiburón gata del Pacífico oriental tropical. *Rev Mex Biodivers*. 86(1):48–58. doi:10.7550/rmb.46192.
- Diario Oficial de la Federación. 2022. ACUERDO por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de Tiburones y Rayas del Golfo de México y Mar Caribe. SADER.
- Diario Oficial de la Federación. 2018. ACUERDO por el que se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. SEGOB. SAGARPA.
- Diario Oficial de la Federación. 2007. NORMA Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. SAGARPA.
- Diario Oficial de la Federación. 2000. ACUERDO por el que se aprueba la Carta Nacional Pesquera. SEMARNAT.
- Díaz-Jaimes P, Bayona-Vásquez NJ, Escatel-luna E, Uribe-Alcocer M, Pecoraro C, Adams HA, Frazier BS, Glenn TC, Babucci M. 2020. Population genetic divergence of bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic:

implications for conservation. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst.* 31:83-98.

Díaz-Jaimes P, Adams DH, Lurrabaquio-Alvarado NS, Escatel-Luna E. 2013. Preliminary mtDNA assessment of genetic stock structure of the bonnethead, *Sphyrna tiburo*, in the eastern Gulf of Mexico and northwestern Atlantic. SEDAR34- WP- 27:12.

Domínguez-Reza RH. 2017. Edad y crecimiento del tiburón perro (*Heterodontus francisci*) en la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California.

Driggers WB, Hoffmayer ER, Campbell MD, Jones CM, Hannan KM, Suilkowski JA. 2020. Spatial variability in the fecundity of Atlantic sharpnose sharks (*Rhizoprionodon terraenovae*) in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin.* 118 (1).

Driggers W, Frazier B, Adams DH, Campbell M. 2014. Site Fidelity of migratory bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* (L. 1758) to specific estuaries in South Carolina, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 459:61–69.

Escatel-Luna E, Douglas HA, Uribe-Alcocer M, Islas-villanueva V, Díaz-Jaimes P. 2015. Population genetic structure of the bonnethead *Sphyrna tiburo*, from the Western North Atlantic Ocean based on mtDNA sequences. *American Genetic Association. Journal of Heredity.* 355-365.

Fabens AJ. 1965. Properties and fitting of the Von Bertalanffy growth curve. *Growth.* 29(3):565–289.

Frazier BS, Driggers WB, Adams DH, Jones CM, Loefer JK. 2014. Validated age, growth and maturity of the bonnethead *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic Ocean. *J Fish Biol.* 85(3):688–712. doi:10.1111/jfb.12450.

Frazier BS, Adams DH, Driggers III WB, Jones CM, Loefer JK, Lombardi LA. 2013. Validated age and growth of the bonnethead (*Sphyrna tiburo*) in the western

- North Atlantic Ocean. SEDAR34-WP-07. SEDAR, North Charleston, SC. 29 pp.
- Froese R. 2004. Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish and Fisheries*. 5. 86-91.
- Gertseva V, Schirripa MJ. 2008. Status of the Longnose Skate (*Raja rhina*) off the continental US Pacific Coast in 2007. 131 pp.
- Goldman KJ. 2005. Age and Growth of Elasmobranchs Fishes. En: Musick JA, Bonfil R, editores. *Management Techniques for Elasmobranch Fisheries*. Roma: FAO. p. 76–102.
- 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. pp. 513-583.
- Guzmán-Castellanos A, Morales Bojórquez E, Balart EF. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranchios: la inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiológica* 24 (2):137-150.
- Haddon M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman & Hall.
- Harry AV, Simpfendorfer CA, Tobin AJ. 2010. Improving age, growth, and maturity estimates for aseasonally reproducing chondrichthyans. *Fisheries Research* 106: 393–403.
- Heist EJ, Musick JA, Graves JE. 1996. Mitochondrial DNA diversity and divergence among sharpnose sharks, *Rhizoprionodon terraenovae*, from the Gulf of Mexico and Mid-Atlantic Bight. *Fish. Bull.* 94:664-668.
- Henderson PA. 2006. The growth of tropical fishes. *The Physiology of Tropical Fishes*. 21.
- Hilborn R, Fulton EA, Green BS, Hartmann K, Tracey SR, Watson RA. 2015. When is a fishery sustainable?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72: 1-9.
- Hoening JM, Morgan MJ, Brown CA. 1995. Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. *Can J Fish Aquat Sci.* 52:364–368.

- Katsanevakis S, Maravelias CD. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*. 9: 178-187.
- Katsanevakis S. 2006. Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81: 229- 235.
- Kwang-Ming L, Chiau-Bin W, Wen-Pei T, Kuan-Yu S. 2021. Multi-Model Approach on Growth Estimation and Association With Life History Trait for Elasmobranchs. *Frontiers in Marine Science*. 8:591692. doi: 10.3389/fmars.2021.591692.
- Lagler KF, Bardach JE, Miller RR, May-Passino DR. 1977. *Ichthyology*. 2nd ed. John Wiley and Sons, New York. 506 p
- Lai HL, Liu HC. 1979. Age determination and growth of red snapper (*Lutjanus sanguinius*) in the North Australian Waters. *Acta Ocean Taiwanica*. 10:160–170.
- Lanssen H, Mendeley P. 2001. Virtual population analysis. A practical manual for stock assesment. FAO Fisheries technical paper. 400. Rome, FAO. 2001.
- Lara-Mendoza RE. 2018. Evaluación de las poblaciones de tiburones y rayas capturadas en pesquerías dirigidas e incidentales del litoral de Tabasco y sur de Campeche. Informe técnico. Documento Interno. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. Centro Regional de Investigación Pesquera de Ciudad del Carmen, Campeche.
- Lara-Mendoza RE. 2020. Puntos de referencia para la pesquería de tiburones y rayas del sureste del Golfo de México. Informe técnico. Documento Interno. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. Centro Regional de Investigación Pesquera de Ciudad del Carmen, Campeche.
- Lessa R, Santana FM, Batista V, Almeida Z. 2020. Age and growth of the daggernose shark, *Isogomphodon oxyrinchus*, from northern Brazil. *Mar. Freshwater Res*, 51. 399-47.

- Lessa R, Santana F, Silva de Almeida Z. 2009. Age and growth of the Brazilian sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii* and Caribbean sharpnose shark, *R. porosus* (Elasmobranchii, carcharhinidae) on the northern coast of Brazil (Maranhão). Pan- American Journal of Aquatic Sciences. 4(4):532-544.
- Lessa R, Santana F, Duarte-Neto P. 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. Environ Biol Fish. 77:309-315. DOI 10.1007/s10641-006-9111-7.
- Loefer JK, Sedberry GR. 2003. Life history of the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) (Richardson, 1836) off the southeastern United States. Fish Bull. 101:75–88.
- Lombardi-Carlson LA, Cortés E, Parsons GR, Mainre CA. 2003. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. Mar Freshw Res. 54:875–883.
- Lombardi-Carlson L.A. 2007. Life history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, from the eastern Gulf of Mexico. SEDAR 13-DW-24-V3.
- Macedo M, Sousa MF, Batista VS. 2012. Latitudinal disparity in the reproductive cycle of sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii* (Elasmobranchii: Carcharhinidae), in Atlantic waters off South America. Zoologia. 29 (5): 413–419
- Márquez-Farias F., Castillo-Geniz LJ. 1998. Fishery biology and demography of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the southern Gulf of Mexico. En: Fisheries Research. Vol. 39. p. 183–198.
- Márquez-Farías FJ, Castillo-Géniz JL, Rodríguez De La Cruz MC. 1998. Demography of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), in the Southeastern Gulf of Mexico. Ciencias Mar. 24(1):13–34.
- Martell SJD, Pine WE, Walters CJ. 2008. Parameterizing age-structured models from a fisheries management. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 65: 1586-1600.

- Martínez-Candelas I, Pérez-Jiménez JC, Espinoza-Tenorio A, McClenachan L, Méndez-Loeza I. 2020. Use of historical data to assess changes in the vulnerability of sharks. *Fisheries Research*. 226.
- Martínez-Cruz LE, Seca-Escalante JM, Maldonado-Martín JI, Oviedo-Pérez JL, González-Carranza L, Balam-Che LI. 2012. Caracterización de la pesquería de tiburón en la zona centro del estado de Campeche en 2010. V Simposium Nacional de Tiburones y Rayas. p. 66-67.
- Martínez-Cruz LE, Oviedo-Pérez JL. 2014. Opinión técnica sobre la propuesta de actualización de la temporada de veda para la captura de tiburones en el Golfo de México y mar Caribe. Instituto Nacional de Pesca. Dirección general Adjunta de Investigación Pesquera en el Atlántico.
- Martínez-Cruz LE. 2018. Investigación biología-pesquera de tiburones y rayas en el estado de Campeche, 2017. Informe técnico. Documento Interno. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. Centro Regional de Investigación Pesquera de Lerma, Campeche.
- Matta ME, Tribuzio CA, Ebert DA, Goldman KJ, Gburski CM. 2017. Age and Growth of Elasmobranchs and Applications to Fisheries Management and Conservation in the Northeast Pacific Ocean. *Advances in Marine Biology*. 77.
- Medina-Guzman EG. 2020. Evaluación del riesgo ecológico por efectos de la pesca de seis especies de tiburones de importancia comercial en el sureste del Golfo de México. (Tesis de licenciatura) Universidad Autónoma del Carmen. Facultad de Ciencias Naturales.
- Mohan PJ, Clark S. t., Schmid TH. 2004. Age And Growth of Captive Sharks. En: Smith M, Warmolts D, Thoney D, Hueter R, editores. *The Elasmobranch Husbandry Manual: Captive Care of Sharks, Rays and their Relatives*. Columbus, Ohio: Ohio Biological Survey. p. 201–226.
- Musick JA. 2005. Introduction. En: Fowler S., Cavanahg R., Cahmi M, editores. *Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. p. 461.

- Natanson LJ, Skomal GB, Hoffman SL, Porter ME, Goldman KJ, Serra D. 2018. Age and growth of sharks: do vertebral band pairs record age? *Marine and Freshwater Research*. 69 (9): 1440-1452. <https://doi.org/10.1071/MF17279>.
- Officer RA, Gason AS, Walker TI, Clement JG. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark (*Mustelus antarticus* and school shark, *Galeorhinus galeus*): implications for age determination. *Can Jour Of Fish and Aquatic Sciences*. 53: 1765-1777.
- Okamura H, Punt AE, Semba Y, Ichinokawa M. 2013. Marginal increment analysis: a new statistical approach of testing for temporal periodicity in fish age verification. *Journal of Fish Biology*. 82 (4).
- Olmeda-de la Fuente SE, Rodríguez-Castro JH, Ramírez-de León JA, Caballero-Rico FC, Rodríguez-Olmeda JA, Toledano-Toledano F. 2022. Modeling the Individual Growth of the Bonnethead Shark *Sphyrna tiburo* of the Western Gulf of Mexico Using the Multimodel Approach. *Fishes*. 7. <https://doi.org/10.3390/fishes7040157>.
- Ormseth. 2015. Assessment of the Skate Stock Complex in the Gulf of Alaska, Stock Assessment and Fishery Evaluation Reports for the Groundfish Resources of the Gulf of Alaska. North Pacific Fishery Management Council, Anchorage. 1497–1546 pp.
- Ortíz-Pérez MA, de la Lanza-Espino G. 2006. Diferenciación del espacio costero de México: Un inventario regional. 3a ed. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Palacios-Hernández D, Castillo-Géniz JL, Méndez-Loeza I, Pérez-Jiménez JC. 2020. Temporal and latitudinal comparisons of reproductive parameters in a heavily exploited shark, the bonnethead, *Sphyrna tiburo* (L. 1758), in the southern Gulf of Mexico. *J Fish Biol*. 97(1):100–112. doi:10.1111/jfb.14330.
- Palacios-Hernández E, Carrillo L, Meza-Romero SI, Ávalos-Cueva D. 2017. Variabilidad espacio temporal de la temperatura superficial. *Ra Ximhai*. 13(3):243–265.
- Parsons GR. 1983. An Examination of the Vertebral Rings of the Atlantic Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Northeast Gulf Science* 6(1).

- Parsons G. 1985. Growth and Age Estimation of the Atlantic Sharpnose Shark *Rhizoprionodon terraenovae*: a Comparison of Techniques. *Copeia*. 1:80–85.
- Parsons GR. 1993. Age determination and growth of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*: a comparison of two populations. *Mar Biol*. 117(1):23–31. doi:10.1007/BF00346422.
- Pérez-Jiménez JC, Mendez-Loeza I. 2015. The small-scale shark fisheries in the southern Gulf of Mexico: Understanding their heterogeneity to improve their management. *Fish Res*. 172:96–104. doi:10.1016/j.fishres.2015.07.004.
- Pérez-Jiménez JC, Méndez-Loeza I, Mendoza-Carranza M, Cuevas-Zimbrón E. 2012. Análisis histórico de las pesquerías de elasmobranchios del sureste del golfo de México. En: Sánchez JA, Chiapa-Carrara X, Brito-Pérez R, editores. Recursos acuáticos costeros del sureste. Volumen II. Vol. 2. p. 463–481.
- Ridewood WG. 1921. On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*. Vol. 210. Pp. 311-407
- Piercy AN, Ford TS, Levy FF, Snelson J. 2006. Analysis of variability in vertebral morphology and growth ring counts in two Carcharhinid sharks. *Environmental Biology of Fishes*. 77: 401-406.
- Pollom, R, Carlson J, Charvet P, Avalos C, Bizzarro J, Blanco-Parra MP, Briones Bell-Iloch A, Burgos-Vázquez MI, Cardenosa D, Cevallos A, Derrick D, et al. 2021. *Sphyrna tiburo* (amended version of 2020 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T39387A205765567. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021->
- Ba A, Diouf K, Guilhaumon F, Panfili J. 2015. Slow growth of the overexploited milk shark *Rhizoprionodon acutus* affects its sustainability in West Africa. *Journal of Fish Biology*. 87: 912-929. doi:10.1111/jfb.12764
- Bada-Sánchez E. 2018. Efecto interanual de la pesca artesanal en el stock y áreas de pesca del cazón *Rhizoprionodon terraenovae* en el banco de Campeche. El

Colegio de la Frontera Sur. San Francisco de Campeche, Campeche, México.
Tesis de maestría.

Santander-Neto J, Barreto R, Santana FM, Lessa RPT. 2021. Age, growth and demography of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the southwestern Atlantic. *Endangered Species Research*. 45:237-249.

SEMARNAT, 2018. Programa de Acción para la Conservación de las Especies Tiburones y Rayas, SEMARNAT/CONANP, México.

SEDAR. 2007. SEDAR 13 Stock Assessment Report: Small Coastal Shark Complex, Atlantic Sharpnose, Blacknose, Bonnethead, and Finetooth Shark. North Charleston, SC.

Smart JJ. 2021. Modernising fish and shark growth curves with Bayesian length-at-age models. *PLoS ONE* 16(2): e0246734.

Tovar-Ávila J, Walker TI, Day RW. 2007. Reproduction of *Heterodontus portusjacksoni* in Victoria, Australia: evidence of two populations and reproductive parameters for the eastern population. *Mar. Freshw. Res.* 58:956–965

Vitale F, Worsoe-Clausen L, Chonchúir G. Eds. 2019. Handbook of fish age estimation protocols and validation methods. ICES Cooperative Research Report. 306. 108 pp.

Von Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology* 10: 181–213.

Walker TI. 2005. Reproduction in Fisheries Science. En: Hamlett WC, editor. *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes*. Enfield, New Hampshire, USA.: Science Publishers, Inc. p. 82–127.

Yáñez-Arancibia A, Day JW. 2004. Environmental sub-regions in the Gulf of Mexico coastal zone: the ecosystem approach as an integrated management tool. *Ocean & Coastal Management* 47 (2004) 727–757

Zea-De la Cruz H. 2012. Estatus y evolución pesquera del tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson, 1836) en la costa central del estado de Veracruz. Universidad Veracruzana. Veracruz, México. Tesis de maestría. Pp. 78.

12. ANEXOS

Anexo I. Artículo derivado de la tesis

Artículo sometido a la revista *Regional Studies in Marine Science* (RSMA-D-22-00882)

Using a multimodel approach to determine the age and growth of an endangered small shark species in the southern Gulf of Mexico.

Sebastián Caña-Hernández¹, Raúl E. Lara-Mendoza², Manuel Mendoza-Carranza³, Juan Carlos Pérez-Jiménez^{1*}.

¹El Colegio de la Frontera Sur (www.ecosur.mx), Av. Rancho Polígono 2-A, Ciudad Industrial, CP. 24500, Lerma, Campeche, México. ²Dirección de Investigación Pesquera en el Atlántico. Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura. SADER. Av. Mexico, Núm. 190. Col. Del Carmen. Ciudad de Mexico. CP. 04100. ³El Colegio de la Frontera Sur. Carretera a Reforma Km 15.5, S/N. Ra, Guineo segunda sección. CP 86280.

*Corresponding author: jcperez@ecosur.mx (J.C. Pérez-Jiménez)

Short title: Multimodel age and growth of *Sphyrna tiburo* in the southern Gulf of Mexico

Abstract

The bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*), recently upgraded to be endangered by the IUCN red list, is frequent in artisanal fisheries' catches of the southern Gulf of Mexico (GOM). The age and growth parameters were determined from 162 vertebral centra collected from bonnethead sharks (28.2-112.1 cm total length; TL) between 2010 and 2021 in the southern GOM. Two readers determined age estimates using two rounds of independent band pair counts (opaque and translucent). The average percent error (APE) and coefficient of variation (CV) were estimated to assess count precision, and a Bowker test of symmetry was performed to determine potential bias between readers' counts. The edge and marginal increment analyses were conducted to validate the band pair deposition periodicity, and a multimodel approach was used to select the best growth model. The reading precision was good because APE and CV values were 7.9% and 5.6%, respectively, and the Bowker's symmetry test indicated no systematic differences between readers.

The validation analyses did not provide evidence to determine the band pair deposition periodicity; then, it was assumed that one band pair is deposited yearly. The oldest male and female were five (95.4 cm TL) and eight (112.1 cm TL) years. The Gompertz growth function provides the best statistical fit and best describes the growth of bonnethead sharks. The parameters were $L_{\infty} = 113$ cm, $k = 0.49/\text{years}$, $L_0 = 39$ cm for females, and $L_{\infty} = 83.6$ cm, $k = 0.79/\text{years}$, $L_0 = 40.2$ cm for males. These are the first age and growth parameters estimated for the bonnethead shark in the southern GOM, which is the second most landed shark and needs a population assessment for proper management.

Keywords: Sphyrnidae, bonnethead shark, Gompertz function, life-history parameters.

1. INTRODUCTION

The bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, is a small species that reaches 150 cm total length (Compagno, 1984). This species inhabits shallow waters of the western Atlantic Ocean, from North Carolina, U.S.A. to southern Brazil, including the Gulf of Mexico (GOM), and of the eastern Pacific, from southern California to Peru (Compagno, 1984). This species has one of the highest population growth rates (Cortés, 2002) and the highest rebound capabilities to recover from fishing pressure (Smith et al., 1998) among sharks. However, its inshore coastal habitats and site fidelity to estuaries (Driggers et al., 2014) make it more susceptible to coastal fisheries and other anthropogenic impacts (Chi-Chan et al., 2021).

In the southern GOM, the bonnethead shark is caught seasonally by artisanal fisheries (Castillo-Géniz et al., 1998; Pérez-Jiménez and Méndez-Loeza, 2015), where it ranks second in terms of frequency of shark catches. Some studies in this region suggest that this species is highly vulnerable to the effects of fishing because all their life-history stages occur in shallow waters where the artisanal fleet operates (Martínez-Candelas et al., 2020; Chi-Chan et al., 2021). However, a population assessment is needed to establish its status properly, for which some life-history data,

such as age and growth parameters, are required. The population assessment of this species is important because its conservation status was recently upgraded to endangered by the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) due to actual and potential levels of fishing and habitat loss and degradation due to coastal development (Pollom et al., 2021).

The bonnethead shark has been widely studied in the northern GOM and along the Atlantic coast of the USA, where significant regional differences in life-history parameters have been found, including age and growth, and reproductive parameters (Carlson and Parsons, 1997; Frazier et al., 2014; Lombardi-Carlson et al., 2003; Parsons, 1993 a, b). However, only the reproductive parameters have been recently studied in the southern GOM (Palacios-Hernández et al., 2020), where a resident subpopulation exists (Márquez-Farías et al., 1998), showing some differences from the USA populations. Furthermore, the genetic structure supports these regional differences in life-history parameters (Díaz-Jaimes et al., 2021; Escatel-Luna et al., 2015). Thus, based on these regional differences, it is necessary to estimate all life-history parameters for population assessments at the regional level.

The last assessment in the USA waters determined that the bonnethead shark was not overfished, with no overfishing occurring in the northern GOM and the western North Atlantic (SEDAR, 2007). On the other hand, for the southern GOM, a demographic analysis conducted by Márquez-Farías et al. (1998) concluded that the population was stable; however, the authors indicated that the population would decline if the same level of fishing pressure continued. Although, there was uncertainty in their prediction due to the lack of regional life-history parameters. Therefore, a current assessment is required, particularly in the southern GOM, where intense fishing has occurred for several decades. The assessment and the implementation of species-specific management are necessary because fishing has caused extirpations of this species in Brazil (Bornatowski et al., 2009; Bressan et al., 2009) and the Mexican Pacific (Pérez-Jiménez, 2014).

Regarding the age and growth parameters estimations, the von Bertalanffy model is the most widely used to describe these parameters in elasmobranchs (Haddon, 2001). However, a multiple model selection allows for more robust results since it is possible to choose between models considering the principle of parsimony and goodness of fit (Katsanevakis and Maravelias, 2008). Furthermore, using multiple models reduces the chance of fitting a model that does not fit the data properly (Smart and Grammer, 2021). Thus, using a multimodel approach is necessary because it has been considered that the growth model selection may influence the parameters' accuracy and, subsequently, the stock assessment and fishery management decisions (Kwang-Ming et al., 2021). Therefore, the main goal of this study was to provide age and growth parameters estimates of bonnethead sharks from the southern GOM based on vertebral band counts and the multimodel inference approach to select the best model.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Sample collection

Vertebrae of bonnethead sharks were collected from fishery-dependent monitoring surveys of artisanal fisheries that used gillnets, longlines, and trawl nets that operated on Tabasco, Campeche, and Yucatan coasts (Fig. 1) during 2008, 2010-2012, and 2018-2019. A section of three to five vertebrae from each specimen was removed below the first dorsal fin and stored frozen until processed in the laboratory. Sharks were measured using total stretched length (TL) on a horizontal line between perpendiculars from the tip of the nose to the tip of the caudal fin (Compagno, 1984). The sex of sharks was recorded based on the clasper's presence in males or its absence in females, according to Carrier et al. (2004).

2.2. Vertebral processing and age estimation

Vertebral samples were thawed, cleaned of excess tissue, and separated into individual centra. One of the centra from each individual was randomly selected for aging. Before vertebrae were

sectioned, their diameter (mm) was measured using a digital caliper. Next, each vertebra was fixed in a piece of wood with synthetic resin Hycel and was sectioned with a Buehler IsoMet low-speed cutting machine with two diamond tip blades to obtain an 800 µm longitudinal section through the focus of the centrum. Finally, longitudinal sections were mounted onto microscope slides and photographed with transmitted light on a ZZEIZ stereoscopic microscope with an AxioCam 5 digital camera.

Age was estimated by counting the pairs of opaque and translucent bands deposited on the corpus calcareum. The birthmark (age=0 years) was identifiable by an angle change on the corpus calcareum (Fig. 2). The age was determined as the total number of band pairs occurring across the section, excluding the birthmark (Cailliet et al., 2006). Two readers independently aged all vertebrae twice, unknowing the sex and length of sharks, and the second reading unknowing the previous reading. The relationship between vertebral diameter (VD) and total length (TL) was calculated to determine the suitability of this structure for aging using linear regression for combined sexes. Regression parameters were calculated using a Spearman correlation test.

2.3. Reader precision and bias

The average percent error (APE), coefficient of variation (CV), and the percent agreement (PA) were used (Beamish and Fournier, 1981; Chang, 1982) to evaluate the precision and reproducibility of readings. The APE was calculated with the following equation:

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

The CV was calculated with the following equation:

$$CV = \frac{100}{N} * \sqrt{\frac{\frac{\sum_{i=1}^R (X_{ji} - X_j)^2}{R}}{-1}}{X_j}$$

where N = number of sharks aged, R = number of times each shark was aged. Let X_{ij} be the i th age determination of the j th shark, and X_j is the average age calculated for the j th shark.

And the PA was calculated with the following equation:

$$PA = (100 \times (A/B))$$

where A = the number of agreements, and B = the number of readings done.

A Bowker's symmetry test was performed to determine if readings between readers had symmetry and if the variability between readings was due to systematic disagreement or random errors (Hoening et al., 1995). Following Campana et al. (1995), age bias plots were used to evaluate reader bias. These plots were generated using the RStudio program.

2.4. Periodicity of band formation

The marginal increment ratio (MIR) and the edge analysis were used to determine the periodicity of band formation. For MIR, the vertebral radius and the width of band pairs were measured using Photoshop 2021 (version 22.3.0). On the other hand, for the edge analysis was recorded the edge type (opaque or translucent) of all vertebrae to determine their seasonal pattern. Data were grouped by bimester because of the lack of samples in some months. According to Lai and Liu (1979), the MIR was performed to determine the periodicity of band formation. Mean values of the MIR were related to the bimester of capture and plotted to determine differences.

$$MIR = \frac{R - r_n}{r_n - r_{n-1}}$$

where R is the vertebral radius, r_n and r_{n-1} is the distance from the focus to the last and penultimate band, respectively.

2.5. Growth models

Three growth models were fitted to the length at age data using RStudio program; von Bertalanffy model (1938):

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

Fabens (1965) model:

$$L_t = L_\infty - (L_\infty - L_0)e^{-kt}$$

Gompertz (1825) model:

$$L_t = L_0 e^{(-LN(L_0/L_\infty)1 - e^{-kt})}$$

where L_t is the length at age t , L_∞ is the asymptotic length, k is the growth coefficient, t is the age, t_0 is the age at length 0, and L_0 is the length at age 0. Model parameters were adjusted through maximum likelihood, following Haddon (2001). Additionally, a residual sum of squares analysis was performed (Chen et al., 1992) to compare individual growth curves between sexes.

2.6. Model selection

A multimodel approach was used to determine the most appropriate candidate growth model. The goodness of fit of the three growth models was compared based on the Akaike information criterion (AIC), the AIC differences ($\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$), and the weight of evidence (w_i) (Burnham and Anderson, 2002). The most appropriate model was the one with the lowest AIC value (AIC_{min}).

AIC and w_i were calculated with the following equations:

$$AIC = (2 * -\ln L) + (2 * \theta)$$

$$w_i = \frac{\exp(-\frac{1}{2} \Delta_i)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\frac{1}{2} \Delta_i)}$$

where $\ln L$ is the negative logarithm of the likelihood for each model and θ represents the number of parameters in each model. Δ_i is the empirical support value of model i and R is the number of candidate models.

2.7. Age at maturity

The age at 50% maturity was estimated based on the size at 50% maturity reported by Palacios-Hernández et al. (2020) of 82.6 cm TL for females and 73.8 cm TL for males in the southern GOM, using the selected candidate growth model.

3. RESULTS

3.1. Reader precision and bias

A sample of 162 specimens was collected, of which 94 were females (28.8-112.1 cm TL) and 68 males (28.2-95.4 cm TL) (Fig. 3). The vertebral diameter was proportional to the TL of sharks (Fig. 4a; $r = 0.97$, $P < 0.0001$), so the vertebrae were considered suitable for estimating the age and growth of the species. No significant differences were found between slopes by sex (ANCOVA, $p > 0.08$), so the regression was estimated with the combined data ($b = 0.138$, $r^2 = 0.96$). Percent agreement among readers was 71.6%; meanwhile, APE and CV were 7.9% and 5.6%, respectively. Age-bias plots (Fig. 4b) and Bowker's symmetry test ($X^2 = 16.52$, $p = 0.19$) indicated no systematic differences between readers' counts.

3.2. Periodicity of band formation

There was a large proportion of opaque and translucent edges for all bimesters (Fig. 5a), and the highest MIR values were recorded in January-February and July-August; however, their average was under 0.5 (Fig. 5b). Thus, it was not possible to determine the band formation periodicity with these analyses. Therefore, an annual band formation was assumed based on previous studies on the species (Parsons, 1993a; Carlson and Parsons, 1997; Frazier et al., 2014).

3.3. Growth estimation and model selection

According to the Akaike information criterion, the Gompertz model best fits the data for both sexes (Table 1). The individual growth parameters of the bonnethead shark were $L_{\infty} = 113$ cm, $k = 0.49/\text{years}$, $L_0 = 39$ cm for females, and $L_{\infty} = 83.6$ cm, $k = 0.79/\text{years}$, $L_0 = 40.2$ cm for males (Fig. 6). Females reach greater lengths than males but have lower growth rates. The oldest male and female aged were five (95.4 cm TL) and eight (112.1 cm TL) years (Fig. 7). The age at 50% maturity was 2.5 years for females and 2.2 years for males.

4. DISCUSSION

This is the first study that estimates the age and growth parameters of the bonnethead shark in the southern GOM by counting bands in vertebrae and selecting the best fitting growth model through the multimodel approach. The estimated parameters are more similar to those from the northern GOM than those from the western North Atlantic; however, sharks from the southern GOM have the highest growth rates. These and the reproductive parameters reported by Palacios-Hernández et al. (2020) for bonnethead sharks in the southern GOM will allow the population assessment of this endangered species through demographic analysis or other quantitative methods. The regional assessment is necessary because Escatel-Luna et al. (2015) and Díaz-Jaimes et al. (2021) determined that bonnethead sharks from the southern GOM were genetically distinct from those in USA waters.

4.1. Age estimations and multimodel approach

The most widely used growth model in fisheries is the von Bertalanffy model (Haddon, 2001; Katsanevakis and Maravelias, 2008). However, due to the diversity of life-history characteristics of elasmobranchs, this is not always the best model to determine growth parameters and has been shown to work best for slow-growing, long-lived species (Katsanevakis and Maravelias, 2008; Kwang-Ming et al., 2021). Thus, Cailliet and Goldman (2004) and Cailliet et al. (2006) do not recommend the von Bertalanffy model a priori for elasmobranchs.

Katsanevakis (2006) recommends using multiple models to estimate growth parameters. For example, the Gompertz model fits small elasmobranch species better than other models (Smart and Grammer, 2021; Kwang-Ming et al., 2021). Furthermore, the multimodel approach allows the parameter estimations to be as adequate as possible since the model that best fits the data is chosen through the AIC, and a model is not previously assumed to have the best fit (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis and Maravelias, 2008). For example, in the present study, according to the AIC, the Gompertz model best fit the data of both sexes of bonnethead shark; however, all previous age studies on this species fitted the von Bertalanffy growth model.

The asymptotic length, maximum observed age, and age at maturity estimated in this study for the bonnethead shark are similar to those reported in the northern GOM; however, they differ from those estimations in the western North Atlantic. Also, bonnethead sharks from the southern GOM have the highest growth rates (Table 2). Differences have also been found between organisms from nearby regions, such as Tampa and Florida Bays and northwest Florida (Lombardi-Carlson et al. (2003). Furthermore, regional differences were also observed in reproductive parameters (Parsons, 1993b; Palacios-Hernández et al., 2020). The differences in life-history parameters may be due to the species' genetic structure (Escatel-Luna et al., 2015; Díaz-Jaimes et al., 2021) and environmental factors (Parsons, 1993b; Lombardi-Carlson et al., 2003). Olmeda-de la Fuente et al. (2022) recently estimated the growth parameters of bonnethead sharks from the western GOM based on size-frequency distributions and the model selection using a multimodel approach. The study determined a biphasic growth pattern and that females have a smaller asymptotic length and a highest growth rate than males. These results contrast with previous studies on the species (Table 1), probably due to the use of size-frequency distributions instead of estimates based on vertebral banding counts.

4.2. Methodological considerations

The reading precision does not depend solely on the reader's skills because factors such as the species' biological and the vertebrae's characteristics influence it; however, APE and CV values estimated in the present study (7.9 and 5.6%, respectively) were within limits considered for good reading precision by Campana (2001). Additionally, Bowker's symmetry test recommended by Cailliet and Goldman (2004) indicated no systematic differences between readers.

Regarding the periodicity of band formation, marginal increment and edge analyses did not allow for determining it in the present study. Marginal increment analysis is one of the most common methods used to establish the periodicity of band formation; however, it presents difficulties in the margin's definition (Vitale et al., 2019). In addition, in some cases, as the organisms grow, it becomes more complicated to differentiate the growth bands because the space between the bands becomes narrower, making proper identification difficult (Campana, 2001). In previous age studies of bonnethead sharks, an annual periodicity of band formation was estimated (Parsons, 1993a; Carlson and Parsons, 1997; Frazier et al., 2014); therefore, it was assumed to also occur in the southern GOM.

Henderson (2006) mentions that a fairly clear annual band formation occurs during the winter in organisms that inhabit temperate waters. However, it may not occur in tropical organisms, or it may not be easy to determine, as it occurs for bonnethead sharks in the southern GOM. According to Yáñez-Arancibia and Day (2004), in the GOM, there are three very well-differentiated macro-regions, the warm-temperate GOM in the northern region and the tropical GOM in the southeastern GOM and the Caribbean. Since the present study was carried out in the tropical region, it could explain why it was impossible to determine band formation's periodicity. In addition, other factors also influence the periodicity of band formation, such as organisms from the same cohort being born at different times (Lessa et al., 2006), as occurs with the bonnethead shark in the southern GOM (Palacios-Hernández et al., 2020).

Finally, the size structure used in the present study (28.2 to 112.1 TL cm) was similar to those reported for the bonnethead shark in the southern GOM (Perez-Jiménez and Mendez-Loeza, 2015; Lara-Mendoza, 2020) since they range from 28 to 116 cm TL. However, Palacios-Hernández et al. (2020) recorded sizes up to 122 cm TL. Thus, the largest sizes were missing in the present study, but they seem not common since Palacios-Hernández et al. (2020) recorded only two sharks larger than 115 cm TL.

4.3. Final considerations

Before this study, some biological and fishery information was available for the bonnethead shark in the southern GOM. Márquez-Farías et al. (1998), using parameters from USA waters, determined through a demographic analysis that the population was stable; however, the authors indicated that the population would decline if the same level of fishing pressure continued. Probably, the fishing pressure continued the same through the subsequent years because Pérez-Jiménez and Méndez-Loeza (2015) reported that this small shark was the second most landed species in the small-scale fisheries from 2011 to 2014. In addition, although Martínez-Candelas et al. (2020) estimated that this species currently has low vulnerability to fishing, they determined that the species is less common in some areas where it previously was abundant. Finally, Chi-Chan et al. (2021) determined that due to the coastal habits of the bonnethead shark through all the life-history stages, its potential distribution highly overlaps with small-scale fleet operations, confirming the high susceptibility of being caught according to Martínez-Candelas et al. (2020). Therefore, the bonnethead shark's endangered global status (Pollom et al., 2021) and vulnerability to fishing in the southern GOM highlight the need for continuous monitoring of fisheries and assessing its population. Thus, the present study's estimations represent an advance for a future population assessment of this endangered shark.

Acknowledgments

This study was part of the Shark and Ray Fisheries Research Project funded by the National Institute of Fisheries and Aquaculture (INAPESCA) and El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) from Mexico. Thanks to artisanal fishers from the southern Gulf of Mexico for allowing us the collection of samples.

REFERENCES

- Beamish, R.J., Fournier, D.A., 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 982–983. <https://doi.org/10.1139/f81-132>.
- Bornatowski, H., Abihoa, V., Charvet-Almeida, P., 2009. Elasmobranchs of the Parana Coast, southern Brazil, south-western Atlantic. *Mar. Biodivers. Rec.* 2, e158. <http://dx.doi.org/10.1017/S1755267209990868>.
- Bressan, P.M., Kierulff, M.C.M., Sugeida, A.M., 2009. Fauna Ameacada de Extincao no Estado de Sao Paulo: Vertebrados. Sao Paulo: Fundacao Parque Zoologico de Sao Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, Sao Paulo.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. Springer, New York.
- Cailliet, G.M., Goldman, K.J., 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. In: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (Eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press. New York, pp. 399–448.
- Cailliet, G.M., Smith, W.D., Mollet, H.F., Goldman, K.J., 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: The need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ. Biol. Fishes.* 77, 211–228. [10.1007/s10641-006-9105-5](https://doi.org/10.1007/s10641-006-9105-5).

- Campana, S.E., 2001. Accuracy, precision, and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish. Biol.* 59, 197–242. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x>.
- Campana, S.E., Annand, M.C., McMillan, J., 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124, 131–138. [https://doi.org/10.1577/15488659\(1995\)124<0131:GASMFD>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/15488659(1995)124<0131:GASMFD>2.3.CO;2).
- Carlson, J., Parsons, G.R., 1997. Age and growth of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the northwest Florida, with comments on clinal variation. *Environ. Biol. Fishes.* 50, 3331–341. <https://doi.org/10.1023/A:1007342203214>.
- Carrier, J.C., Pratt, H.L., Castro, J.I., 2004. Reproductive biology of elasmobranchs. In: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (Eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, New York, pp. 269–286.
- Castillo-Géniz, J.L., Márquez-Farías, J.F., Rodríguez de la Cruz, M.C., Cortés, E., Cid del Prado, A., 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: Towards a regulated fishery. *Mar. Freshw. Res.* 49, 611–620. <https://doi.org/10.1071/MF97120>.
- Chang, W.Y.B., 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, 1208–1210. <https://doi.org/10.1139/f82-15>.
- Chen, Y., Jackson, D.A., Harvey, H.H., 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.* 49, 1228–1235. <https://doi.org/10.1139/f92-138>.
- Chi-Chan, Y.M., Sosa-Nishizaki, O., Pérez-Jiménez, J.C., 2021. Potential distribution of critically endangered hammerhead sharks and overlap with the small-scale fishing fleet in the southern Gulf of Mexico. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 46(2021), 101900. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101900>.

- Compagno, L.J.V., 1984. FAO species catalogue. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO Fisheries Synopsis. No. 125, Vol. 4. Rome.
- Cortés, E., 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark population and their conservation. *Conserv. Biol.* 16(4), 1048–1062. <http://www.jstor.org/stable/3061179>.
- Díaz-Jaimes, P., Bayona-Vásquez, N.J., Escatel-Luna, E., Uribe-Alcocer, M., Pecoraro, C., Adams, H.A., Frazier, B.S., Glenn, T.C., Babucci, M., 2021. Population genetic divergence of bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic: implications for conservation. *Aquat. Conserv.* 31, 83–98. <https://doi.org/10.1002/aqc.3434>.
- Driggers, W.B., Frazier, B.S., Adams, D.H., Ulrich, G.F., Jones, C.M., Hoffmayer, E.R., Campbell, M.D., 2014. Site fidelity of migratory bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* (L. 1758) to specific estuaries in South Carolina, USA. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 459, 61–69. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2014.05.006>.
- Escatel-Luna, E., Douglas, H.A., Uribe-Alcocer, M., Islas-Villanueva, V., Díaz-Jaimes, P., 2015. Population genetic structure of the bonnethead *Sphyrna tiburo*, from the Western North Atlantic Ocean based on mtDNA sequences. *J. Hered.* 106(4), 355–365. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv030>.
- Fabens, A.J., 1965. Properties and fitting of the Von Bertalanffy growth curve. *Growth.* 29(3), 565–289.
- Frazier, B.S., Driggers, W.B., Adams, D.H., Jones, C.M., Loefer, J.K., 2014. Validated age, growth and maturity of the bonnethead *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.* 85(3), 688–712. <https://doi.org/10.1111/jfb.12450>.

- 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. Proc. R. Soc. Lond. 115, 513–583. DOI: 10.1098/rspl.1815.0271.
- Haddon, M., 2001. Modelling and quantitative methods in fisheries. Chapman & Hall, New York.
- Henderson, P.A., 2006. The growth of tropical fishes. Fish Physiol. 21, 85–100. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)21003-8](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)21003-8).
- Hoening, J.M., Morgan, M.J., Brown, C.A., 1995. Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52, 364–368. <https://doi.org/10.1139/f95-038>.
- Katsanevakis, S., 2006. Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. Fish. Res. 81, 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.07.002>.
- Katsanevakis, S., Maravelias, C.D., 2008. Modelling fish growth: multimodel inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. Fish Fish. 9: 178–187. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00279.x>.
- Kwang-Ming, L., Chiau-Bin, W., Wen-Pei, T., Kuan-Yu, S., 2021. Multimodel Approach on Growth Estimation and Association With Life History Trait for Elasmobranchs. Frontiers in Marine Science. 8, 591692. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.591692>.
- Lai, H.L., Liu, H.C., 1979. Age determination and growth of red snapper (*Lutjanus sanguinius*) in the North Australian Waters. Acta Oceanogr. Taiwan. 10, 160–170.
- Lara-Mendoza, R.E., 2020. Puntos de referencia para la pesquería de tiburones y rayas del sureste del Golfo de México. Informe técnico. Documento Interno. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA). Centro Regional de Investigación Pesquera de Ciudad del Carmen, Campeche, México.

- Lessa, R., Santana, F., Duarte-Neto, P., 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. *Environ. Biol. Fish.* 77, 309–315. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9111-7>.
- Lombardi-Carlson, L.A., Cortés, E., Parsons, G.R., Manire, C.A., 2003. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Mar. Freshw. Res.* 54, 875–883. <https://doi.org/10.1071/MF03023>.
- Márquez-Farías, F.J., Castillo-Géniz, J.L., Rodríguez De La Cruz, M.C., 1998. Demography of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), in the Southeastern Gulf of Mexico. *Cienc. Mar.* 24(1), 13–34. <https://doi.org/10.7773/cm.v24i1.738>.
- Martínez-Candelas, I.A., Pérez-Jiménez, J.C., Espinoza-Tenorio, A., McClenachan, L., Méndez-Loeza, I., 2020. Use of historical data to assess changes in the vulnerability of sharks. *Fish. Res.* 226, 105526. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105526>.
- Olmeda-de la Fuente, S.E., Rodríguez-Castro, J.H., Ramírez-de León, J.A., Caballero-Rico, F.C., Rodríguez-Olmeda, J.A., Toledano-Toledano, F., 2022. Modeling the Individual Growth of the Bonnethead Shark *Sphyrna tiburo* of the Western Gulf of Mexico Using the Multimodel Approach. *Fishes.* 7, 157. <https://doi.org/10.3390/fishes7040157>.
- Palacios-Hernández, D., Castillo-Géniz, J.L., Méndez-Loeza, I., Pérez-Jiménez, J.C., 2020. Temporal and latitudinal comparisons of reproductive parameters in a heavily exploited shark, the bonnethead, *Sphyrna tiburo* (L. 1758), in the southern Gulf of Mexico. *J. Fish. Biol.* 97(1), 100–112. <https://doi.org/10.1111/jfb.14330>.
- Parsons, G.R., 1993a. Age determination and growth of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*: a comparison of two populations. *Mar. Biol.* 117, 23–31. <https://doi.org/10.1007/BF00346422>.

- Parsons, G.R., 1993b. Geographic variation in reproduction between two populations of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. Environ. Biol. Fish. 38, 25–35. DOI: [10.1007/BF00842901](https://doi.org/10.1007/BF00842901).
- Pérez-Jiménez, J.C., 2014. Historical records reveal potential extirpation of four hammerhead sharks (*Sphyrna* spp.) in Mexican Pacific waters. Rev. Fish Biol. Fisher. 24(2), 671-683. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9353-y>.
- Pérez-Jiménez, J.C., Mendez-Loeza, I., 2015. The small-scale shark fisheries in the southern Gulf of Mexico: Understanding their heterogeneity to improve their management. Fish. Res. 172, 96–104. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.07.004>.
- Pollom, R., Carlson, J., Charvet, P., Avalos, C., Bizzarro, J., Blanco-Parra, M.P., Briones Bellloch, A., Burgos-Vázquez, M.I., Cardenosa, D., Cevallos, A., Derrick, D., et al., 2021. *Sphyrna tiburo* (amended version of 2020 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T39387A205765567. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T39387A205765567.en>.
- SEDAR, 2007. SEDAR 13 Stock Assessment Report: Small Coastal Shark Complex, Atlantic Sharpnose, Blacknose, Bonnethead, and Finetooth Shark. North Charleston, SC. Available online at: http://www.sefsc.noaa.gov/sedar/download/SAR_complete_2.pdf?id=DOCUMENT
- Smart, J.J., Grammer, G.L., 2021. Modernising fish and shark growth curves with Bayesian length-at-age models. PLoS One. 16(2), e0246734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246734>.
- Smith, E.A., Au, D.A., Show, C., 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. Mar. Freshw. Res. 49, 663–678. DOI: [10.1071/MF97135](https://doi.org/10.1071/MF97135).

Vitale, F., Worsoe-Clausen, L., Chonchúir, G. (Eds.), 2019. Handbook of fish age estimation protocols and validation methods. ICES Cooperative Research Report. No. 306. 180 pp. DOI: <http://doi.org/10.17895/ices.pub.5221>.

von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Hum. Biol.* 10, 181–213.

Walker, T., 2005. Reproduction in fisheries science. In: Hamlett, W.C. (Ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyans: Sharks, Batoids, and Chimaeras*: Science Publishers: Enfield, NH. pp. 81–127.

Yáñez-Arancibia, A., Day, J.W., 2004. Environmental sub-regions in the Gulf of Mexico coastal zone: the ecosystem approach as an integrated management tool. *Ocean Coast. Manag.* 47, 727–757. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2004.12.010>.

Figure captions

Figure 1. Map showing the fishing localities where bonnethead shark samples were obtained in the southern Gulf of Mexico. 1) Torno largo, 2) Chiltepec, 3) La barra, 4) San Pedro, 5) Ciudad del Carmen, 6) Isla Aguada, 7) Sabancuy, 8) Champotón, 9) San Francisco de Campeche, and 10) Isla Arena.

Figure 2. Sagittal section of vertebral centra of the bonnethead shark from the southern Gulf of Mexico, belonging to an adult female of 100 cm TL. Edge (E), corpus calcareum (CC), translucent band (TB), opaque band (OB), intermedialia (I), birthmark (BM), focus (F).

Figure 3. Size structure of the bonnethead sharks sampled for the estimation of age and growth parameters in the southern Gulf of Mexico.

Figure 4. a) Relationship between vertebral diameter and total length of bonnethead sharks. Confidence interval (CI), prediction interval (PI); b) Age bias plot of band pair counts by two

readers. It is shown the average and the standard error (SE) of counts. The numbers of samples are shown above the SE bars. The dotted line indicates the 1:1 equivalence between the readings.

Figure 5. a) Bimonthly percentage of occurrence of translucent (T) and opaque (O) edges of vertebral centra. The number above the bars represent the analyzed sample; b) Bimonthly mean marginal increment ratio (MIR). It is shown the average and the standard error (SE). The numbers of samples are shown above the SE bars.

Figure 6. Gompertz model (GGF) growth curves of bonnethead sharks' females and males from the southern Gulf of Mexico. The confidence interval (CI) is shown for each curve.

Figure 7. Age structure of the bonnethead sharks in the southern Gulf of Mexico.

Table 1. Growth parameters of bonnethead sharks' females and males from the southern Gulf of Mexico estimated with three models: von Bertalanffy growth model (VBGF), Fabens growth model (FGF), and Gompertz growth model (GGF). L_{∞} is the theoretical asymptotic size, k is the growth coefficient, L_0 is the birth size estimated at age 0, t_0 is the hypothetical length at age 0. AIC is Akaike Information Criterion, ΔAIC is the Akaike difference, w_i is the weight estimates, and N is the sample size.

Models	Growth parameters				Akaike			
	L_{∞} (cm)	k (year ⁻¹)	t_0 (years)	L_0 (cm)	AIC	ΔAIC	w_i	N
Females								
VBGF	118.9 (CI _{95%} = 107-127)	0.32 (CI _{95%} = 0.22-0.38)	-1.25 (CI _{95%} = -1.19-0.4)		2.57	0.1	0.33	94
FGF	118.9 (CI _{95%} = 107-127)	0.32 (CI _{95%} = 0.24-0.41)		39.1 (CI _{95%} = 24-49)	2.57	0.1	0.33	94
GGF	113 (CI _{95%} = 98-121)	0.49 (CI _{95%} = 0.39-0.61)		39 (CI _{95%} = 26-49)	2.53	0	0.34	94
Males								
VBGF	85.1 (CI _{95%} = 81-102)	0.61 (CI _{95%} = 0.53-0.71)	-1.04 (CI _{95%} = -1.16-0.6)		2.78	0.0012	0.33	68
FGF	85.1 (CI _{95%} = 76-95)	0.61 (CI _{95%} = 0.44-0.81)		40 (CI _{95%} = 32-46)	2.78	0.0012	0.33	68
GGF	83.6 (CI _{95%} = 76-93)	0.79 (CI _{95%} = 0.6-1.04)		40.2 (CI _{95%} = 37-42)	2.77	0	0.33	68

Table 2. Growth parameters, maximum observed age, and age at maturity of bonnethead sharks' females and males from several study areas in the northwestern Atlantic. All studies used total length, excepting Frazier et al. (2014), which used furcal length*. In parenthesis is shown an estimated total length.

Study area	Sex	L_{∞} (cm)	k /years	Maximum observed age (years)	Age at maturity (years)	Reference
Tampa Bay	Females	115	0.34	7	2.2	Parsons (1993)
	Males	88.8	0.58	6	2	
Florida Bay	Females	103.3	0.37	7	2.3	
	Males	81.5	0.5	5	2	
Northwest Florida	Females	122.6	0.28	6	2.4	Carlson y Parsons (1997)
	Males	89.7	0.69	5	2	
Northwest Florida	Females	139.8	0.18	6.5	4	Lombardi-Carlson et al. (2003)
	Males	100.7	0.35	5.5	3	
Tampa Bay	Females	127.7	0.16	6.5	2.9	
	Males	86.8	0.44	5.5	1.6	
Florida Bay	Females	93.9	0.29	7.5	2.9	
	Males	85.8	0.25	5.5	1.6	
Western North Atlantic	Females	103.6* (163.2)	0.18	18	6.7	Frazier et al. (2014)
	Males	78.2* (132.8)	0.29	16	3.9	
Western GOM	Females	105.9	0.54			Olmeda-de la Fuente et al. (2022)
	Males	122.2	0.22			
Southern GOM	Females	113	0.49	8	2.5	Present study
	Males	83.6	0.79	5	2.2	

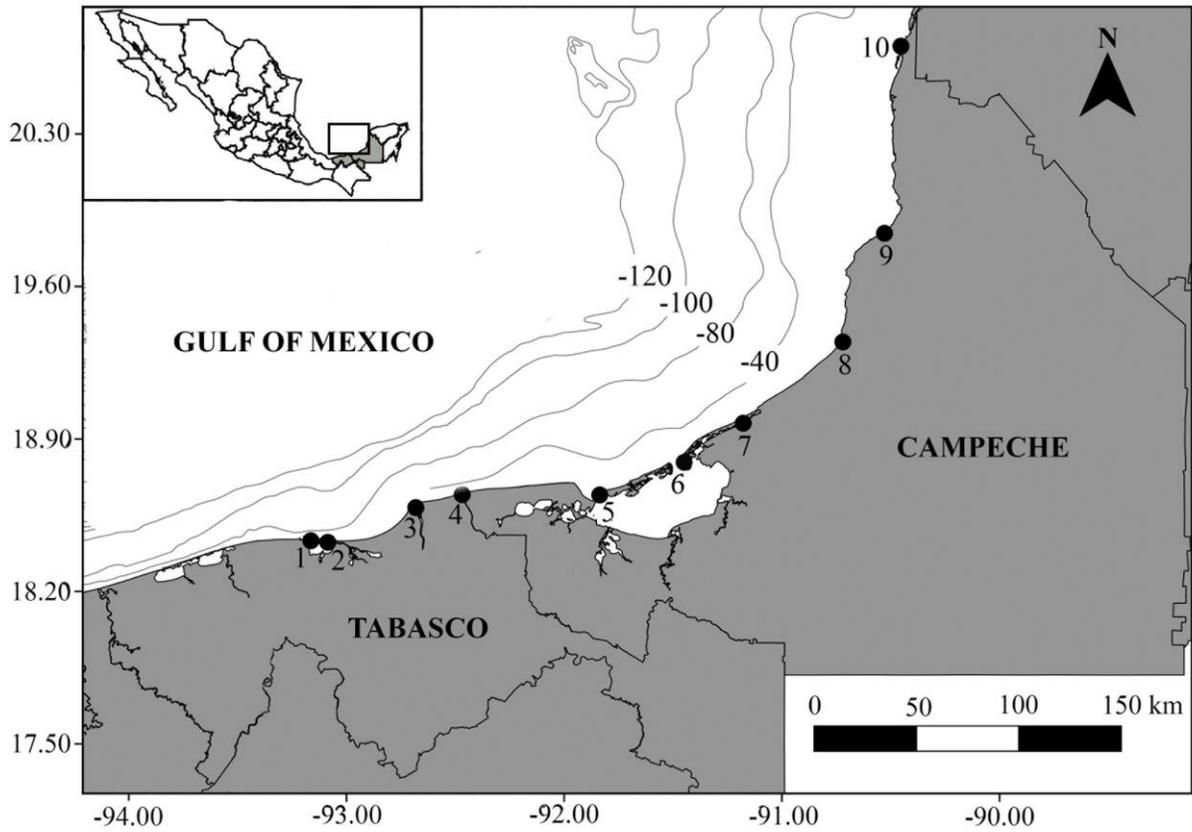


Figure 1. Map showing the fishing localities where bonnethead shark samples were obtained in the southern Gulf of Mexico. 1) Torno largo, 2) Chiltepec, 3) La barra, 4) San Pedro, 5) Ciudad del Carmen, 6) Isla Aguada, 7) Sabancuy, 8) Champotón, 9) San Francisco de Campeche, and 10) Isla Arena.

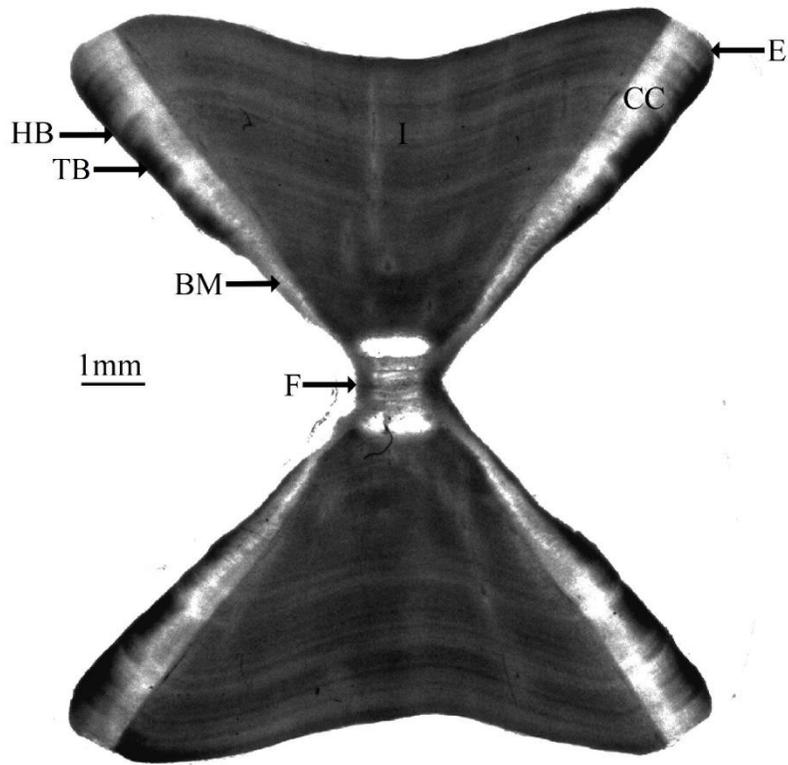


Figure 2. Sagittal section of vertebral centra of the bonnethead shark from the southern Gulf of Mexico, belonging to an adult female of 100 cm TL. Edge (E), corpus calcareum (CC), translucent band (TB), opaque band (OB), intermedialia (I), birthmark (BM), focus (F).

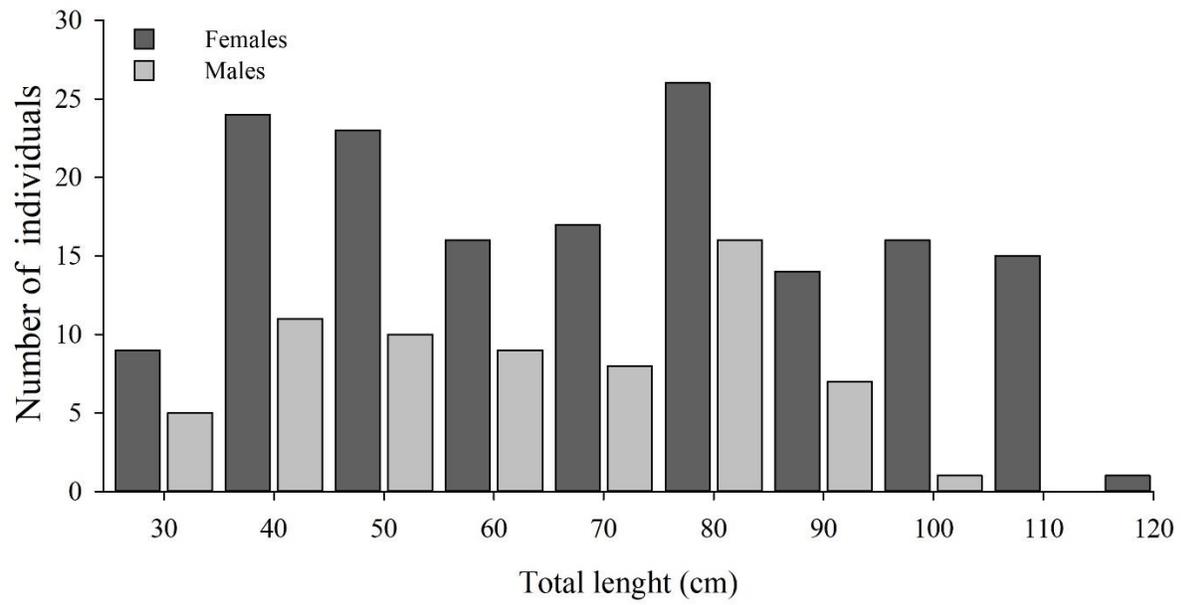


Figure 3. Size structure of the bonnethead sharks sampled for the estimation of age and growth parameters in the southern Gulf of Mexico.

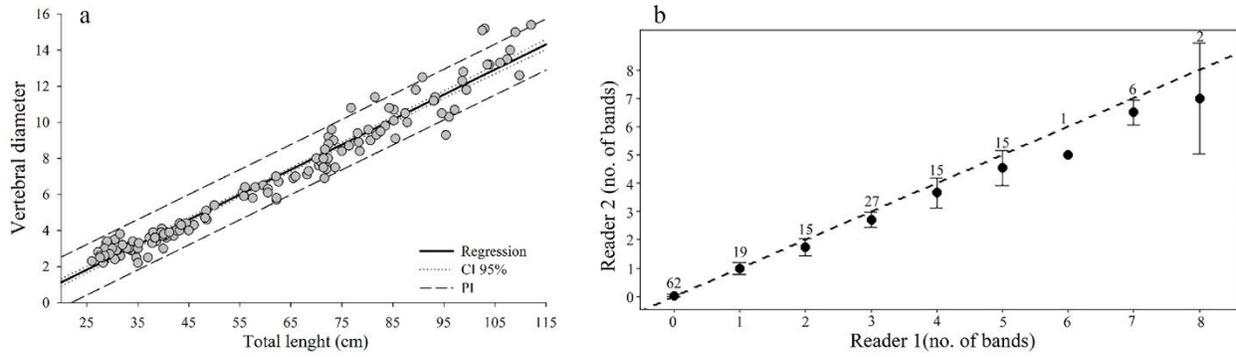


Figure 4. a) Relationship between vertebral diameter and total length of bonnethead sharks. Confidence interval (CI), prediction interval (PI); b) Age bias plot of band pair counts by two readers. It is shown the average and the standard error (SE) of counts. The numbers of samples are shown above the SE bars. The dotted line indicates the 1:1 equivalence between the readings.

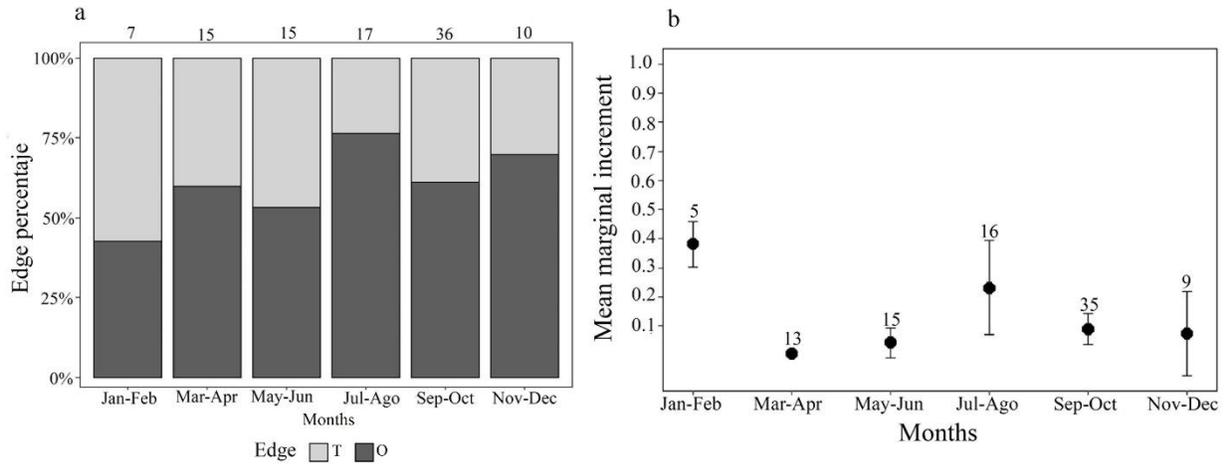


Figure 5. a) Bimonthly percentage of occurrence of translucent (T) and opaque (O) edges of vertebral centra. The number above the bars represent the analyzed sample; b) Bimonthly mean marginal increment ratio (MIR). It is shown the average and the standard error (SE). The numbers of samples are shown above the SE bars.

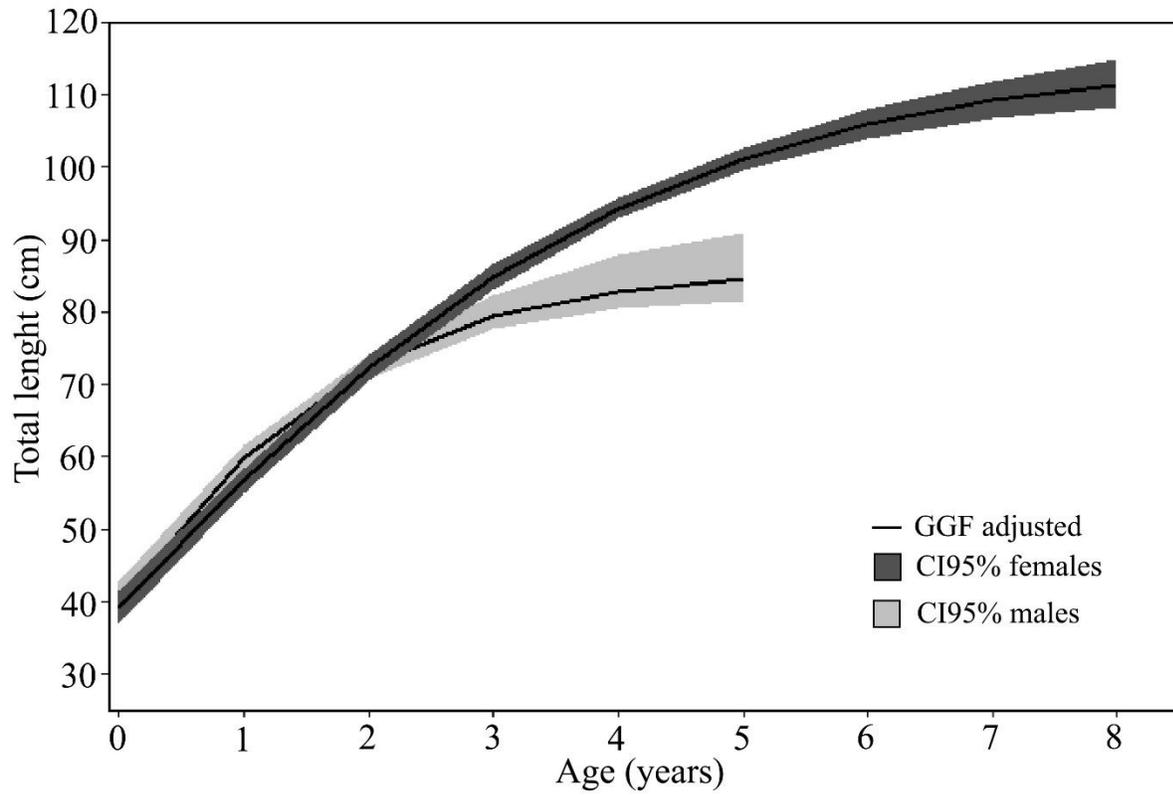


Figure 6. Gompertz model (GGF) growth curves of bonnethead sharks' females and males from the southern Gulf of Mexico. The confidence interval (CI) is shown for each curve.

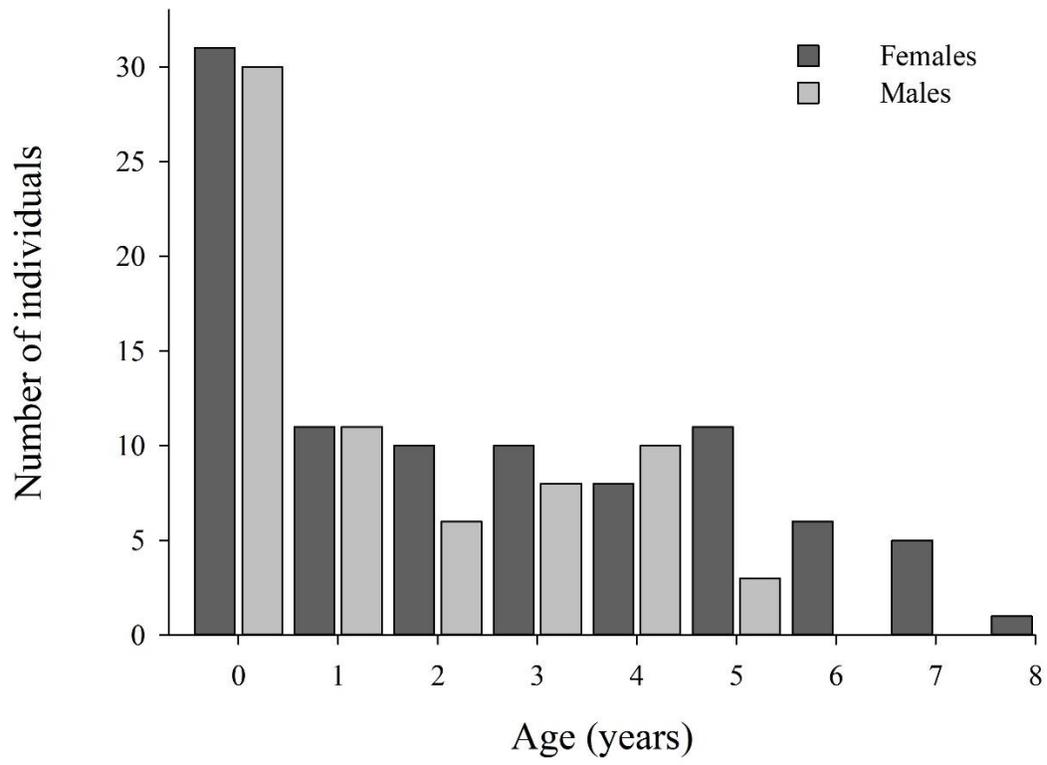


Figure 7. Age structure of the bonnethead sharks in the southern Gulf of Mexico.