

Edad y crecimiento del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, en el Golfo de México

Javier Tovar-Ávila,* Virgilio Arenas-Fuentes** y Xavier Chiappa-Carrara***

Los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy son estimados para ejemplares de *Carcharhinus limbatus* muestreados en las capturas de la pesquería artesanal de las costas mexicanas del Golfo de México de julio de 1994 a diciembre de 1998. El crecimiento se estimó a partir de edades determinadas con base en conteos de bandas de crecimiento, observadas en cortes sagitales de vértebras dorsales de 112 ejemplares. Los resultados de los análisis de incremento marginal y de bordes vertebrales sugieren que cada año se forma un par de bandas (una opaca y una hialina). La precisión de los conteos fue aceptable (índice de error promedio porcentual y CV intralector = 8.3% y 11.3%, e interlector = 5.6% y 7.62%, respectivamente). Las edades máximas estimadas fueron de 12 años para las hembras y 14 años para los machos, y la longitud total (LT) de 178 cm en ambos casos. Las hembras crecen más rápidamente, pero su madurez sexual es más tardía que en los machos porque la edad de primera madurez fue de 5–6 años en las hembras y 4–5 años en los machos. Los parámetros de crecimiento fueron significativamente diferentes entre las hembras ($L_{\infty} = 179.9$ cm, $k = 0.19$ años⁻¹ y $t_0 = -3.1$ años) y los machos ($L_{\infty} = 187.8$ cm, $k = 0.14$ años⁻¹ y $t_0 = -4.5$ años) ($T^2 = 204.68$, $p < 0.01$); y el parámetro con mayor influencia en esas diferencias k ($F_0 = 20.63$), seguido de t_0 ($F_0 = 17.82$) y L_{∞} ($F_0 = 4.48$). Al igual que las especies de tiburón, el crecimiento en los jóvenes de *C. limbatus* es mayor que entre los adultos.

Palabras clave: pesquerías, condriictios, elasmobranquios, modelos de crecimiento, von Bertalanffy.

Age and growth of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, in the Gulf of Mexico

Growth parameters of von Bertalanffy's equation are estimated for *Carcharhinus limbatus* sampled from the artisanal shark fishery catches off Mexican coasts in the Gulf of Mexico from July 1994 to December 1998. Growth is estimated from age determinations based on counts of growth bands observed in sagittal sections of dorsal vertebrae from 112 organisms. Marginal increment results and vertebral edge analysis suggest a pair of growth bands (one opaque and one hyaline) is formed annually. Growth band counts precision was acceptable (intra-reader index of average percent error, APE = 8.3% and inter-reader APE = 5.6%, intra-reader CV = 11.3% and inter-reader CV = 7.62%). Maximum estimated age was 12 years for females and 14 years for males (178 cm of total length in both cases). Females grow faster but attain first maturity later than males, 5–6 years for females and 4–5 years for males. Female parameters ($L_{\infty} = 179.9$ cm of total length (TL) $k = 0.19$ yrs⁻¹ and $t_0 = -3.1$ yrs) were significantly different to those of males ($L_{\infty} = 187.8$ cm of TL, $k = 0.14$ yrs⁻¹ and $t_0 = -4.5$ yrs) ($T^2 = 204.68$, $p < 0.01$), being k ($F_0 = 20.63$) the most important parameter among differences, followed by t_0 ($F_0 = 17.82$) and L_{∞} ($F_0 = 4.48$). Like most shark species, *C. limbatus* grows fast during its juvenile stages but growth decrease considerably during its adult stages.

Key words: fisheries, chondrichthyans, elasmobranchs, growth models, von Bertalanffy.

Introducción

El tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839) es una de las especies más

apreciadas por la pesquería ribereña artesanal de tiburón en el Golfo de México, donde ha ocupado el tercer lugar de importancia por el número de individuos capturados (Tovar-Ávila,

* CRIP-Bahía Banderas, INAPESCA. A.P. 59 Bucerías, Nayarit 63732, México. javiertovar.mx@gmail.com. Autor responsable de la correspondencia.

** Centro de Ecología y Pesquerías, Universidad Veracruzana.

Hidalgo 617, Col. Río Jamapa, Boca del Río, Veracruz 94290, México. varenas@uv.mx

*** UMDI-Sisal, UNAM. Puerto de Abrigo S/N Sisal, Yucatán 97350, México. chiappa@servidor.unam.mx

1995; Castillo-Géniz *et al.*, 1998). Se hicieron muestreos en distintas regiones del Golfo de México para obtener ejemplares de diversas tallas y estados de madurez de esta especie, debido a que hay una marcada segregación por talla y sexo relacionada probablemente con sus hábitos migratorios (Clark y von Schmidt, 1965; Casey y Kohler, 1991; Tovar-Ávila, 1995). En las costas mexicanas del Golfo de México se pescan juveniles de ambos sexos durante la mayor parte del año. Los machos adultos comúnmente son atrapados durante el invierno y la primavera en todo el litoral mexicano, desde el norte de Tamaulipas hasta la zona norte de Quintana Roo; mientras que las hembras adultas son atrapadas principalmente en la región norte de Tamaulipas durante la primavera y el verano (Tovar-Ávila, 1995).

Diversos estudios sobre edad y crecimiento de *C. limbatus* se han llevado a cabo en poblaciones desde el noroeste del Golfo de México hasta la costa de Carolina del Norte (Branstetter, 1987; Killam y Parsons, 1989; Carlson *et al.*, 2006) y en Sudáfrica (Wintner y Cliff, 1996). En esos trabajos se ha determinado la edad a partir de las vértebras, empleando distintos métodos de observación y conteo de las bandas de crecimiento, que incluyen desde la lectura directa en vértebras enteras hasta la realización de cortes sagitales y el uso de colorantes o rayos X para resaltar las bandas.

El conocimiento de los parámetros de historia de vida de los tiburones de importancia comercial, como es el caso de *C. limbatus*, incluyendo su estructura de edades y crecimiento, es fundamental para desarrollar modelos dinámicos de evaluación poblacional (Cailliet *et al.*, 2006), útiles para establecer estrategias de manejo que permitan su aprovechamiento sustentable. Los objetivos del presente estudio fueron determinar los parámetros de crecimiento de los ejemplares de *C. limbatus* capturados en aguas costeras mexicanas del Golfo de México, mediante la estimación de edades por medio de la lectura de bandas de crecimiento en cortes vertebrales, así como la edad de primera madurez con base en las tallas de madurez reportadas previamente para la especie en la zona.

Materiales y métodos

Los tiburones fueron obtenidos de las capturas comerciales desembarcadas en diversos puertos de Veracruz (Tamiahua, Casitas, Chachalacas y Alvarado) y en Tamaulipas (Playa Bagdad), entre julio de 1994 y diciembre de 1998. Algunas muestras (principalmente de juveniles) eran de Campeche (Campeche) y otras de la costa norte de Quintana Roo (Laguna de Yalahau). Se hizo un registro del sexo de los ejemplares y de la longitud total (LT) considerada al centímetro más cercano, para lo que se colocó el organismo en posición natural sin extender la aleta caudal.

Entre cinco y diez vértebras fueron extraídas de cada ejemplar a través de una incisión realizada por debajo de la primera aleta dorsal, una vez que había sido eviscerado. El arco neural, las apófisis y el tejido conjuntivo circundante de los centros vertebrales fueron removidos con un cuchillo. Los restos de tejido fueron eliminados mediante una solución de hipoclorito de sodio a 5.0%; las vértebras permanecieron en esta solución entre 15 minutos y varias horas, dependiendo de su tamaño. Las vértebras limpias fueron conservadas en alcohol a setenta por ciento.

El diámetro vertebral (DV) fue medido mediante un vernier hasta la décima de milímetro más cercana. El DV fue relacionado con la LT de los organismos mediante un modelo lineal:

$$DV = a(LT) + b \quad \text{Ec. 1}$$

donde *a* y *b* son la pendiente y la ordenada al origen de la relación, respectivamente.

Las vértebras fueron montadas en secciones de madera con resina acrílica antes de ser cortadas con una sierra de baja velocidad Isomet (Buehler). El grosor de los cortes varió entre 300 y 500 micras.

Se probaron cuatro métodos para mejorar la visibilidad de las bandas de crecimiento en vértebras completas, que consistieron en tinción con rojo de alizarina (LaMarca, 1966), cristal violeta (Wintner y Cliff, 1996) y nitrato de plata (Stevens, 1975), así como observación con rayos X (Cailliet *et al.*, 1983). Sin embargo, estos métodos sólo facilitaron la observación de las bandas de crecimiento en organismos juveniles

(<5 bandas), por lo que se optó por observar los cortes sin tinción.

Las bandas de crecimiento (en pares) fueron contadas con la ayuda de un microscopio estereoscópico de luz transmitida. Un par de bandas correspondió a una opaca y una hialina (Cailliet *et al.*, 2006) (Fig. 1). Para el conteo sólo se tomaron en cuenta aquellas cuya línea era continua a lo largo del *corpus calcareum* e *intermedialia*; mientras que las que estaban presentes en sólo una de las partes de la vértebra fueron descartadas.

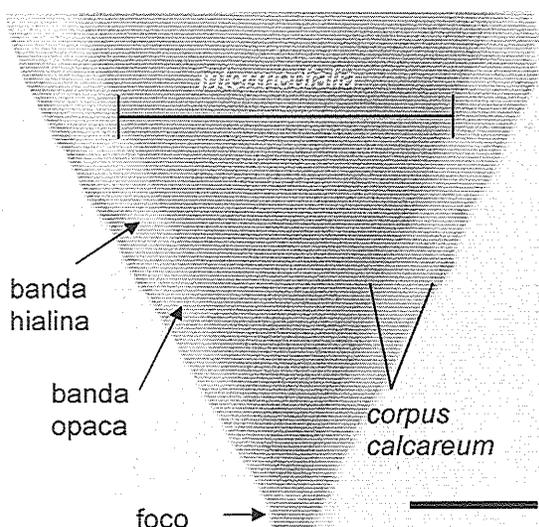


Fig. 1. Corte sagital de una vértebra dorsal de *Carcharhinus limbatus* y sus partes. Barra de escala = 5 milímetros.

Como una medida de precisión de los conteos de un primer lector y entre dos lectores, se utilizaron el coeficiente de variación (CV) y el índice de error promedio porcentual (APE) (Beamish y Fournier, 1981):

$$APE = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)}{X_j} \right] \cdot 100 \quad \text{Ec. 2}$$

donde N es el número de muestras, R es el número de veces que se leyó la muestra, X_{ij} es la edad i determinada para el pez j y X_j es el promedio de edades determinadas para el pez j . Se realizaron tres lecturas no consecutivas de cada muestra, con un intervalo mínimo de tres meses entre ellas, con sesiones previas de entrenamiento. En todas las ocasiones se hizo la evaluación sin haber revisado anteriormente ni el sexo ni la talla del organismo, para evitar el sesgo en la

evaluación. Sólo se utilizaron las vértebras que arrojaron igual número de bandas en al menos dos conteos.

La periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento se validó de manera indirecta mediante el método de incremento marginal (Gallucci *et al.*, 1996), con la fórmula:

$$IM = \frac{(R - r_b)}{(r_b - r_{b-1})} \quad \text{Ec. 3}$$

donde R es el radio de la vértebra, r_b es el radio de la última banda bien formada y r_{b-1} es el radio de la penúltima banda bien formada. También se utilizó el análisis mensual de bordes vertebrales para determinar el periodo de formación de las bandas hialinas y opacas (Kusher *et al.*, 1992).

La edad de los organismos fue estimada a partir del número de bandas hialinas menos uno, asumiendo que la primera banda hialina correspondía a la marca de nacimiento, como ha sido constatado en otras especies de tiburones (Goldman, 2005). Se determinó el porcentaje de organismos en los que hubo coincidencia entre la primera banda hialina y el cambio de dirección del *corpus calcareum* (cambio de ángulo). La edad de primera madurez se determinó con base en las longitudes mínimas de madurez reportadas previamente para la especie en la región: 145–155 y 125–135 cm de LT para las hembras y machos, respectivamente (Clark y von Schmidt, 1965; Tovar-Ávila, 1995; Castro, 1996; Castillo-Géniz *et al.*, 1998).

Se determinaron los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy (1938):

$$L_t = L_\infty (1 - \exp^{-k(t-t_0)}) \quad \text{Ec. 4}$$

donde L_t es la longitud total a la edad t , L_∞ es la longitud asintótica, k es la tasa a la cual se alcanza L_∞ y t_0 es la edad teórica a la longitud cero. Los parámetros de la ecuación fueron estimados para cada sexo mediante una regresión no-lineal, con ayuda del programa FISHPARM (Prager *et al.*, 1987).

Los tres parámetros de la ecuación de von Bertalanffy obtenidos para cada sexo fueron comparados simultáneamente mediante una prueba multivariada de T^2 de Hotelling (Bernard, 1981):

$$T^2 = \frac{n1 \cdot n2}{n1 + n2} [P1 - P2] \cdot S^{-1} \cdot [P1 - P2] \quad \text{Ec. 5}$$

donde $n1$ y $n2$ representan la cantidad de tiburones en los dos grupos por comparar y $[P1 - P2]$ es la matriz de varianza-covarianza de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy y S^{-1} su matriz inversa. Estas dos últimas fueron calculadas con los programas FISHPARM y MATCALC, respectivamente. La influencia de cada uno de los parámetros en la T^2 fue estimada mediante el valor crítico (F_0).

Resultados

Se obtuvieron las vértebras de un total de 112 individuos (55 hembras y 57 machos). Las longitudes de las hembras muestreadas fueron de 61 a 178 cm de LT (promedio = 111.76 cm de LT), y de los machos de 70–178 cm de LT (promedio = 120 cm de LT) (Fig. 2). La relación entre la LT y el DV (Fig. 3) está descrita por el modelo:

$$DV = 0.1242(LT) - 1.409 \quad \text{Ec. 6}$$

($n = 102$, $r^2 = 0.978$, $p < 0.05$)

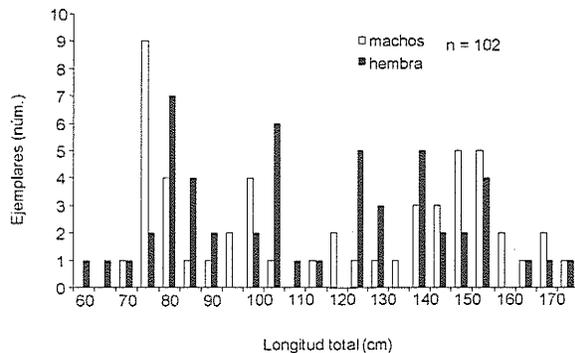


Fig. 2. Frecuencia de tallas de los organismos de *Carcharhinus limbatus* muestreados de julio de 1994 a diciembre de 1998 en la pesquería artesanal del suroeste del Golfo de México.

Del total de las vértebras analizadas por el primer autor, en 71% el número de bandas obtenido en los tres conteos fue el mismo, en 20% coincidieron dos y en 9% las tres lecturas fueron diferentes. La diferencia entre el número de bandas en los conteos fue de uno a cinco (Fig. 4). La precisión de los conteos fue considerada

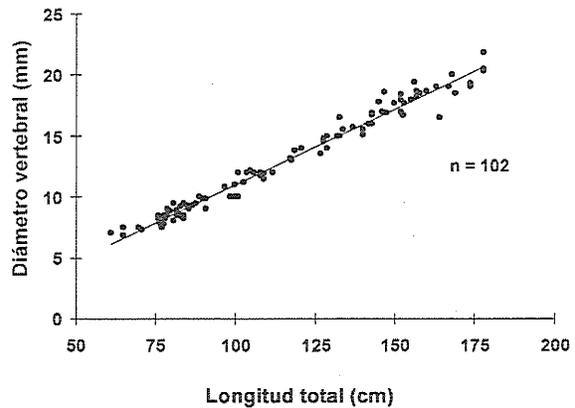


Fig. 3. Relación entre la longitud total y el diámetro vertebral de machos y hembras de *Carcharhinus limbatus*.

como aceptable, ya que el APE obtenido de los tres conteos realizados por el primer lector fue de 8.3% y el CV de 11.3%, y entre los conteos realizados por los dos lectores el APE fue de 5.6% y el CV de 7.62 por ciento.

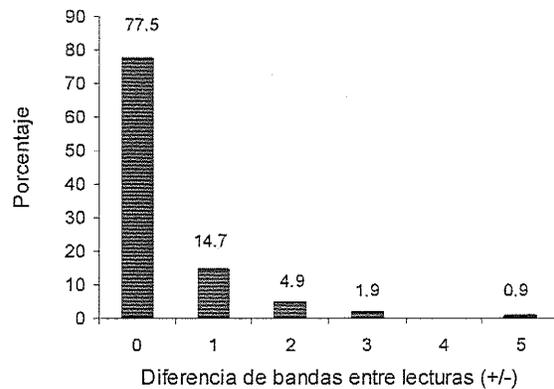


Fig. 4. Porcentaje de concordancia en las lecturas de bandas de crecimiento en vértebras de *Carcharhinus limbatus*.

Fue posible estimar la edad de 93 organismos (45 hembras y 48 machos); con los datos obtenidos se calcularon los parámetros de crecimiento. Del total de los organismos, 27% tenía menos de un año de edad, con una marca hialina bien definida cercana a la de nacimiento. En la mayoría de las vértebras (91%), la primera banda de crecimiento coincidió con el cambio de ángulo en el *corpus calcareum*.

Los análisis de incremento marginal y de bordes vertebrales mostraron que las bandas hialinas se forman en periodos definidos (Fig. 5), cuya ocurrencia varía en función de la edad

de los ejemplares. Así, en los recién nacidos se producen a principios del verano y en el invierno, mientras que en los tiburones de más de un año de edad se forman únicamente en invierno. El incremento marginal (que representa el crecimiento de la banda opaca) fue mayor después del nacimiento (que ocurre entre mayo-junio) (Fig. 6) y hasta el inicio del invierno (diciembre). Los organismos de más de un año de edad mostraron incremento marginal a partir de la primavera (abril), con un máximo en verano (junio) y disminución en otoño (noviembre).

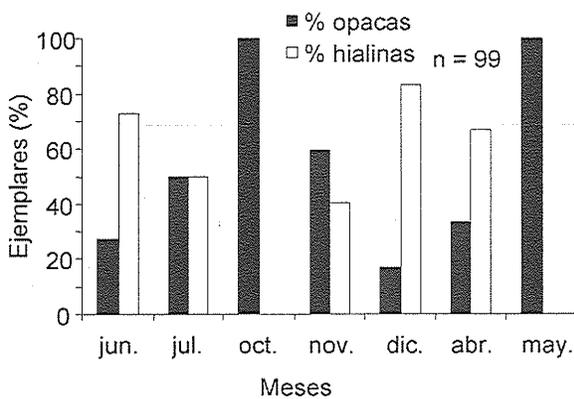


Fig. 5. Porcentaje mensual de organismos de *Carcharhinus limbatus* con bordes vertebrales opacos o hialinos.

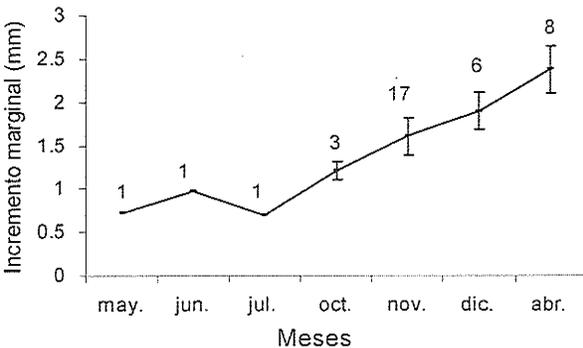


Fig. 6. Incremento marginal y su desviación estándar para los organismos de *Carcharhinus limbatus* menores de un año de edad. El número de observaciones mensuales se muestra en la parte superior.

Se observó gran variabilidad en el número de bandas de crecimiento para cada talla (Fig. 7). El macho de mayor edad tenía 14 años; mientras que la hembra de mayor edad, 12 años (178 cm de *LT* en ambos casos). La edad de primera

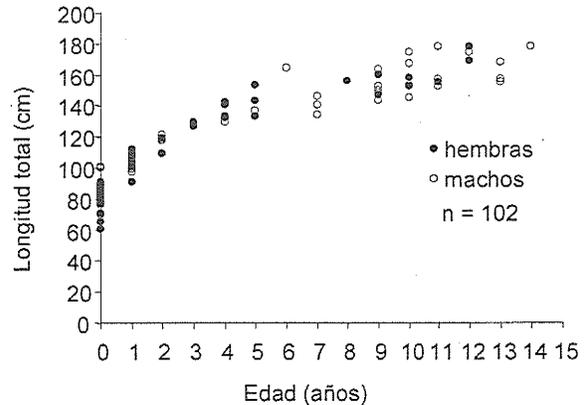


Fig. 7. Relación entre la edad y la longitud total para hembras y machos de *Carcharhinus limbatus* en el suroeste del Golfo de México.

madurez estimada para las hembras fue de 5-6 años y 4-5 años para los machos.

Los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy de las hembras y los machos fueron significativamente diferentes ($T^2 = 204.68$, $n = 2$, $p < 0.01$) (Tabla 1). La L_{∞} estimada para las hembras del presente estudio fue menor a la de los machos y, por tanto, el k también fue más pequeño, ya que estos parámetros están directamente correlacionados. El parámetro de la ecuación de von Bertalanffy con mayor influencia en las diferencias entre sexos fue k ($F_0 = 20.63$), seguido de t_0 ($F_0 = 17.82$) y L_{∞} ($F_0 = 4.48$).

Tabla 1

Parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy (L_{∞} , k y t_0), estimados para *Carcharhinus limbatus* en el suroeste del Golfo de México. ES = error estándar, CV = coeficiente de variación y n = número de organismos

Parámetro	Hembras	Machos
L_{∞}	179.9	187.8
ES	6.07	12.58
CV	0.034	0.067
k	0.19	0.14
ES	0.029	0.40
CV	0.15	0.29
t_0	-0.31	-4.51
ES	0.44	1.16
CV	-0.14	-0.26
n	45	48

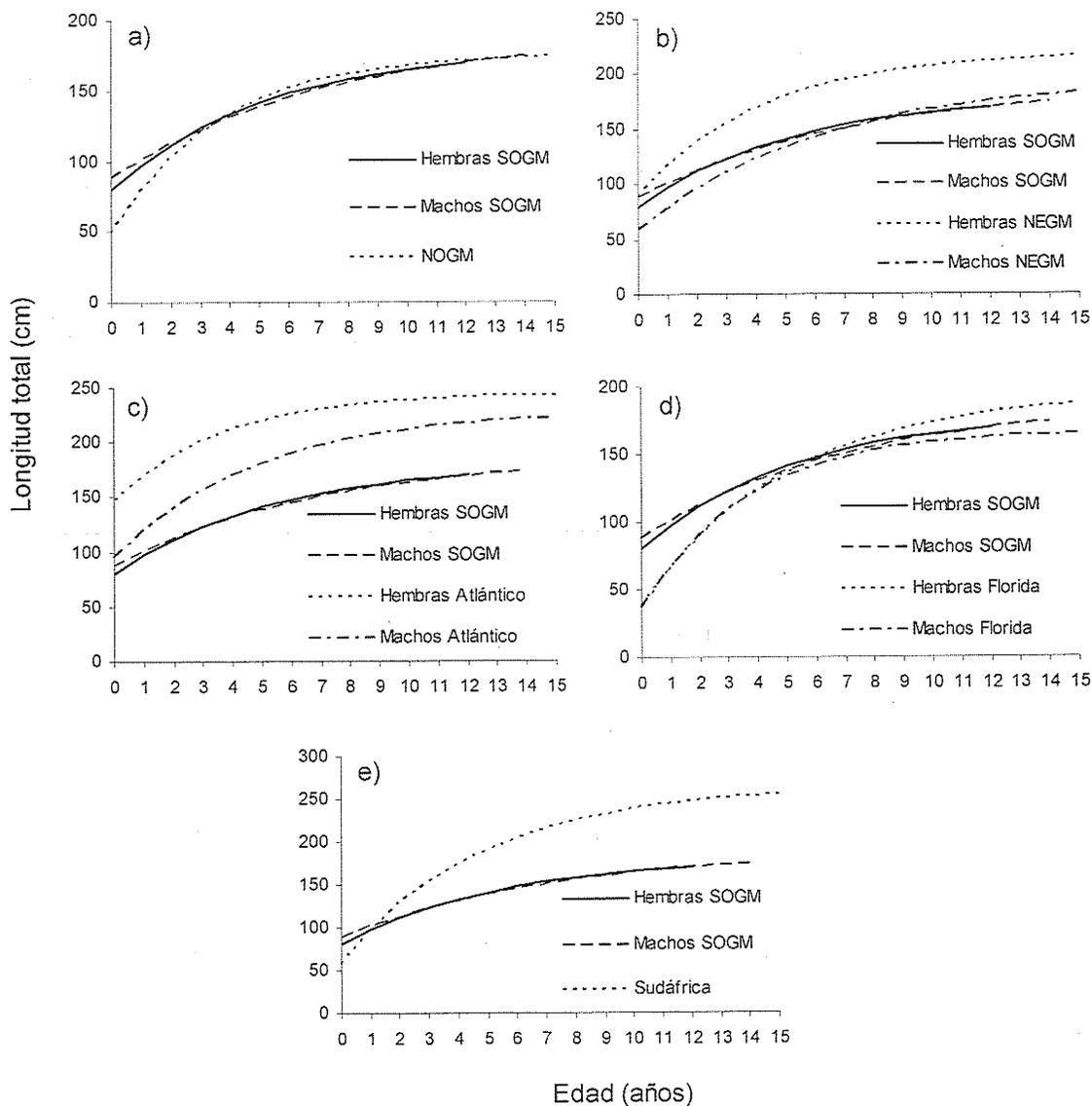


Fig. 8. Comparación de las curvas de crecimiento estimadas para hembras y machos de *Carcharhinus limbatus* en el suroeste del Golfo de México (SOGM) durante el presente estudio y las estimadas para hembras, machos o sexos combinados de la especie en otras regiones. a) noroeste del Golfo de México (NOGM) (sexos combinados) (Branstetter, 1987), b) Florida (Killam y Parsons, 1989), c) noreste del Golfo de México (NEGM), d) costa del Atlántico de Estados Unidos (Carlson *et al.*, 2006) y e) Sudáfrica (sexos combinados) (Wintner y Cliff, 1996).

Discusión

El número de vértebras de *C. limbatus* obtenidas durante el presente estudio fue limitado por la dificultad para obtener las vértebras dorsales, ya que los ejemplares de esta especie (principalmente los juveniles) son apreciados en el mercado por su carne y hay mucha reticencia entre

los pescadores para cortarlos porque al fragmentarlos disminuiría tanto la calidad como el precio del producto entero. En estudios recientes (Carlson *et al.*, 2006) se ha reportado que no existen diferencias entre el número de bandas de crecimiento de vértebras cervicales y dorsales; de ser así, sería posible incrementar el tamaño de la muestra en estudios similares. Otra de las

Tabla 2

Parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy (L_{∞} , k y t_0), estimados para *Carcharhinus limbatus* en otras regiones. n = número de organismos y T_{max} = talla máxima observada. L_{∞} en cm de longitud total (LT)
H: Hembras; M: Machos

	Branstetter (1987)		Killam y Parsons (1989)		Carlson et al. (2006)		Wintner y Cliff (1996)		
	Noroeste Golfo de México		Florida		Noreste Golfo de México		Atlántico Sudáfrica		
	H	M	H	M	H	M	H	M	
L_{∞}	171.00		195.00	166.50	218.86*	244.80*	194.84*	227.79*	262.50**
k	0.284		0.197	0.276	0.240	0.270	0.160	0.210	0.210
t_0	-1.5		-1.15	-0.88	-2.18	-2.21	-3.43	-2.58	-1.2
n	53		86	54	207	161	78	162	41 51
T_{max}	178.0	160.0	183.0	160.5	244.1	210.2	253.4	236.4	245.7 247.0
Método	Cortes vertebrales		Vértex completas, nitrato de plata y grafito		Cortes vertebrales				Cortes vertebrales, cristal violeta

*LT estimada con base en el modelo: $LT = 1.54 (LF) + 0.80$ ($r^2 = 0.98$, $n = 307$, $P < 0.01$) (Tovar-Ávila, 1995).

**LT estimada con base en el modelo: $LT = 1.334 (LP) + 4.27$ ($r^2 = 0.999$, $n = 194$) (Wintner y Cliff, 1996).

causas que limitaron la disponibilidad de ejemplares fue el comportamiento migratorio de la especie, ya que es difícil obtener ejemplares durante algunos meses. No obstante, el intervalo de tallas de los organismos muestreados fue amplio, por lo que se consideró suficiente para determinar los parámetros de crecimiento de la especie.

En el presente trabajo, la talla máxima registrada de los tiburones de ambos sexos fue similar probablemente porque las hembras, más grandes, fueron escasas en las capturas de la pesca artesanal en la zona de estudio (Tovar-Ávila, 1995; Castillo-Géniz et al., 1998). Por otro lado, las tallas registradas fueron similares a las de los ejemplares del noroeste del Golfo de México (Branstetter, 1987), pero considerablemente menores a las de otras regiones como Florida, Atlántico y Sudáfrica (Killam y Parsons, 1989; Wintner y Cliff, 1996; Carlson et al., 2006) (Tabla 2). Aunque las hembras de *C. limbatus* comúnmente son más grandes que los machos (Branstetter, 1987; Castro, 1996; Killam y Parsons, 1989), en los muestreos hechos en Sudáfrica se ha observado lo contrario (Wintner y Cliff, 1996).

La realización de cortes en las vértebras facilitó la observación de las bandas de crecimiento (Cailliet y Goldman, 2004) y permitió contar y medir hasta las más distantes al foco, principalmente en organismos adultos. A diferencia de lo mencionado en otros estudios similares (Wintner y Cliff, 1996), en éste todos los métodos de

tinción fueron adecuados, así como el uso de los rayos X, para resaltar las bandas de crecimiento en esta especie, si bien son más útiles en los ejemplares pequeños. Sin embargo, dado que estos métodos se aplicaron en vértebras completas, sería conveniente realizar pruebas en cortes.

La precisión de los conteos de las bandas de crecimiento fue similar a la de análisis realizados en Sudáfrica con esta especie, pero menor a la reportada para los ejemplares del noreste del Golfo de México y Atlántico (Tabla 3). En otros trabajos realizados con esta especie (Branstetter, 1987; Killam y Parsons, 1989), no se indica la precisión de los conteos. Se han reportado también valores similares de APE en estudios de otras especies (Tabla 3). Es probable que al incrementar el tamaño de muestra y sistematizar el proceso de conteo de bandas, la precisión de las edades estimadas fuese mayor (Cailliet, 1990; Officer et al., 1996).

Tabla 3

Error promedio porcentual (APE) estimado para diferentes especies en estudios previos

Especie	APE	Referencia
<i>C. limbatus</i>	8.1–9.4	Wintner y Cliff, 1996
<i>C. limbatus</i>	3.9	Carlson et al., 2006
<i>Mustelus manazo</i>	6.9–8.9	Cailliet et al., 1990
<i>Prionace glauca</i>	6.1–17.2	Tanaka et al., 1990
<i>C. longimanus</i>	6.9	Lessa et al., 1999
<i>C. limbatus</i>	5.6–8.3	Presente estudio

Al igual que en otras especies de tiburón (Cailliet y Goldman, 2004), y de acuerdo con los análisis de incremento marginal y de bordes vertebrales reportados previamente para *C. limbatus* (Carlson *et al.*, 2006), la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras de ejemplares de esta especie en la zona de estudio parece ser anual. La primera marca hialina puede estar relacionada con el nacimiento, que ocurre a finales de primavera (mayo) y principios de verano (junio) (Branstetter, 1987; Tovar-Ávila, 1995; Castro, 1996; Castillo-Géniz *et al.*, 1998). Las bandas hialinas siguientes pudieran estar relacionadas con cambios ambientales que ocurren en el invierno, tales como los “nortes”, que producen alteraciones severas en las condiciones oceánicas del Golfo de México (De la Lanza, 1991). De ser así, la formación de la segunda marca hialina representaría un periodo de seis a nueve meses después del nacimiento, como se ha observado en estudios de validación directa de la formación de las bandas en *C. limbatus* (Branstetter, 1987), que se deben realizar para todos los grupos de edad de la población utilizando, por ejemplo, marcadores fluorescentes (oxytetraciclina) y la técnica de marcaje y recaptura, que faciliten hacer estimaciones confiables (Campana, 2001).

La amplia variación de la longitud entre los ejemplares de la misma edad observada en *C. limbatus*, es común en los tiburones (Stevens, 1975), la cual puede deberse a diferencias en el crecimiento individual (variabilidad biológica) o a errores de medición (Tanaka *et al.*, 1990; Kusher *et al.*, 1992). Distintos tipos de error pueden ser incorporados en la determinación de la edad, tales como el asociado a la estructura

utilizada para establecer la edad y el error debido a la subjetividad del método (Campana, 2001).

Las edades máximas estimadas durante el presente estudio fueron mayores a las calculadas en ejemplares del noroeste del Golfo de México, Florida y Sudáfrica (Tabla 4). Empero, la edad máxima de los machos fue similar a la reportada en el Atlántico, y la de las hembras fue semejante a las del noreste del Golfo de México. La edad máxima fue menor a la registrada para las hembras en el Atlántico.

Las edades mínimas de madurez estimadas fueron similares a las reportadas para ejemplares de ambos sexos en Florida y para los machos del noroeste del Golfo de México (Tabla 4). De igual manera, fueron similares a las edades medias de madurez registradas en individuos de ambos sexos del noreste del Golfo de México y los machos del Atlántico. Sin embargo, fueron menores a las edades medias de madurez reportadas para las hembras en el Atlántico, y menores a las edades mínimas de madurez para las hembras en el noroeste del Golfo de México y Sudáfrica.

Las curvas de crecimiento obtenidas en el presente estudio son, a simple vista, similares a las estimadas para poblaciones con cercanía geográfica (*e.g.* noroeste del Golfo de México) y diferentes a las de poblaciones alejadas (*e.g.* Atlántico y Sudáfrica) (Fig. 8). La L_{∞} estimada para las hembras en el presente estudio fue menor a la reportada para las hembras en Florida, pero el valor de k fue similar entre ambas regiones. Por el contrario, en el caso de los machos el valor de L_{∞} en el presente estudio fue mayor y el valor de k considerablemente menor al de los machos de Florida (Tabla 2). En el presente

Tabla 4
Edades máximas y de madurez estimadas para *Carcharhinus limbatus* en otras regiones

Lugar	Machos		Hembras		Referencia
	Edad máxima	Edad mínima de madurez	Edad máxima	Edad mínima de madurez	
Noroeste del Golfo de México	5.8	4–5	9.3	7–8	Branstetter, 1987
Florida	9	4–5	10	6–7	Killam y Parsons, 1989
Costa Atlántica de EU	13.5+	5*	15.5+	6.7*	Carlson <i>et al.</i> , 2006
Noreste del Golfo de México	4.5		12.5+	5.7	Carlson <i>et al.</i> , 2006
Sudáfrica	10	6	11	7	Wintner y Cliff, 1996

*Edad media de madurez

estudio, el valor de L_{∞} para las hembras fue mayor al de las hembras del noreste del Golfo de México y del Atlántico, mientras que la k de las hembras de este estudio fue menor al de las del noreste del Golfo de México pero similar a la del Atlántico. Por su parte, los valores de L_{∞} y de k para los machos de este estudio fueron menores a los de los machos del noreste del Golfo de México y del Atlántico. Para ambos sexos, los valores de k fueron menores y las L_{∞} mayores a los reportados para el noroeste del Golfo de México para sexos combinados. Los valores de L_{∞} y k para machos y hembras, aquí mencionados, fueron considerablemente menores a los de *C. limbatus* en Sudáfrica para sexos combinados, ya que en contraste con el presente estudio, en Sudáfrica no se encontraron diferencias significativas entre ambos sexos. Los valores de t_0 estimados fueron más negativos en comparación con todos los reportados en estudios previos y fueron más cercanos a los obtenidos para el noreste del Golfo de México y del Atlántico. Es necesario realizar en un futuro una comparación matemática de las curvas de crecimiento, que permita explorar con mayor detalle las similitudes y diferencias, así como determinar la existencia de una sola o de diferentes poblaciones, particularmente en distintas zonas del Golfo de México.

Las diferencias observadas entre las curvas de crecimiento de ejemplares de *C. limbatus* capturados en regiones del Golfo de México y otras zonas oceánicas (particularmente con la costa atlántica de Estados Unidos), sugieren la existencia de varias poblaciones en la región con distintas historias de vida. Estas diferencias pudieran estar relacionadas también con las condiciones oceánicas, tales como las variaciones en la temperatura superficial del mar (Carlson *et al.*, 2006). En apoyo a esta hipótesis, se ha encontrado que tiburones de esta especie, marcados en el noreste del Golfo de México (Florida), no se han desplazado hacia el noroeste ni hacia el Atlántico (Timinski *et al.*, datos sin publicar¹) ni

del norte de Quintana Roo (laguna de Yalahau) hacia el Caribe (Hueter *et al.*, 2007). En contraste, los estudios de marcaje indican un intenso desplazamiento dentro del área oeste del Golfo de México. Juveniles de *C. limbatus* marcados en la laguna de Yalahau han mostrado movimientos migratorios hacia el banco de Campeche (Hueter *et al.*, 2007) y juveniles marcados en Texas (noroeste del Golfo de México) han sido recapturados en aguas mexicanas, desde las de Tamaulipas hasta las de Tabasco (Casey *et al.*, 1994). Otros factores, tales como densidades de stocks, segregación por tallas, inmigración y emigración o cambios en la composición de tallas- edades en la población, han sido sugeridos previamente como causas posibles de cambios en los parámetros de crecimiento estimados para distintas poblaciones de tiburón (Moulton *et al.*, 1992). Estos factores podrían, por tanto, ser causa de las diferencias encontradas en el presente estudio.

Las diferencias observadas entre las curvas de crecimiento de los ejemplares de *C. limbatus* capturados en distintas regiones pudieran ser causadas también por factores relacionados con los métodos utilizados, como son:

- - Diferencias en las distintas técnicas empleadas para observar las bandas de crecimiento. La realización de cortes sagitales en el presente estudio podría ser un factor que produzca diferencias en los conteos con respecto a estudios previos, donde se utilizaron vértebras enteras. La realización de cortes sagitales pudiera aumentar el número de bandas observables, particularmente las bandas de la periferia de la vértebra, que en tiburones adultos están muy próximas y difíciles de separar en vértebras enteras (Cailliet *et al.*, 2006).
- - Sesgos en las tallas muestreadas, ya que se observó baja representación de algunos grupos de edad debido a selectividad de las artes de pesca y a la distribución de la especie en cada región y para cada sexo. Las hembras grandes fueron poco frecuentes durante los muestreos del presente estudio en la zona sur del Golfo de México; en contraste, los machos adultos fueron más abundantes, contrario a lo reportado en el norte del Golfo, en donde su presencia es esporádica (Clark y von Schmidt, 1965). El fenómeno

1. TYMINSKI, J., C. Simpfordorfer y R. Hueter. Results of Mote Marine Laboratory Shark Tagging Programm for blacktip (*Carcharhinus limbatus*) and sandbar (*C. plumbeus*) sharks. LCS05/06-DW-44. http://www.sefsc.noaa.gov/scdar/download/LCS_DW_44.pdf?id=DOCUMENT

de cambio aparente del crecimiento debido a selectividad de las artes de pesca ha sido demostrado para otras especies de tiburón (Moulton *et al.*, 1992; Walker *et al.*, 1998) y podría reflejarse en el estudio del crecimiento de esta especie en la región.

- - Sesgos metodológicos como los anteriores no han sido completamente descartados como posibles causas de las diferencias entre los parámetros de crecimiento de *C. limbatus* de las distintas zonas estudiadas en aguas de los Estados Unidos (Carlson *et al.*, 2006).

A pesar de las diferencias en las curvas de crecimiento entre *C. limbatus* capturados en distintas regiones, se puede concluir que en la costa mexicana del Golfo de México, esta especie puede ser catalogada como de talla grande. Al igual que en la mayoría de las especies de tiburón (Cailliet y Goldman, 2004), *C. limbatus* presenta crecimiento rápido en los estadios juveniles y disminuye considerablemente durante la etapa adulta. De acuerdo con su historia de vida, se considera que la especie tiene un valor de recuperación potencial medio ($r_{2M} = 0.054-0.078$) (Smith *et al.*, 1998). La alta incidencia de organismos juveniles en las capturas de la pesquería artesanal de tiburón del Golfo de México (Tovar-Ávila, 1995; Castillo-Géniz *et al.*, 1998; Hueter *et al.*, 2007), podría indicar que existe alta presión de pesca sobre la población de esta especie. Sin embargo, es necesario el desarrollo de modelos pesqueros o demográficos que indiquen con mayor certeza en qué medida afecta la pesca, a la vez que permitan el desarrollo de medidas de manejo que aseguren el aprovechamiento sustentable de este importante recurso pesquero en México.

Agradecimientos

Se agradecen los comentarios y correcciones de dos árbitros anónimos y del comité editorial de *Ciencia Pesquera* para mejorar este manuscrito. Asimismo, el apoyo de los doctores Sergio Ceballos (Instituto de Geología, UNAM) y Óscar Sosa (CICESE) en distintas etapas de la realización de este trabajo. Javier Tovar Ávila agradece también el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) mediante una beca de posgrado.

Literatura citada

- BEAMISH, R.J. y D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38:982-983.
- BERNARD, D.R. 1981. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38:233-236.
- 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.
- CAILLIET, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification an updated review. *En: H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber y T. Taniuchi (eds.). Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries.* U.S. Dep. Commerce. *NOAA Technical Report, NMFS* 90:157-166.
- CAILLIET, G.M. y K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *En: J.C. Carrier, J.A. Musick y M.R. Heithaus (eds.). Biology of sharks and their relatives.* CRC Press. EU, pp: 399-439.
- CAILLIET, G.M., K.G. Yudin, S. Tanaka y T. Taniuchi. 1990. Growth characteristics of two populations of *Mustelus manazo* from Japan based upon cross-readings of vertebral bands. *En: H.L. Pratt, S.H. Gruber y T. Taniuchi (eds.). Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology systematics and status of the fisheries.* *NOAA Technical Report NMFS.* 90:167-176.
- CAILLIET, G.M., W.D. Smith, H.F. Mollet y K.J. 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* 77:211-228.
- CAILLIET, G.M., L.K. Martin, D. Kusher, P. Wolf y B.A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. *En: D. Prince y L.M. Pulos (eds.). Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic*

- Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes and Sharks. Miami, Florida, EU, pp. 157–166.
- CAMPANA, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59:197–242.
- CARLSON, J.K., J.R. Sulikowski y I.E. Baremore. 2006. Do differences in life history exist for blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, from the United States South Atlantic Bight and Eastern Gulf of Mexico? *Environmental Biology of Fishes* 77:279–292.
- CASEY, J.G. y N.E. Kohler. 1991. Long distance movements of Atlantic sharks. From the NMFS Cooperative Shark Tagging Program. En: S.H. Gruber (ed.). *Discovering Sharks*. Special Publication, 14 of the American Littoral Society. 121p.
- CASEY, J.G., H.W. Pratt, N.E. Kohler, L.J. Natanson, P. Turner y R. Briggs. 1994. The shark tagger 1993 summary. US Dept. Commerce, NOAA/NMFS/NEFSC. 18p.
- CASTILLO-GÉNIZ, J.L., J.F. Márquez-Farías, M.C. Rodríguez de la Cruz, E. Cortés y A. Cid del Prado. 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. *Marine and Freshwater Research* 49:611–620.
- CASTRO, J.I. 1996. Biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus* off the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science* 59(3):508–522.
- CLARK, E. y K. von Schmidt. 1965. Sharks of the central Gulf coast of Florida. *Bulletin of Marine Science* 15:13–83.
- DE LA LANZA, G. 1991. *Oceanografía de mares mexicanos*. AGT. México. 569p.
- GALLUCCI, V.F., S.B. Saila, D.J. Gustafson y B.J. Rothschild. 1996. *Stock assessment, quantitative methods and applications for small scale fisheries*. CRC Lewis Publishers. EU. 527p.
- GOLDMAN, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En: J.A. Musick y R. Bonfil (eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. *FAO Fisheries Technical Paper* 474:76–102.
- HUETER, R.E., J.L. Castillo-Géniz, J.F. Márquez-Farías y J.P. Tyminski. 2007. The use of Laguna Yalahau, Quintana Roo, Mexico as a primary nursery for the blacktip shark. *American Fisheries Society Symposium* 50:345–364.
- KILLAM, K.A. y G. Parsons. 1989. Age and growth of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, near Tampa bay, Florida. *Fishery Bulletin* 87(4):845–857.
- KUSHER, D.I., S.E. Smith y G.M. Cailliet. 1992. Validated age and growth of the leopard shark, *Triakis semifasciata*, with comments on reproduction. *Environmental Biology of Fishes* 35:187–203.
- LAMARCA, M.J. 1966. A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs. *Copeia* 1966(2):350–352.
- LESSA, R., F. Marcante-Santana y R. Paglerani. 1999. Age, growth and stock structure of the oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, from the southwestern equatorial Atlantic. *Fisheries Research* 42:21–30.
- MOULTON, P.L., T.I. Walker y S.R. Saddler. 1992. Age and growth studies of gummy shark, *Mustelus antarcticus* Günther, and school shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus), from Southern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43:1241–1267.
- OFFICER, R.A., A.S. Gason, T.I. Walker y J.G. Clement. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark *Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: implications for age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(8):1765–1777.
- PRAGER, M.H., S.B. Saila y C.W. Recksiek. 1987. FISHPARM: A microcomputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science. *Old Dominion University Oceanography Technical Report* 87-10:1-18.
- SMITH, S.E., D.W. Au y C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of pelagic sharks. *Marine and Freshwater Research* 49:663–678.
- STEVENS, J.D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Journal of the Marine*

- Biological Association of the United Kingdom* 55:657-665.
- TANAKA, S., G.M. Cailliet y K.G. Yudin. 1990. Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca*: Technique or population? *En*: H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber y T. Taniuchi (eds.). Elasmobranchs as a living resources: advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the status of Fisheries. US Dept. Commerce, *NOAA Technical Report NMFS* 90:1-16.
- TOVAR-ÁVILA, J. 1995. Biología y pesquería del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839), de las aguas de Veracruz y Tamaulipas, México. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México. 95p.
- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10:181-213.
- WALKER, T.I., B.L. Taylor, R.J. Hudson y J.P. Cottier. 1998. The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarcticus*) harvested off southern Australia. *Fisheries Research* 39:139-163.
- WINTNER, S.P. y G. Cliff. 1996. Age and growth determination of the blacktip shark *Carcharhinus limbatus*, from the east coast of South Africa. *Fishery Bulletin* 94(1):135-144.

Recibido: 8 de septiembre de 2008.

Aceptado: 22 de enero de 2009.