

Descripción del crecimiento del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis*, capturado en Oaxaca: inferencia a partir de modelos múltiples

Candelaria Susana Cruz-Jiménez*, Genoveva Cerdaneres-Ladrón de Guevara*^Δ,
Vicente Anislado-Tolentino* y Samuel Ramos-Carrillo*

El tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* es una especie de importancia comercial y, pese a ello, el conocimiento de su historia de vida es limitado. El presente trabajo tiene como objetivo generar información sobre la edad y el crecimiento de *C. falciformis* que se captura en la costa del estado de Oaxaca, México, a partir de la inferencia de multimodelos (IMM). Este enfoque permite hacer estimaciones óptimas de los parámetros de crecimiento en situaciones de información limitada. Las muestras se obtuvieron de la pesca artesanal de tiburón en la costa chica de Oaxaca, de enero a noviembre de 2005. Para la descripción del crecimiento se contrastaron cuatro modelos; von Bertalanffy (de dos y tres parámetros), Gompertz y Schnute. Se utilizó el Índice de Información de Akaike (AIC_c) como criterio de selección. Se registraron 421 organismos en un intervalo de tallas de 50 a 157 cm de longitud total (LT). La muestra para la determinación de edad consistió de 21 organismos (9 machos y 12 hembras), con longitudes de 50 a 157 cm de LT. La comparación de modelos y la inferencia a partir de IMM basada en el criterio AIC_c mostraron que el modelo de Gompertz de dos parámetros resulta el mejor entre los candidatos contra la selección *a priori* del modelo de von Bertalanffy. Los parámetros estimados del modelo de Gompertz fueron $L_\infty = 185.4$ cm, $k = 0.264$ años⁻¹, utilizando una longitud de nacimiento de 65 cm de LT.

Palabras clave: Pesca artesanal, inferencia multimodelos, información limitada, Tehuantepec.

Growth description of silky shark *Carcharhinus falciformis* caught off Oaxaca: multi-model inference approach

The silky shark *Carcharhinus falciformis* is an important commercial species; however our understanding of its life history is limited. The goal of this study was to provide information about growth characteristics of *C. falciformis* caught off the coast of Oaxaca State, México, using a multimodel inference approach (MMI). This method allows for improvement in growth parameter estimations when the data is limited. The samples were obtained from the small scale fishery off the coast of Oaxaca, between January and November of 2005. A set of four candidate models were used; von Bertalanffy (one and three parameters), Gompertz and Schnute. The Akaike's information criterion were used (AIC_c) as a selection measure of goodness-of-fit for all models. A total of 421 organisms were recorded ranging in size from 50 to 160 cm of total length (LT). Sample specimens for age and growth assessment consisted of 21 sharks (9 males and 12 females), with 50 to 157 cm LT. The two parameters of Gompertz model provided the best fit for the observed size at age data ($L_\infty = 185.4$ cm, $k = 0.264$ years⁻¹). Contrasting of the models and MMI, allowed for the selection of the best model based on the AIC_c criterion. Consequently, Gompertz model was the best model candidate as opposed to selecting *a priori* von Bertalanffy model.

Key words: Small scale fisheries, multi-model inference, data-limited, Tehuantepec.

Introducción

Actualmente se reconoce la necesidad de contar con información adecuada para el manejo efectivo de los recursos, ya que las acciones de con-

servación que se deban instrumentar dependerán de la información con que se cuente sobre la historia de vida de los elasmobranchios (Heupel y Simpfendorfer 2010). El conocimiento sobre la historia de vida de las especies es la base de herramientas útiles para la toma de decisiones, tales como la evaluación de riesgo ecológico (Aires-Da Silva y Gallucci 2007), los modelos demográficos (Cortés 1998), evaluación de recursos (Walker 1992) y modelos basados en el ecosistema

* Laboratorio de Dinámica de Poblaciones, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel. Cd Universitaria s/n Puerto Ángel, Municipio de San Pedro Pochutla, Oaxaca. CP 70902. México. ^Δ gcerdenares@gmail.com

(Stevens *et al.* 2000), todas ellas ampliamente utilizadas para definir límites de captura en muchas pesquerías.

Un aspecto fundamental en el estudio de la historia de vida de las especies sujetas a explotación son los estudios de edad y crecimiento, ya que a partir de esta información es posible evaluar procesos como edad de madurez, mortalidad, longevidad, producción del *stock* y rendimiento por recluta, entre otros (Goldman 2005). La descripción del proceso de crecimiento tradicionalmente consiste en ajustar datos de talla a la edad a una función matemática, con la finalidad de predecir y comparar los patrones de crecimiento que se presentan entre poblaciones o especies. Con este propósito, el modelo de crecimiento de von Bertalanffy es el más ampliamente utilizado, sobre todo por estar basado en principios fisiológicos resultado de dos procesos opuestos: anabolismo y catabolismo (von Bertalanffy 1938); otras alternativas pueden ser sólo relaciones empíricas con supuestos biológicos. Algunos modelos de uso frecuente son el modelo de Gompertz (Gompertz 1825), el de Richards (Richards 1959) y el Logístico (Ricker 1975). Sin embargo, se reconoce el hecho de que aun trabajando con modelos equivalentes, las estimaciones de crecimiento pueden proveer resultados divergentes para un mismo conjunto de datos (Chen *et al.* 1991). Recientemente, Katsanevakis (2006) y Katsanevakis y Maravelias (2008) proponen la inferencia a partir de multimodelos (MMI) para la selección del mejor modelo en el estudio del crecimiento individual en peces, y de esta forma mejorar el entendimiento que se tiene de este proceso.

Por otro lado, en situaciones en que es difícil el acceso a la información, como ocurre con especies de elasmobranquios en peligro o en riesgo, o que son objeto de pesca pero cuyas capturas están basadas en un grupo restringido de la población, o que por la selectividad del arte de pesca sólo se captura un limitado intervalo de tallas, es necesario compensar las restricciones que representan un tamaño de muestra pequeño. Para ello, Smart *et al.* (2013) proponen desarrollar métodos que permitan obtener estimaciones prácticas del crecimiento a partir de tamaños de muestra pequeños que permitan mejorar el manejo de muchas especies de elasmobranquios de las que se

cuenta con información limitada. En este sentido, recomienda el uso del retrocálculo, ajuste parcial de la edad e información adicional exógena relacionada con la reproducción de la especie.

El tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1939) es un organismo de gran talla, que en el Pacífico Oriental Tropical (POT), se distribuye desde el sur de Baja California hasta Perú, incluido el Golfo de California (Garrick 1982). En México, la mayor parte de la pesca de tiburón es artesanal (Sosa-Nishizaki *et al.* 2007) y en la costa del estado de Oaxaca existe una pesquería dirigida (tiburonera) e incidental (pelágica y demersal) (Alejo-Plata *et al.* 2006) de *C. falciformis*, llegando a ser la segunda pesquería más importante después de los pelágicos y la más variable (Cerdaneres-Ladrón de Guevara *et al.* 2003¹). Sin embargo, las capturas están constituidas por organismos juveniles y pre reproductivos (Alejo-Plata *et al.* 2006), situación por la que se considera el Golfo de Tehuantepec como área de crianza para esta especie (Carrera-Fernández 2011). Pero las condiciones de desembarque y la falta de cooperación por parte de los pescadores hacen difícil el acceso a los organismos y limitada la obtención de muestras.

En los estudios que sobre edad y crecimiento de *C. falciformis* se han realizado (por ejemplo, Branstetter 1987, Oshitani *et al.* 2003, Zea-De la Cruz 2007, Bonfil 2008, Joung *et al.* 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011) sólo se ha considerado *a priori* el modelo convencional de von Bertalanffy de tres parámetros, a pesar de que se ha recomendado el uso de otras alternativas y el contraste entre los modelos (Cailliet *et al.* 2006, Harry *et al.* 2010, Smart *et al.* 2013). Apenas recientemente Hall *et al.* (2012) estimaron el crecimiento de *C. falciformis* a partir del modelo de von Bertalanffy que considera la talla de nacimiento. Por otro lado, Bonfil (2008) considera que a pesar de los esfuerzos realizados poco se sabe de este proceso en el caso de *C. falciformis* debido a que las muestras utilizadas en los estudios de

1. CERDENARES-LADRÓN DE GUEVARA G, MC Alejo-Plata y G González-Medina. 2003. Pesquerías de pelágicos y condiciones oceanográficas asociadas, en la costa de Oaxaca. Informe final de proyecto SIBEJ-CONACYT (20000506007). Universidad del Mar. Puerto Ángel. 53p.

determinación de edad no incluyen todo el intervalo de tallas de la población. En el presente trabajo se tiene como objetivo generar información sobre la edad y el crecimiento de *C. falciformis* capturado en la costa del estado de Oaxaca, México, tomando en consideración las recomendaciones propuestas por Smart *et al.* (2013) en situaciones de tamaño de muestra pequeño. Adicionalmente, se propone la inferencia a partir de MMI como un enfoque que permite que las estimaciones de los parámetros de crecimiento en situaciones de información limitada sean óptimas (Thorson y Simpfendorfer 2009).

Materiales y métodos

Las muestras se obtuvieron de la pesca artesanal de tiburón que se realiza en las localidades de Puerto Escondido, Puerto Ángel y Santa Cruz

Huatulco en la costa chica de Oaxaca, durante el periodo de enero a noviembre de 2005. Estas localidades se ubican en la región oceanográfica del Pacífico Oriental Tropical (POT) (Fig. 1).

Durante las visitas a los sitios de muestreo, los individuos fueron desembarcados eviscerados y tronchados (Ltr) (longitud que comprende de la última abertura branquial a la foseta precaudal); se registró esta longitud alterna y posteriormente se recuperó la LT a partir de la ecuación $Ltr = 0.473 \cdot LT^{1.084}$ (Cruz-Jiménez 2010). El sexo se determinó por la presencia o ausencia del mixopterigio (órgano copulador), presente en el caso de los machos. La obtención de vértebras se realizó por un corte hecho desde el interior de la cavidad corporal, por debajo de la primera aleta dorsal, por donde se extrajeron alrededor de cinco vértebras (Bonfil 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011). Las vértebras se guardaron en bolsas de plástico en un congelador. La recolecta de

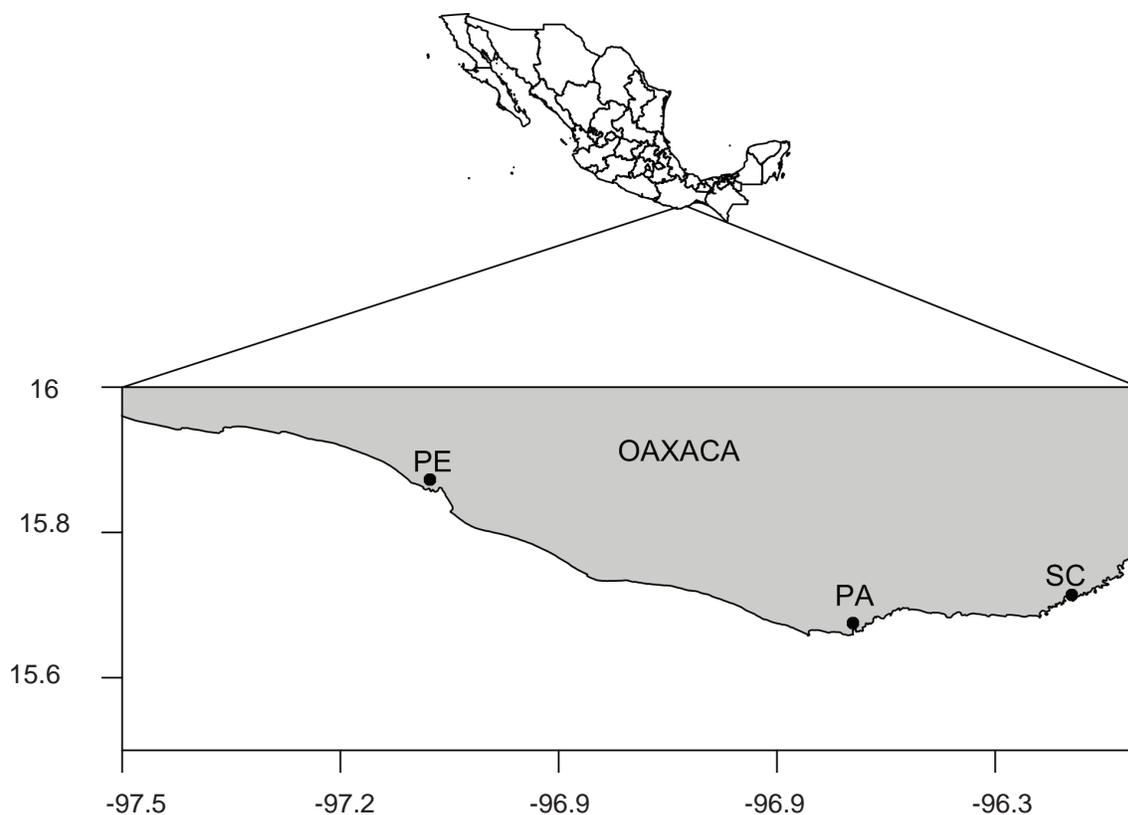


Fig. 1. Área de estudio señalando las localidades donde se desembarcan las capturas artesanales de *Carcharhinus falciformis*. PE.- Puerto Escondido. PA.-Puerto Ángel. SC.- Santa Cruz Huatulco, Oaxaca.

vértebras estuvo restringida por los pescadores, que no permiten su remoción para evitar que se dañe el producto, pero sí fue posible registrar las tallas de los peces.

La limpieza se hizo de manera mecánica para eliminar todo el arco neural, las apófisis y el tejido conectivo. Se sumergieron en una solución de hipoclorito de sodio a 5% para suprimir los restos de tejido (Bonfil *et al.* 1993). Se hizo un corte transversal en cada vértebra y cada sección fue lavada y pulida con lijas de los números 400 y 1 000, se enjuagaron durante más de diez minutos y enseguida se sumergieron de 10 a 15 minutos en una solución de cristal violeta a 0.01% según la técnica de Schwartz (1983), modificada por Anislado-Tolentino y Robinson (2001), después se removió el exceso de colorante con alcohol isopropílico a 50% por un lapso no mayor a un minuto y se pusieron a secar de 10 a 20 minutos.

Para realizar las lecturas de los cortes se utilizó un microscopio estereoscopio marca ZEISS STEMI 11, con los objetivos 6x a 16x, con iluminación reflejada y contando las bandas traslúcidas (BT) y opacas (BO) en el *corpus calcareum* (CC). La marca de nacimiento (MN), identificada como un cambio en el ángulo del CC representó la edad cero. Se asumió que un par de bandas –una BO y una BT– representan un año de crecimiento (Zea-De la Cruz 2007). Los conteos fueron realizados por tres lectores independientes sin conocimiento acerca de ningún tipo de información biológica, como sexo o longitud de los especímenes (Cailliet y Goldman 2004). La precisión de las lecturas se evaluó con el Índice del Error Promedio Porcentual (EPP) (Beamish y Fournier 1981) y el Coeficiente de Variación (CV) (Chang 1982).

Dado que *C. falciformis* se reproduce asincrónicamente (no se ha detectado una época particular de nacimientos) (Carrera-Fernández 2011, Hall *et al.* 2012), la fecha de nacimiento y la duración del primer incremento de crecimiento varían entre los individuos. Por ello, el primer incremento de crecimiento fue ajustado a 0.5 años para todos los individuos para tomar en cuenta su estrategia reproductiva (Smart *et al.* 2013).

El cálculo de las longitudes pretéritas permite estimar las dimensiones corporales en edades o etapas previas de la historia de vida de los organismos, y ello compensa el tamaño de muestra y las clases de longitud faltantes. La distancia entre

los pares de bandas de crecimiento fue medida sobre el *corpus calcareum* en línea recta (Fig. 2) con el programa UTHSCSA ImageTool Ver. 3 alpha. El retrocálculo de las longitudes se realizó conforme el método modificado de Fraser-Lee (Campana 1990) que incorpora la talla de nacimiento:

$$L_i = L_c + \left(\frac{(rv_i - RV_c) * (L_c - L_{nac})}{(RV_c - rv_{nac})} \right) \quad \text{Ec. 1}$$

Donde L_i es la talla a la banda i , L_c la talla al momento de la captura, L_{nac} la talla-al-nacimiento, RV_c el radio vertebral al momento de la captura entendido como la distancia del foco al borde externo de la vértebra; rv_i la distancia entre el foco y cada par de bandas de crecimiento y rv_{nac} la distancia del foco a la marca de nacimiento. La talla de nacimiento que se ha estimado para *C. falciformis* es de 65 cm (Alejo-Plata *et al.* 2007).

La descripción del crecimiento se realizó a partir de los datos retrocalculados conforme el enfoque de inferencia con multimodelos (IMM), para lo que se contrastaron diversos modelos de crecimiento y se siguió el Criterio de Información de Akaike (Akaike Information Criterium, AIC) como pauta de selección. Se ha recomendado el empleo de multimodelos para la caracterización adecuada del crecimiento en tiburones (Cailliet *et al.* 2006, Hall *et al.* 2012, Smart *et al.* 2013) como una forma de mejorar su estimación a diferencia de sólo utilizar *a priori* el modelo de von Bertalanffy. Se contrastaron los siguientes modelos (g_1 - g_4 , respectivamente):

1. Modelo convencional de von Bertalanffy (1938) (VBT):

$$Y(t) = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad \text{Ec. 2}$$

2. Modelo original de von Bertalanffy (VBTO), con el que se fija previamente la longitud a la edad cero (65 cm) (Cailliet *et al.* 2006):

$$Y(t) = L_\infty - (L_\infty - 65)(e^{-kt}) \quad \text{Ec. 3}$$

3. Modelo de Gompertz (Ricker 1975), que considera la longitud a la edad cero (Fisher 2010):

$$Y(t) = 65e^{(G(1-e^{-kt}))} \quad \text{Ec. 4}$$

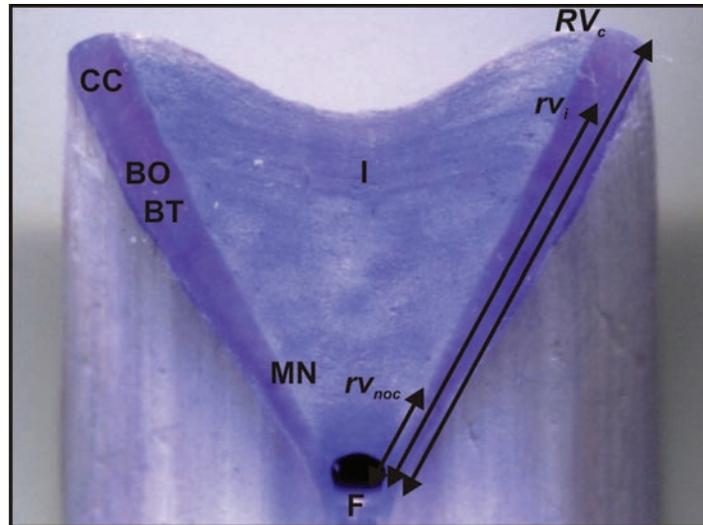


Fig. 2. Características de un corte de vértebra de un organismo macho de *Carcharhinus falciformis*. F: Foco, MN: Marca de nacimiento; BO: Banda Opaca; BT: Banda traslúcida; CC: corpus calcareum; I: Intermedalia; rv_i : Distancia del foco a la marca de crecimiento i ; RV_c : Radio de la vértebra.

4. Modelo de Schnute (1981), generalizado de crecimiento, que presenta como casos especiales el modelo de von Bertalanffy (cuando $k \neq 0$; $b = 1$) y el de Gompertz (cuando $k \neq 0$; $b = 0$) (Schnute 1981).

$$Y(t) = \left[y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \frac{1 - e^{-k(t-t_1)}}{1 - e^{-k(t_2-t_1)}} \right]^{\frac{1}{b}} \quad \text{Ec. 5}$$

En los modelos anteriores, $Y(t)$ representa la longitud del pez a la edad t , L_∞ corresponde a la talla teórica asintótica, t_0 representa el tiempo en que la curva de crecimiento cruza el eje- t , k es la tasa de crecimiento con relación a la talla, el parámetro $G = \ln(L_\infty/L_0)$, y_1 y y_2 son las tallas al tiempo t_1 y t_2 , que corresponden en este caso a los organismos más jóvenes y más viejos respectivamente observados en la muestra, y b la tasa de crecimiento relativo. Según el modelo, los parámetros por estimar fueron: L_∞ , t_0 , k , y_1 , y_2 y b .

Dado que a cada edad t_i , le corresponde una talla Y_i predicha por cada uno de los modelos, se asumió un tipo de error multiplicativo $\hat{Y} = Y_i * \exp^{\epsilon_i}$, donde $\epsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$. La estimación de los parámetros se obtuvo al minimizar la función objetivo correspondiente a cada modelo (Haddon 2001), con el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter *et al.* 1996):

$$-\ln L = \frac{n}{2} [\ln(2\pi) + 2\ln(\sigma) + 1] \quad \text{Ec. 6}$$

Donde σ se estimó a partir de la muestra:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (Y_t - L(t))^2} \quad \text{Ec. 7}$$

Donde Y_t es la longitud estimada por el modelo y $L(t)$ la talla a la edad t observada.

Para la selección del mejor modelo candidato se siguió el criterio de Akaike, AIC (Burnham y Anderson 2002), considerando adicionalmente un algoritmo de corrección para evaluar el desempeño de los modelos en situaciones de tamaño de muestra pequeños (Zhu *et al.* 2009):

$$AIC_c = AIC + \frac{2\theta(\theta+1)}{n-\theta-1} \quad \text{Ec. 8}$$

Donde $AIC = (2 * -\ln L) + (2 * \theta)$, $-\ln L$ es la estimación del logaritmo negativo de verosimilitud para cada modelo, θ representa el número de parámetros en cada modelo y n el número de grupos de edades observadas. Se eligió como el mejor modelo aquel que presentó el AIC_c más pequeño (AIC_{\min}) (Burnham y Anderson 2002). Se usaron las diferencias (Δ) entre el AIC_c de cada modelo y el AIC_{\min} para jerarquizar el resto de los modelos. De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), cuando $\Delta_i < 2$, se considera que los modelos presentan alto soporte de información, mientras que los que cumplen con $2 < \Delta_i < 10$, presentan un soporte intermedio y aquellos con un $\Delta_i > 10$,

presentan muy poco o ningún soporte de información, por lo que deben omitirse de futuras consideraciones. La probabilidad de elección del modelo idóneo se interpreta mejor al normalizar los valores de verosimilitud, es decir, la plausibilidad relativa de cada modelo dados los datos y para el conjunto de modelos, que se obtiene al ponderar el valor de AIC_c (Burnham y Anderson 2002). Se calculó el valor de ponderación de AIC (w_i) de cada modelo ($i = 1, \dots, 4$) como:

$$w_i = \frac{\exp(-\Delta_i/2)}{\sum_{i=1}^4 \exp(-\Delta_i/2)} \quad \text{Ec. 9}$$

Donde w_i es la ponderación del modelo i y Δ_i las diferencias entre el AIC_c de cada modelo y el AIC_{\min} . Para cada uno de los modelos candidatos se estimaron la \hat{L}_∞ ponderada, el error estándar $SE(\hat{L}_\infty)$, así como el intervalo de confianza a 95% (IC). La estimación de $SE(\hat{L}_\infty)$ se obtuvo a partir de un remuestreo *bootstrap* paramétrico y se obtuvieron 2 000 estimaciones independientes de los parámetros estimados por cada uno de los modelos (Efron y Tibshirani 1993). El IC se estimó como $\hat{L}_\infty \pm t_{d.f., 0.975} SE \hat{L}_\infty$ (Katsanevakis 2006). De acuerdo con el IMM, la longitud asintótica promedio (\bar{L}_∞) se estimó como el promedio ponderado de los modelos candidatos (Burnham y Anderson 2002, Katsanevakis 2006):

$$\bar{L}_\infty = \sum_{i=1}^4 w_i \hat{L}_{\infty, i} \quad \text{Ec. 10}$$

El error estándar de \bar{L}_∞ fue estimado de acuerdo a la función propuesta por Burnham y Anderson (2002) y Katsanevakis (2006):

$$SE(\bar{L}_\infty) = \sum_{i=1}^4 w_i \left(var(\hat{L}_{\infty, i} | g_i) + (\hat{L}_{\infty, i} - \bar{L}_\infty)^2 \right)^{\frac{1}{2}} \quad \text{Ec. 11}$$

Donde $var(\hat{L}_{\infty, i} | g_i)$ es la varianza de la longitud asintótica estimada de cada modelo y condicionado éste.

Resultados

Se registraron 421 organismos en un intervalo de tallas de 50 a 157 cm de longitud total (LT), 193 organismos fueron hembras (53 a 157 cm de LT) y 228 machos (50 a 156 cm de LT) (Fig. 3). La muestra para la estimación de la edad consistió de 21 organismos (9 machos y 12 hembras) con longitudes de 50 a 157 cm de LT. Los datos estuvieron repartidos uniformemente en el intervalo de tallas de la muestra que consistió de organismos desde neonatos hasta pre reproductivos (Alejo-Plata *et al.* 2007). Por lo que respecta a la precisión de la estimación de la edad entre los lectores, el EPP fue de 9.88% y el CV de 10.91%.

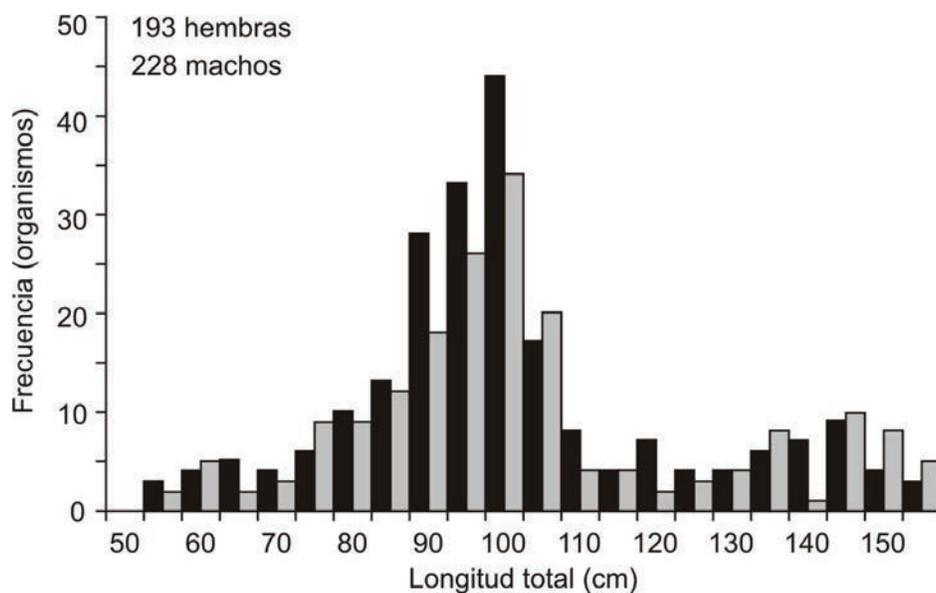


Fig. 3. Estructura de tallas de *Carcharhinus falciformis* capturado en la costa de Oaxaca durante el año 2005. Barras oscuras machos, barras claras hembras.

El número máximo de marcas observadas fue de 6, que se contabilizaron en un macho de 146 cm de LT, mientras que en organismos de 50 a 74 cm de LT sólo se observó la marca de nacimiento. Dado el tamaño de muestra pequeño, no fue posible hacer el análisis por sexo.

La estimación de L_{∞} fue biológicamente razonable para el modelo VBTO (258.4 cm), a diferencia del resto de los modelos que la subestiman, aunque presentan mayor verosimilitud. En los modelos que no se fijó previamente la talla de nacimiento, se obtuvo una adecuada estimación de este parámetro (~ 62 cm). Todos los modelos presentan estimaciones muy similares en el intervalo de edades observado en la muestra; sin embargo, al extrapolar las curvas es donde son evidentes las diferencias entre los modelos (Fig. 4).

Para cada modelo candidato, el valor correspondiente de AIC, AIC_c , Δ_i , ponderación de Akaike w_i , $\hat{L}_{\infty,i}$, y $SE(\hat{L}_{\infty,i})$ se presenta en la tabla 1, así como el valor de la longitud asintótica promedio y su $SE(\bar{L}_{\infty})$. Considerando únicamente la verosimilitud, el modelo de von Bertalanffy convencional que estima los tres parámetros (VBT) fue el más verosímil ($-\ln L = -18.716$) con una $L_{\infty} = 210.9$, mientras que el modelo de Schnute no es adecuado para describir el crecimiento de *C. falciformis* ($-\ln L = 4.579$). El modelo más parsimonioso de acuerdo con el AIC_c fue el de Gompertz ($AIC_c = -20.064$) con parámetros de crecimiento $L_{\infty} = 185.4$ cm de LT; $k = 0.264$ años⁻¹. Dado que el modelo de Schnute presentó un valor de $\Delta > 10$ que indica que presenta poco o nulo soporte de información, se excluyó de los análisis posteriores. El resto de los modelos no muestra una diferencia contundente. El que presentó el mayor soporte fue el de Gompertz

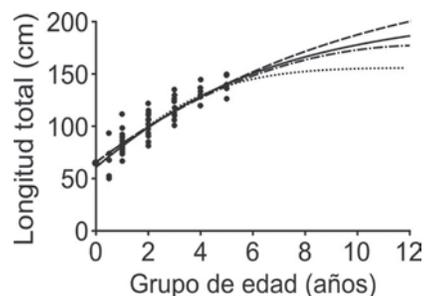


Fig. 4. Curvas de crecimiento de *Carcharhinus falciformis* obtenidas a partir de los parámetros estimados para cada uno de los modelos. Datos retrocalculados (•); modelo de von Bertalanffy de dos parámetros (-.-); modelo de von Bertalanffy convencional (—); modelo de Gompertz (-.-.); modelo de Schnute (.....).

($w_i = 42.0\%$), seguido del modelo VBT ($w = 30.7\%$) y, por último, el original de von Bertalanffy que fija previamente la talla de nacimiento (VBTO) ($w = 27.3\%$). Las estimaciones del modelo de Gompertz fueron consistentes al presentar un desvío de apenas 1%, mientras que el de VBTO presentó gran variabilidad en la estimación del parámetro L_{∞} con un SE de 26 cm. El IC de los modelos se traslapa entre sí. El modelo de VBT presenta el IC más estrecho y el de VBTO es el de mayor incertidumbre. El valor promedio de L_{∞} (213.1 cm de LT) presenta el IC más amplio (125.2 - 301.1 cm de LT).

Discusión

A pesar de que *Carcharhinus falciformis* es un recurso pesquero importante en pesquerías tropicales del mundo, se considera que hay poca información concerniente a la biología y la ecología de esta especie y por ello se considera necesario

Tabla 1
Parámetros de crecimiento de los modelos contrastados. El número de parámetros en cada modelo (θ). Intervalo de confianza a 95% (IC95%)

Modelo	θ	L_{∞}	k	t_0	L_0	$-\ln L$	AIC	AIC_c	Δ_i	w_i	$w_i \hat{L}_{\infty}$	$SE \hat{L}_{\infty}$	IC 95%	
von Bertalanffy	3	210.9	0.149	-2.315		-18.716	-31.433	-19.433	0.63	0.307	64.7	5.651	199.9	222.0
von Bertalanffy	2	258.4	0.099		65	-13.600	-23.200	-19.200	0.86	0.273	70.5	26.011	207.4	309.4
Gompertz	2	185.4	0.264		65	-14.032	-24.064	-20.064	0.00	0.420	77.9	13.206	159.5	211.3
Schnute	4	156.4	0.493			4.579	17.158	57.158	77.22					
											\bar{L}_{∞}	$SE \bar{L}_{\infty}$	IC 95%	
Promedio											213.1	44.9	125.2	301.1

fomentar la investigación, el manejo y su conservación (Sosa-Nishizaki *et al.* 2007, Bonfil 2008).

El intervalo de tallas a que se tuvo acceso fue muy limitado, únicamente se contó con información de organismos neonatos, juveniles y pre-adultos. La población de *C. falciformis* que se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical presenta una distribución desde el sur de Baja California hasta Perú, incluido el Golfo de California (Garrick 1982). Sin embargo, se considera que el Golfo de Tehuantepec es un área potencial para la crianza de esta especie, que al parecer no presenta una temporalidad reproductiva bien definida (Alejo-Plata *et al.* 2007, Carrera-Fernández 2011), lo que explicaría que durante todo el año se presenten organismos neonatos, juveniles y pre-reproductivos, lo que probablemente no permite el acceso a todas las clases de talla de forma adecuada. Tomando en cuenta que se considera como de una misma población a los organismos de *C. falciformis* distribuidos al norte del Ecuador, se ha reportado su posible segregación de tallas, en donde los individuos de menor tamaño preferentemente se distribuyen en regiones costeras y hacia el oeste de los 140° O, donde se presentan condiciones cálidas. Mientras que los individuos de mayor talla se observan sobre todo en aguas oceánicas al este de los 140° O y menos cálidas (Cabrera Chávez-Costa 2003, García-Cortés *et al.* 2012). A partir de datos de CPUE se ha señalado una clara tendencia decreciente en el caso de individuos >150 cm de LT de *C. falciformis* durante el periodo de 1994-2009 (CIAT 2013) y una disminución del peso promedio de los organismos capturados: de 52 kg en 1990 a 27 kg durante 2003, lo que se ha interpretado como una sobreexplotación de este recurso (Joung *et al.* 2008). Estas situaciones posiblemente se vieron reflejadas en la composición de tallas a las que se tuvo acceso en el presente trabajo, en donde cambios en las condiciones ambientales y la tendencia descendente de la captura de adultos no permitieron el registro de estos organismos.

En cuanto a la repetitividad de las lecturas de las bandas de crecimiento, aun cuando se obtuvo un valor del APE de 9.88% y del CV de 11% de variabilidad, y que siempre será mayor el valor del CV (Chang 1982), estos valores están dentro de los esperados en estudios de vértebras de tiburones (Campana 2001), por lo que se con-

sidera que se realizó una adecuada asignación de la edad. Se asumió que un par de bandas de crecimiento representa un año de crecimiento, dado que Branstetter (1987) y Bonfil *et al.* (1993) mencionan que la periodicidad de las marcas de crecimiento de *C. falciformis* son anuales y se tiene conocimiento de que la especie no presenta diferencias significativas de crecimiento entre hembras y machos (Branstetter 1987, Bonfil *et al.* 1993, Oshitani *et al.* 2003, Zea-De la Cruz 2007, Joung *et al.* 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011, Hall *et al.* 2012).

En general, los parámetros de crecimiento estimados no entran dentro del intervalo de los reportados en otras regiones (Tabla 2) (Branstetter 1987, Bonfil *et al.* 1993, Oshitani *et al.* 2003, Zea-De la Cruz 2007, Joung *et al.* 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011, Hall *et al.* 2012) salvo el obtenido por el modelo de VBTO. Se considera que en general las muestras utilizadas en los estudios de determinación de edad no incluyen todo el intervalo de tallas de la población y la carencia de organismos muy jóvenes y muy viejos afecta en gran medida la estimación de los parámetros de crecimiento (Cailliet y Goldman 2004, Bonfil 2008).

Al revisar en forma detallada las características de la muestra utilizada sobre todo en los trabajos realizados para el Pacífico mexicano, se puede apreciar que al parecer el intervalo de tallas de la muestra refleja el patrón de migración que tal vez siga esta especie a lo largo del Pacífico mexicano, lo que, a su vez, afecta la estimación de los parámetros de crecimiento. En el Pacífico norte de México, Sánchez de Ita *et al.* (2011) reportan que más de 85% de los organismos presentaba una talla entre 165 a 220 cm de longitud total, estructura de tallas por completo diferente a la observada en este trabajo. En la costa del Pacífico sureste de México, Zea-de la Cruz (2007) reportó que 85% de los organismos capturados en la costa de Chiapas son inmaduros, con tallas menores a 160 cm de longitud total. En la costa de Oaxaca se ha reportado que 73% de las capturas lo constituyen organismos menores a 170 cm de longitud total que corresponden a individuos inmaduros. La cercanía entre estos sitios se refleja en la estructura de tallas muy semejantes. En este sentido, Springer (1967) menciona que las poblaciones de tiburones tienden a segregarse por talla o sexo, en este

Tabla 2

Parámetros de crecimiento estimados para *Carcharhinus falciformis* en diferentes regiones. Se indica el modelo que se utilizó para la descripción del crecimiento, von Bertalanffy de tres parámetros (VBT) y de dos parámetros (VBTO). Hembras ♀, Machos ♂. Los parámetros de cada modelo, así como el algoritmo utilizado para la estimación de los parámetros de cada modelo. Suma de cuadrados (SSQ), logaritmo negativo de verosimilitud (-ln L), máxima verosimilitud (L), no se menciona (NM), no aplica (NA)

Región	Autor	Modelo	Parámetros				Algoritmo
			L_{∞}	k	t_0	L_0	
Golfo de México	Branstetter (1987)	VBT	291.0 ♀♂	0.153	-2.2	72 cm	NM
Banco de Campeche	Bonfil <i>et al.</i> (1993)	VBT	311.0 ♀♂	0.101	-2.71		L
			314.9 ♀	0.091	-3.18	75–80	
			301.0 ♂	0.098	-3.05		
Océano Pacífico	Oshitani <i>et al.</i> (2003)		287.7 ♀♂	0.148	-1.76	65–81	SSQ
Noroeste de Taiwan	Joung <i>et al.</i> (2008)	VBT	332.0 ♀♂	0.084	-2.76	68.6	SSQ
			341.0 ♀	0.077	-3.03		
			315.0 ♂	0.091	-2.32		
Chiapas	Zea-de la Cruz (2007)	VBT	315.0 ♀♂	0.104	-1.69		Gráficos
			315.0 ♀	0.106	-1.642	50	
			310.0 ♂	0.102	-1.86	53	
Baja California Sur	Sánchez-de Ita <i>et al.</i> (2011)	VBT	240.0 ♀♂	0.138	-2.98	76.5	SSQ
Océano Índico	Hall <i>et al.</i> (2012)	VBTO	299.4 ♀♂	0.066	NA	81.1	-ln L
			320.4 ♀	0.057			
			277.3 ♂	0.079			
Oaxaca	Presente estudio	VBT	210.0 ♀♂	0.149	-2.32	61.6	-ln L
		VBTO	258.4 ♀♂	0.099	NA	65	
		Gompertz	185.4 ♀♂	0.264		65	
		Schnute	156.4 ♀♂	0.493		61.8	

caso, los juveniles de *C. falciformis* se distribuyen en zonas costeras que ocupan para la crianza, mientras que los adultos se mueven hacia aguas oceánicas (Compagno 2002, Cabrera Chávez-Costa 2003, García-Cortés *et al.* 2012), lo que además coincide con la hipótesis de que el golfo de Tehuantepec es un área de crianza para *C. falciformis* (Carrera-Fernández 2011).

Adicionalmente, el método de lectura, diferencias en la definición de las bandas de crecimiento (Cailliet y Goldman 2004, Joung *et al.* 2008) y los métodos utilizados para el procesamiento de la muestra (tinción, corte), así como la región de la columna vertebral de donde se tomó la vértebra para la determinación de la edad (región cervical, dorsal, precaudal) pueden causar diferencias en la estimación de los parámetros de crecimiento (Branstetter 1987, Bonfil *et al.* 1993, Oshitani *et al.* 2003, Cailliet y Goldman 2004, Joung *et al.* 2008). Por ejemplo, Joung *et al.* (2008) trabajaron con vértebras de la región pre-

caudal y las lecturas se realizaron en imágenes de rayos-X del *centrum*, mientras que Bonfil *et al.* (1993) utilizaron cortes delgados teñidos con rojo de alizarina de vértebras de la región bajo la aleta dorsal para la estimación de la edad.

Por otro lado, la variación geográfica es también factor que puede llevar a diferencias en las estimaciones de crecimiento, situación que ha sido observada en otras especies de tiburones.

La L_{∞} estimada con el modelo de von Bertalanffy (VBT) es la única que coincide con el resto de las estimaciones, justo tal vez por tratarse del mismo modelo que utilizan otros autores para describir el crecimiento de *C. falciformis*. El valor promedio de $L_{\infty} = 213.1$ cm presentó el IC más amplio, ya que considera la incertidumbre en la selección del modelo, es decir, la precisión sobreestimada del mejor modelo (Katsanevakis 2006). Debido a que anteriormente no se ha utilizado un enfoque de MMI para describir el crecimiento de *C. falciformis*, no es posible

discernir si es el modelo o son las características de la muestra lo que provoca las diferencias en la estimación de los parámetros. En cuanto a los modelos utilizados, es pertinente resaltar el hecho de que el modelo de Schnute fue el que dio resultados menos ciertos en las estimaciones ($-\ln L$ 4.579) y, por tanto, el de menor soporte de información ($\Delta = 77.22$). Para el modelo de crecimiento de Schnute, el procedimiento general de solución consiste en encontrar inicialmente un modelo óptimo de cuatro parámetros (k , b , y^1 , y^2). La inspección de los parámetros k y b en el contexto del modelo general puede dar como resultado que la curva óptima obtenida sea muy parecida al submodelo logrado con sólo tres parámetros (incluso sólo dos parámetros) (Schnute 1981). Si es el caso, se puede estimar el submodelo de crecimiento y compararlos. El modelo de VBTF es un caso especial del modelo de Schnute, cuando $b = 1$, y el modelo de Gompertz, cuando $b = 0$ (Schnute 1981). Sin embargo, en nuestras estimaciones de este parámetro resulta que es estadísticamente diferente de uno y de cero, por ello no se consideró para los análisis posteriores de los parámetros de crecimiento.

De acuerdo con el valor de k estimado, Branstetter (1987) establece tres categorías de crecimiento. Para valores entre 0.05 y 0.10 años⁻¹, considera a las especies como de crecimiento lento, para valores de 0.10 a 0.20 años⁻¹, presentan un crecimiento intermedio, y de 0.2 a 0.50 años⁻¹ las considera de crecimiento rápido. Siguiendo este criterio, *C. falciformis* presenta un crecimiento lento (0.099 años⁻¹) conforme el modelo de VBT, lo que coincide con lo mencionado por Bonfil (2008) al considerar esta especie como una de las más grandes del género, de vida larga y tasa de crecimiento media con respecto a otras especies de tiburones. Esto sería de esperarse dado que se reconoce la existencia de una relación inversa entre la talla asintótica de una especie y el parámetro de crecimiento k (Welch y McFarlane 1990).

La talla de nacimiento de *C. falciformis* estimada por el modelo de VBT es coincidente con la de las observaciones realizadas en la costa de Oaxaca (Alejo-Plata *et al.* 2007). Este parámetro es el que parece generar menos incertidumbre pues presenta coincidencias entre los registros observados y los estimados por diversos autores.

El modelo de VBT considera un crecimiento anual en proporción constante hasta antes de alcanzar la longitud máxima, mientras que el modelo de Gompertz estima un punto de inflexión que representa un cambio en la aceleración del crecimiento (Thorson y Simpfendorfer 2009). El modelo de Schnute (1981) puede representar a los modelos antes mencionados dependiendo del valor de sus parámetros. En el caso de los tiburones se ha reportado la posibilidad de que éstos crezcan de acuerdo con diversos patrones y no necesariamente según el modelo de VBT (Araya y Cubillos 2006, Natanson *et al.* 2006, Liu *et al.* 2011). En este caso es viable considerar que *C. falciformis* crece conforme el modelo de Gompertz. Aunque se debe considerar que Thorson y Simpfendorfer (2009) reportan que con un tamaño de muestra pequeño, el modelo de Schnute se ve fuertemente afectado, como se observó en el presente trabajo al presentar el AIC_c más alto, por lo que fue eliminado del IMM. En contraste, el modelo de VBTO resultó el mejor para situaciones de tamaño de muestra pequeño y de especies de crecimiento lento y larga vida, ya que es posible estabilizar el error al incorporar la talla de nacimiento (Thorson y Simpfendorfer 2009). Sin embargo, al promediar el valor del parámetro L_∞ no hay un dominio contundente por parte de algún modelo. Thorson y Simpfendorfer (2009) consideran que a tamaño de muestra mayores a 50, el enfoque de selección de modelo conforme el criterio de AIC y la IMM proveen las estimaciones de parámetros de crecimiento más exactas.

Adicionalmente, el mejor ajuste del modelo a los datos depende de la función objetivo, que puede ser suma de cuadrados, verosimilitud o logaritmo de verosimilitud (Cerdaneres-Ladrón de Guevara *et al.* 2011). Katsanevakis (2006) y Katsanevakis y Maravelias (2008) proponen el uso de inferencia a partir de multimodelos para la selección del mejor modelo en el estudio del crecimiento individual en peces. En consecuencia, se deben resolver modelos alternativos y confrontarlos con los datos y obtener estimaciones adecuadas del patrón de crecimiento individual (Schnute 1981, Katsanevakis 2006). La comparación de modelos y la inferencia a partir de multimodelos utilizada permitieron la selección del mejor modelo con base en el criterio AIC_c , y de esta

forma, la selección del modelo se basó en el principio de parsimonia según el criterio de información de Akaike, de lo que resultó el modelo de Gompertz como el mejor modelo candidato.

No obstante la información limitada a la que se tuvo acceso, el enfoque de MMI permitió obtener estimaciones razonables de los parámetros que describen el crecimiento individual de *C. falciformis* en la costa de Oaxaca, siguiendo las recomendaciones básicas para la estimación del crecimiento (Smart *et al.* 2013). Aunque se considera que es importante contar con información en los intervalos de talla iniciales que sólo se obtiene con un tamaño de muestra grande para conformar un modelo más robusto (Helidoniotis y Haddon 2013), es deseable tener datos representativos de todas las clases de talla para reducir la incertidumbre de conocimiento de esta parte de la historia de vida de *C. falciformis*. Por otro lado, queda manifiesta la necesidad de evaluar y contrastar varios modelos, ya que al parecer es el de Gompertz el que mejor la describe, si bien se había limitado al empleo del modelo de VBTF, a pesar de haberse recomendado considerar otras alternativas (Cailliet *et al.* 2006, Katsanevakis 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008).

Literatura citada

- AIRES-DA SILVA AM y VF Gallucci. 2007. Demographic and risk analyses applied to management and conservation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Marine and Freshwater Research* 58(6): 570-580.
- ALEJO-PLATA MC, G Cerdaneres-Ladrón de Guevara y G González-Medina. 2006. La pesca de tiburón en la Costa Chica de Oaxaca, México: 2000-2003. *En: S Salas (ed.). Memorias Primera Conferencia de Pesquerías Costeras en América Latina y el Caribe. Evaluando, manejando y balanceando acciones.* Mérida, pp: 22-38.
- ALEJO-PLATA MC, JL Gómez-Márquez, S Ramos y E Herrera. 2007. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle 1839) en la costa de Oaxaca, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 42(3): 403-413.
- ANISLADO-TOLENTINO V y C Robinson. 2001. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith 1834) en el Pacífico central de México. *Ciencias Marinas* 27(4): 501-520.
- ARAYA M y LA Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* 77: 293-300.
- BEAMISH RJ y DA Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 112(6): 735-743.
- BONFIL R. 2008. The biology and ecology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *En: MD Camhi, E Pikitch y EA Babcock (eds.). Sharks of the open ocean: Biology, fisheries and conservation.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp: 114-127.
- BONFIL R, R Mena y D de Anda. 1993. Biological parameters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, from the Campeche Bank, Mexico. *En: S Branstetter (ed.). Conservation biology of elasmobranch.* NOAA Technical Report NMFS 115. Silver Spring, pp: 73-86.
- BRANSTETTER S. 1987. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the Northwestern Gulf of Mexico. *Copeia* 1987(4): 964-974.
- BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.* Springer. New York. 488p.
- CABRERA CHÁVEZ-COSTA A. 2003. Hábitos alimenticios del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1839) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, México.
- CAILLIET GM y KJ Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *En: JA Musick, JC Carrier y MR Heithaus (eds.). Biology of sharks and their relatives.* CRC Press LLC. Boca Raton, pp: 399-447.
- CAILLIET GM, WD Smith, HF Mollet y KJ Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77(3): 211-228.
- CAMPANA SE. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(11): 2219-2227.
- CAMPANA SE. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59(2): 197-242.

- CARRERA-FERNÁNDEZ M. 2011. Parámetros reproductivos de los tiburones piloto (*Carcharhinus falciformis*), martillo (*Sphyrna lewini*) y azul (*Prionace glauca*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Doctorado. Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz. 100p.
- CERDENARES-LADRÓN DE GUEVARA G, E Morales-Bojórquez y R Rodríguez-Sánchez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 7(5): 488-499.
- CHANG WYB. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39(8): 1208-1210.
- CHEN YD, A Jackson y HH Harvey. 1991. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 49(6): 1228-1235.
- CIAT. 2013. Taller sobre la evaluación de la población de tiburón sedoso en el océano Pacífico Oriental. Comisión Interamericana del Atún Tropical. Cuarta Reunión Técnica sobre tiburones, La Jolla, California (EU) 12-14 de febrero de 2013. <https://www.iattc.org/MeetingsSPN.htm>
- COMPAGNO LJV. 2002. Sharks. En: KE Carpenter (ed.). *The living marine resources of the western central Atlantic, vol. 1. Introduction, mollusks, crustaceans, hagfish, sharks batoid fishes and chimaeras*. FAO Species Identification Guide for Fishery Purpose and American Society of Ichthyologist and Herpetologist Roma, p. 600.
- CORTÉS E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research* 39(2): 199-209.
- CRUZ-JIMÉNEZ SC. 2010. Edad, crecimiento y mortalidad del tiburón *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1839) (Elasmobranchii: Carcharhinidae), capturado en la Costa chica del estado de Oaxaca. Tesis de Maestría. Universidad del Mar. Puerto Ángel. 59p.
- EFRON B y RJ Tibshirani. 1993. *An introduction to the bootstrap*. Chapman & Hall. New York. 257p.
- FISHER RA. 2010. *Life history, trophic ecology, and prey handling by cownose ray, Rhinoptera bonasus, from Chesapeake Bay*. Virginia Institute of Marine Science, Virginia Sea Grant, College of William and Mary. Gloucester Point. 98p.
- GARCÍA-CORTÉS B, A Ramos-Cartelle y J Mejuto. 2012. Biological observations of silky shark (*Carcharhinus falciformis*) on Spanish surface longliners targeting swordfish in the Pacific Ocean over the period 1990-2011 and applicability to the Atlantic case. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 68(4): 1601-1617.
- GARRICK JAF. 1982. Sharks of the genus *Carcharhinus*. NOAA Technical Report NMFS 445. NOAA/NMFS Silver Spring. 194p.
- GOLDMAN KJ. 2005 Age and growth of elasmobranch fishes. En: JA Musick y R Bonfil (eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. Rome. 251p.
- GOMPERTZ B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 115: 513-583.
- HADDON M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall. Boca Raton. 406p.
- HALL NG, C Bartron, WT White, Dharmadi y IC Potter. 2012. Biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Carcharhinidae) in the eastern Indian Ocean, including an approach to estimating age when timing of parturition is not well defined. *Journal of Fish Biology* 80(5): 1320-1341.
- HARRY AV, CA Simpfendorfer y AJ Tobin. 2010. Improving age, growth, and maturity estimates for aseasonally reproducing chondrichthyans. *Fisheries Research* 106(3): 393-403.
- HELIDONIOTIS F y M Haddon. 2013. Growth models for fisheries: The effect of unbalanced sampling error on model selection, parameter estimation, and biological predictions. *Journal of Shellfish Research* 32(1): 223-235.
- HEUPEL MR y CA Simpfendorfer. 2010. Science or slaughter: need for lethal sampling of sharks. *Conservation Biology* 24(5): 1212-1218.
- JOUNG SJ, CT Chen, HH Lee y KM Liu. 2008. Age, growth, and reproduction of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, in northeastern Taiwan waters. *Fisheries Research* 90(1-3): 78-85.
- KATSANEVAKIS S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81(2-3): 229-235.
- KATSANEVAKIS S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9(2): 178-187.
- LIU KM, CP Lin, SJ Joung y SB Wang. 2011. Age and growth estimates of the Blacktip Sawtail Catshark *Galeus sauteri* in Northeastern Waters of Taiwan. *Zoological Studies* 50(3): 284-295.

- NATANSON LJ, NE Kohler, D Ardizzone, GM Cailliet, SP Wintner y HF Mollet. 2006. Validated age and growth estimates for the Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 77: 367-83.
- NETER J, MH Kutner, J Nachtschien y W Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408p.
- OSHITANI S, H Nakano y S Tanaka. 2003. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the Pacific Ocean. *Fisheries Science* 69(3): 456-464.
- RICKER WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of Fisheries Research Board Canada* 191: 1-382.
- RICHARDS FJ. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10(2): 290-301.
- SÁNCHEZ-DE ITA JA, C Quiñonez-Velázquez, F Galván-Magaña, N Bocanegra-Castillo y R Félix-Uraga. 2011. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 27(1): 20-24.
- SCHNUTE J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(9): 1128-1140.
- SMART JJ, AV Harry, AJ Tobin y CA Simpfendorfer. 2013. Overcoming the constraints of low sample sizes to produce age and growth data for rare or threatened sharks. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23(1): 124-134.
- SCHWARTZ FJ. 1983. Shark ageing methods and age estimation of Scalloped Hammerhead, *Sphyrna lewini*, and Dusky, *Carcharhinus obscurus*, sharks based on vertebral ring counts. Summary paper. En: ED Prince y LM Pulos (eds.). *Proceedings of the International workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks*. U.S. Dep. Commer., NOAA Technical Report NMFS 8: 167-174.
- SOSA-NISHIZAKI O, JF Márquez-Farías y CJ Villavicencio-Garayzar. 2007. Case study: Pelagic shark fisheries along the west coast of Mexico. En: MD Camhi, E Pikitch y EA Babcock (eds.). *Sharks of the open ocean*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, pp: 275-282.
- SPRINGER S. 1967. Social organization of shark population. En: PW Gilbert, RF Mathewson y DP Rall (eds.). *Sharks, skates and rays*. The Johns Hopkins Press Baltimore. Maryland, pp: 149-174.
- STEVENS JD, R Bonfil, NK Dulvy y PA Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476-494.
- VON BERTALANFFY L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10(2): 181-213.
- THORSON JT y CA Simpfendorfer. 2009. Gear selectivity and sample size effects on growth curve selection in shark age and growth studies. *Fisheries Research* 98: 75-84.
- WALKER T I. 1992. Fishery simulation model for sharks applied to the Gummy Shark, *Mustelus antarcticus* Günther, from Southern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43(1): 195-212.
- WELCH DW y GA McFarlane. 1990. Quantifying the growth of female Pacific Hake (*Merluccius productus*): An example of measuring uncertainty and bias in non-linear parameter estimation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(4): 672-681.
- ZEA-DE LA CRUZ H. 2007. Edad y crecimiento del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1839) registrado en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Boca del Río. Boca del Río, Veracruz. 64p.
- ZHU L, L Li y Z Liang. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 27(3): 457-467.

Recibido: 11 de mayo de 2013.

Aceptado: 14 de diciembre de 2013.