



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SINALOA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR

DOCTORADO EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS



**ECOLOGÍA TRÓFICA, DINÁMICA POBLACIONAL Y
DEMOGRAFÍA DEL TIBURÓN COCODRILO,
Pseudocarcharias kamoharai, EN ECUADOR, OCÉANO
PACÍFICO TROPICAL ORIENTAL**

TESIS

**QUE COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS**

**LÍNEA DE INVESTIGACIÓN DE
APROVECHAMIENTO SUSTENTABLE DE RECURSOS PESQUEROS**

PRESENTA

MARCOS DOUGLAS CALLE MORÁN

DIRECTORES

DR. EMIGDIO MARÍN-ENRÍQUEZ

DR. EUGENIO ALBERTO ARAGÓN NORIEGA

MAZATLÁN, SINALOA, MÉXICO, 31 DE JULIO DE 2024



Dirección General de Bibliotecas
Ciudad Universitaria
Av. de las Américas y Blvd. Universitarios
C. P. 80010 Culiacán, Sinaloa, México.
Tel. (667) 713 78 32 y 712 50 57
dgbuas@uas.edu.mx

UAS-Dirección General de Bibliotecas

Repositorio Institucional Buelna

Restricciones de uso

Todo el material contenido en la presente tesis está protegido por la Ley Federal de Derechos de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

Queda prohibido la reproducción parcial o total de esta tesis. El uso de imágenes, tablas, gráficas, texto y demás material que sea objeto de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente correctamente mencionando al o los autores del presente estudio empírico. Cualquier uso distinto, como el lucro, reproducción, edición o modificación sin autorización expresa de quienes gozan de la propiedad intelectual, será perseguido y sancionado por el Instituto Nacional de Derechos de Autor.

Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial
Compartir Igual, 4.0 Internacional



RESUMEN

El tiburón cocodrilo, *Pseudocarcharias kamoharai*, presenta importancia ecológica y económica, sin embargo, esta especie carece de planes de manejo pesqueros, no se cuentan con estadísticas de sus desembarques. El objetivo general de este trabajo consistió en determinar los parámetros de dinámica poblacional y demografía de *P. kamoharai* desembarcado en Santa Rosa, Ecuador, Océano Pacífico Suroriental, que sirva de soporte para los fines de manejo y conservación de este recurso pesquero. En el capítulo 2, se establecieron los siguientes objetivos específicos: analizar la estructura de tallas y masas corporales, determinar la relación longitud- peso y el factor de condición relativo de *P. kamoharai*. Las muestras fueron obtenidas de los desembarques de la pesca artesanal en el puerto de Santa Rosa, en los periodos: junio de 2012- mayo de 2013 y junio de 2017- mayo de 2018. Se registró el sexo, la longitud total (LT) en cm y la masa corporal total en g (MC), tanto en organismos de vida libre como en fetos. El tamaño de las hembras ($n = 202$) varió de 50 a 117 cm de LT. Las tallas de los machos ($n = 206$) estuvieron entre 72.5 y 110 cm de LT. Las hembras presentaron masas corporales entre 700 y 7 100 g, y los machos de 2000 a 5000 g. Se observaron diferencias significativas entre las tallas y masas corporales por sexos. Los parámetros de las relaciones LT-MC obtenidos para los sexos combinados fueron: $a = 0.015$, $b = 2.70$, $R^2 = 0.79$; en hembras fueron: $a = 0.045$, $b = 2.48$, $R^2 = 0.80$, para los machos: $a = 0.098$, $b = 2.28$, $R^2 = 0.66$. En todos los casos, dichas relaciones mostraron un patrón de crecimiento hipoalométrico. El factor de condición relativo para sexos combinados varió entre $K_r = 0.81$ y 1.34; $K_r = 0.84$ -1.34 para hembras $K_r = 0.81$ -1.30 para machos, lo que indicó que la especie tuvo una condición nutricional saludable. El capítulo 3, tuvo como objetivos: describir la composición de la dieta y conocer los hábitos alimentarios, así como sus preferencias tróficas por sexos, años y estadios de madurez sexual. Se identificaron un total de 24 especies presas, de las cuales 16 fueron cefalópodos y 8 de peces óseos. Las principales presas fueron: el calamar bizco, *Histioteuthis heteropsis*; enoploluria rómbica, *Ancistrocheirus lesueurii* y la pota cárdena, *Sthenoteuthis oualaniensis*; calamar gigante, *Dosidicus gigas* y la pota saltadora, *Ommastrephes bartramii*. Se lo caracterizó como un depredador especialista que tuvo preferencia por cinco especies presas ($Bi = 0.09$). Su traslapo trófico fue alto tanto como hembras y machos ($C\lambda = 0.98$), como para los años 2012-2013 y 2017-2018 ($C\lambda = 0.91$), así como para inmaduros y maduros ($C\lambda = 0.95$). El nivel trófico fue de $Tlk = 4.37$. lo que indica un depredador tope de tipo consumidor cuaternario o carnívoro terciario. El capítulo 4, tuvo como objetivos: estimar las edades, los parámetros de crecimiento y longevidad. Un total de 328 organismos, de las cuales 158 eran hembras con tallas entre 69 y 117 cm de longitud total, LT, y 170 fueron machos de 72.5 a 110 cm de LT. La relación entre el radio de la vértebra y la LT fue moderada ($R^2 = 0.63$), lo cual indicó una relación entre el crecimiento de ambos. Las bandas de crecimiento fueron visibles con rojo de alizarina y eosina amarillenta. Las hembras registraron edades de 4 a 14 años y los machos de 4 a 12 años. La aplicación del enfoque multi-modelo para sexos combinados y por sexos separados, determinó que las ecuaciones más parsimoniosas fueron: el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy con L_0 fija (45.5 cm de LT), VBGM2P ($L_\infty = 118.4$ cm de LT, $k = 0.15$) para sexos combinados con un peso de evidencia (W_i) a su favor con el 43.9%; crecimiento logístico ($L_\infty = 109.5$ cm de LT, $k = 0.41$, $L_0 = 33.1$ cm de LT) para hembras con $W_i = 28.4\%$ y VBGM2P ($L_\infty = 110.4$ cm de LT, $k = 0.16$) para machos con $W_i = 39.4\%$. Ningún modelo obtuvo el suficiente peso de evidencia para ser declarado el de mejor ajuste. Las longevidades se calcularon en 18 años para

sexos combinados, 16 para hembras y 14 en los machos. El capítulo 5 tuvo como objetivo: describir las características de la biología reproductiva y la composición de la captura, en cuanto a individuos inmaduros y maduros sexualmente. La proporción sexual fue de 1H:1M, es decir, una hembra por cada macho y la de los fetos fue similar, 0.9H:1M. En las hembras maduras, se reporta por primera vez, la presencia de leche uterina o histotrofia y trofonemata en sus úteros. La hembra madura más pequeña fue de 89 cm de LT y la talla de madurez sexual estimada para las hembras de $L_{50} = 91.2$ (88.8-93.5), $r = 0.3$, y el 88% de la captura estaba compuesta por hembras maduras ($n = 177$). Mientras que, el macho maduro más pequeño fue de 79 cm de LT y la $L_{50} = 84.8$ cm de LT (83.2-86.4), $r = 0.3$, los machos maduros ($n = 174$) representaron el 84% de las capturas. La gestación y época de nacimiento no pudieron ser establecidas debido a que se presentaron hembras grávidas de febrero a noviembre y las tallas de los fetos tenían distintos patrones de crecimiento. La talla de nacimiento fue de 45.5 cm de LT. La fecundidad fue de 4 fetos por camada, dos en cada útero ($\bar{x} = 3.6$). El capítulo 6 tuvo como objetivo, determinar las tasas de mortalidad natural (M), pesca (F) y total (Z), y tasa de explotación (E), así como puntos biológicos de referencia (PBR) y tasa de remoción anual (R). Las estimaciones de M con base en los seis modelos para condriictios y osteíctios fue de 0.14 a 0.28, similar a los seis algoritmos diseñados para peces cartilagosos, de 0.16 a 0.35, por lo que se consideró que esta mortalidad fue baja. La Z presentó valores de 0.08 a 0.51 y debido a que, tres estimaciones fueron menores que la M , no se los consideraron y sólo se tomó en cuenta la de $Z = 0.51$. Debido a que la $Z = 0.51$ y la $M = 0.24$, por diferencia, se obtuvo una $F = 0.27$, una mortalidad por pesca baja. La E tuvo valores de 0.21 a 0.53, lo que indica una sobreexplotación óptima al exceder el valor E óptima de $= 0.50$. Los puntos biológicos de referencia obtenidos fueron F óptima $= 0.10$ y 0.12 , y la F límite $= 0.16$, los cuales indicaron que, los niveles de pesca óptima (mejor captura posible) con el fin de lograr una explotación del stock sostenible a largo plazo, van de 10 a 16% del esfuerzo pesquero aplicado para esta especie. El porcentaje de remoción anual ($R = 21\%$) demostró que el 21% de la población estaba siendo removida. Los objetivos del capítulo 7, fueron determinar los parámetros demográficos de la especie, tales como la tasa neta reproductiva (R_0), tiempo generacional (G), tiempo de duplicidad (t_{x2}) y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) y la tasa finita de crecimiento poblacional (λ). Así mismo, estimar la respuesta de la especie con base en distintos escenarios de mortalidad (M y F). La tabla de vida construida, con base en el escenario considerando sólo la M , indicó que la población estaba en disminución en cuanto a su tamaño. La R_0 fue de 0.92 crías hembras por generación lo que sugirió que la población disminuyó su tamaño. La $G = 11.31$ años, esto es, que deben transcurrir 11 años desde que nace la progenitora hasta que lo hagan sus crías. La $r = -0.03$, de ahí que, la población decreció ligeramente en un 3% su tamaño por año. La $\lambda = 0.97$, por lo que su población está decayendo en un 3% comúnmente. La $t_{x2} = -24.59$, por lo que, le tomará alrededor de 24 años a esta población para que aumente al doble de su tamaño poblacional actual. En los cuatro escenarios donde se aplicaron del 25, 50, 75 y 100% de pesca, todos los parámetros demográficos demostraron que es una especie vulnerable a la pesca debido a que tolera ningún tipo de explotación. Las medidas de un manejo pesquero son urgentes para el tiburón cocodrilo, ya que tiene sus patrones de historia de vida y parámetros demográficos propios de una especie que no es resiliente a ningún nivel de pesca.

Palabras claves: hábitos alimentarios, edad y crecimiento, biología reproductiva, dinámica de poblaciones, análisis demográfico.

ABSTRACT

The crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, that presents ecological and economic importance; however, this species lacks fishing management plans, there are no statistics of its landings. The objective of this work consisted in determining the population dynamics and demographics parameters of *P. kamoharai* landed in Santa Rosa, Ecuador, Eastern Equatorial Pacific Ocean, to serve as support for the management and conservation of this fishing resource. In the chapter 2, it established the following specific objectives: to analyze the size and total body mass structures, to determine the length-body mass relationship, and relative condition factor of the *P. kamoharai*. The samples were taken from the landings of the artisanal fishery in the Santa Rosa port, from June 2012 to May 2013, and from June 2017 to May 2018. Sex, total length (TL, cm) and the total body mass (BM, g), both in free swimmer individuals and fetuses, were recorded. The size of females (n = 202) ranged from 50 to 117 cm total length, while the size of males (n = 206) ranged from 72.5 to 110 cm TL. The total body mass for females was between 700 and 7 100 g and from 2 000 to 5 000 g for males. Significant differences were observed between sizes and body mass for females and males. TL-BM relationship parameters for the combined sexes were $a = 0.015$, $b = 2.70$, $R^2 = 0.79$; for females: $a = 0.045$, $b = 2.48$, $R^2 = 0.80$, and for males $a = 0.098$, $b = 2.28$, $R^2 = 0.66$. In all cases, such relationship patterns were hypoallometric. The relative condition factor for combined sex ranged between $K_r = 0.81$ and 1.34 ($K_r = 0.84$ -1.34 for females and $K_r = 0.81$ -1.30 for males), which demonstrated that this species had a healthy nutritional condition. In the chapter 3, the objective was to determine the diet composition and feeding habits of the crocodile shark, at a general level, as well as by sex, year, and sexual maturity stage. The number of stomach contents analyzed in this study was sufficient to describe its diet, as the asymptote was reached at 100 digestive tracts. A total of 24 prey species were identified, out of which 16 were cephalopods and eight bony fishes. The main identified prey species were the cockeyed squid, *Histioteuthis heteropsis*, the sharpnose squid, *Ancistrocheirus lesueurii*, the purpleback flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis*, the Jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, and the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*. *Pseudocarcharias kamoharai* was considered a specialist predator that preferred five prey species ($Bi = 0.09$), and differences were observed by sex, years, and maturity stages. The trophic overlap was high in both females and males ($C\lambda = 0.98$) between the years 2012–2013 and 2017–2018 ($C\lambda = 0.91$), as well as between immature and mature individuals ($C\lambda = 0.95$). The trophic level was $Tlk = 4.37$, which indicates that this species is a quaternary consumer or a tertiary carnivore. The chapter 4, it established three specific objectives: to estimate ages, parameters of the growth and longevity. A number of 328 organisms were analyzed, 158 females (69 to 117 cm total length, TL) and 170 males (72.5 to 110 cm TL). The relationship between the vertebra's radius and TL was moderate ($r^2 = 0.63$), indicating a relation between structure growth and the organism's size. Females were four to 14 years old and males were four to 12 years. The multimodal approach determined that the suitable equations were: The Von Bertalanffy growth function model with a fixed L_0 (45.5 cm TL), VBGM2P ($L_\infty = 118.4$ cm TL, $k = 0.15$) for combined sexes with a weight of evidence (Wi) to its favour of 43.9%; logistic growth model ($L_\infty = 109.5$ cm TL, $k = 0.41$, $L_0 = 33.1$ cm TL) for females with $Wi = 28.4\%$ and VBGM2P ($L_\infty = 110.4$ cm TL, $k = 0.16$) for males with a $Wi = 39.4\%$. No model obtained a sufficient evidence to be declared the best adjusted. The calculated longevities were 18 years for combined sexes, 16 for females, and 14 for males. In

the chapter 5, it had as objective: to describe the characteristics of the reproductive biology and determine the capture composition of immature and mature individuals. The sex ratio was 1F:1M, that is, one female for each male, and that of the fetuses was similar, 0.9F:1M. In mature females, the presence of uterine milk or histotrophy and trophonemata in their uteri is reported for the first time. The smallest mature female was 89 cm TL and the estimated size at sexual maturity for L_{50} females = 91.2 (88.8-93.5), $r = 0.3$, and 88% of the catch was made up of mature females ($n = 177$). Whilst, the smallest mature male was 79 cm TL and $L_{50} = 84.8$ cm TL (83.2-86.4), $r = 0.3$, mature males ($n = 174$) represented 84% of the captures. The gestation and birth seasons could not be established because pregnant females occurred from February to November and the fetuses had different sizes without showing a defined growth pattern. The birth size was TL 45.5 cm. Fecundity was 4 fetuses per litter, two in each uterus ($\bar{x} = 3.6$). The chapter 6 had the objective of determining the natural mortality rates (M), fishing (F) and total (Z), and exploitation rate (E), as well as biological reference points (BRP) and annual removal rate (R). The estimates of M based on the six models for chondrichthyans and osteichthyans were 0.14 to 0.28, similar to the six algorithms designed for cartilaginous fish, from 0.16 to 0.35, so this mortality was considered low. The Z presented values from 0.08 to 0.51 and because three estimates were less than the M , they were not considered and only the one with $Z = 0.51$ was taken into account. Because $Z = 0.51$ and $M = 0.24$, by difference, a $F = 0.27$ was obtained, a low fishing mortality. The E had values from 0.21 to 0.53, indicating optimal overexploitation by exceeding the optimal E value of = 0.50. The BRP obtained were optimal $F = 0.10$ and 0.12, and the limit $F = 0.16$, which indicated that the optimal fishing levels (best possible catch) in order to achieve long-term sustainable stock exploitation, the range from 10 to 16% of the fishing effort applied for this species. The annual removal rate ($R = 21\%$) showed that 21% of the population was being removed. The objectives of chapter 7 were to determine the demographic parameters of the species, such as the net reproductive rate (R_0), generation time (G), duplication time (t_{x2}) and the intrinsic rate of population growth (r) and the finite population growth (λ). Likewise, estimate the response of the species based on different mortality scenarios (M and F). The life table constructed, based on the scenario considering only M , indicated that the population was decreasing in size. The R_0 was 0.92 female offspring per generation, which suggested that the population decreased in size. The $G = 11.31$ years, that is, 11 years must pass from the time the parent is born until her offspring are born. The $r = -0.03$, hence the population decreased slightly in size by 3% per year. The $\lambda = 0.97$, so its population is declining by 3% commonly. The $t_{x2} = -24.59$, therefore, it will take around 24 years for this population to increase to double its current population size. In the four scenarios where 25, 50, 75 and 100% fishing was applied, all demographic parameters showed that it is a species vulnerable to fishing because it tolerates any type of exploitation. Fisheries management measures are urgent for crocodile shark since it has its own life history patterns and demographic parameters for a specie that is not resilient to any fishing level.

Key words: length-body mass relationship, feeding habits, age and growth, longevity, reproductiv biology, population dynamics, demographic analysis.

“Como no estás experimentado en las cosas del mundo, todas aquellas que tienen cierto grado de dificultad, te parecen imposibles... Confía en el tiempo, que suele dar dulces salidas, a muchas amargas dificultades...”

El ingenioso hidalgo don Quijote de la Mancha (1605)

Miguel de Cervantes Saavedra (1547-1616)

DEDICATORIA

A mi bello país, Ecuador, lugar mágico, biodiverso y lleno de encantos. ¡Qué viva el Ecuador!

A mi familia: madre, hermanas y hermanos, cuñados y cuñadas, sobrinos y sobrinas.

A mi hijo, Jesús Sebastián Calle Gómez, por ser mi fuente de inspiración diaria, estímulo y mi todo.

A Ana Rosa Hernández Téllez, por todo el amor, la amistad, cariño, paciencia y haberme acompañado en esta linda travesía del doctorado. ¡Te amo Ani!

A mi México, lindo y querido. ¡Qué viva México!

A mis amigos y amigas de Ecuador por estar siempre pendientes de mi, por gozar de mis logros y escucharme en las adversidades.

A mis amigos y amigas de México, de la maestría y doctorado, por ser mi familia allá, por hacerme sentir uno más de ustedes y por enseñarme que la amistad es un tesoro invaluable.

A mis estimados profesores y profesoras de la escuela, colegio, licenciatura, maestría y doctorado.

A mis estudiantes de las distintas universidades en las que he podido colaborar.

A los tiburones, grandes reyes del mar.

AGRADECIMIENTOS

A la Embajada de México en Ecuador; al gobierno de México, a la Secretaría de Relaciones Exteriores y al Instituto Nacional de Migración, por todas las facilidades brindadas mediante la otorgación de la visa de estudiante y residencia permanente para mi estadía en este hermoso país.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (CONHACYT) por la beca de manutención otorgada (CVU: 271650) para mis estudios de Doctorado en Ciencias con mención en Recursos Acuáticos de la Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa.

A la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad Autónoma de Sinaloa por permitirme ser parte de sus distinguidos y selecto grupo de estudiantes de posgrado y darme todo el apoyo durante mi formación académica.

Al Dr. Emigdio Marín Enríquez, por haber aceptado el dirigir esta tesis, gracias por todo su tiempo, consejos y sugerencias para que este trabajo mejore y mejore cada día más. Muchas gracias por todo doc Millo.

Al Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega, por haber ayudado tanto, por dirigir tan acertadamente este trabajo, por motivarme a hacer las cosas siempre bien y de la mejor manera. Por sus valiosas sugerencias, apoyo y ver las cosas desde otro punto de vista y ser lo más objetivo posible. Nunca tendré las palabras adecuadas para decirle lo agradecido que he estado, estoy y estaré siempre con usted. Muchas gracias por todo doc Beto.

Al Dr. Javier Tovar-Ávila, por toda la paciencia, sugerencias y siempre buscar la respuesta más completa y correcta a la pregunta planteada. Por haberme apoyado siempre y en todo momento. Muchas gracias por todo doc Javi.

Al Dr. Juan Franciso Arzola, por haberme motivado para que siempre siga adelante. Por las sugerencias y exhortarme a hacer un buen trabajo y de calidad. Muchas gracias por todo doc Arzola.

Al Dr. Jorge Payan Alejo, por haberme brindado sugerencias para que este trabajo sea de la mejor calidad posible. Muchas gracias por todo doc Jorge.

Al Dr. Guillermo Rodríguez-Domínguez, por haberme enseñado a elegir, armar y modelar en los capítulos de esta tesis, por toda la paciencia que me tuvo y abrir mis ojos para hacer una correcta interpretación de los resultados. Por haber estado ahí siempre cuando discutíamos sobre los resultados que obtenía. Por todo ese apoyo, dentro y fuera de la universidad. Muchas gracias por todo doc Guillermo.

Al Dr. José Adán Félix Ortiz, por haber apoyado en todas las gestiones para que mi permanencia en la universidad sea de lo más grata, a pesar de todas las dificultades presentadas. Por recibirme en su oficina siempre de la mejor manera. Muchas gracias por todo doc Adán.

Al Dr. Martín Frías Espericueta y Dra. Maricela Aguilar, por toda su amistad, consejos y guía en la preparación de mi examen predoctoral. Muchas gracias por todo doc Martín y doc Maricela.

A la Dra. Rebeca Sánchez Cárdenas, por toda su amistad, por haberme acogido en su laboratorio y haberme soportado durante tanto tiempo. Gracias por enseñarme que hay que poner la mejor cara ante las dificultades, a sacudirme y entregar siempre lo mejor de mi. Muchas gracias por todo doc Becky.

A mis queridos profesores, Dr. Cristóbal Román Reyes, Dr. Raúl Pérez González y Dra. por haber tenido el privilegio de haber recibido sus conocimientos y experiencias en el aula de clases.

A la L.I. Nérika Azucena Benitez Pardo, por toda la gestión, ayuda y amistad brindadas a lo largo de todo este proceso de formación del doctorado. Gracias por todos los consejos dados a nivel técnico y personal. Muchas gracias por todo Nerikita.

A mis amigos y compañeros de la promoción, del posgrado y la facultad, pero en especial muchas gracias a Adán Félix, Víctor Lawrencez y José Villanueva. Muchas gracias mis queridos amigos por haber compartido sus tiempos y alta calidad de seres humanos con un servidor.

A mis amigas y compañeras de Laboratorio de Ecología pesquera, Amayrani Tirado, Nurenskaya Vélez y María Maldonado, muchas gracias por todo el apoyo recibido por parte de ustedes.

ÍNDICE

Contenido	Página
RESUMEN	iii
ABSTRACT	v
DEDICATORIA	viii
AGRADECIMIENTOS	ix
ÍNDICE	xi
ÍNDICE DE FIGURAS	xiii
ÍNDICE DE TABLAS	xvii
CAPÍTULO 1. GENERALIDADES	1
1.1 Introducción.....	1
1.2 Antecedentes.....	3
1.3 Planteamiento del problema.....	8
1.4 Justificación.....	9
1.5 Hipótesis de investigación.....	10
1.6 Objetivos.....	11
1.7 Área de estudio.....	11
CAPÍTULO 2. ESTRUCTURA DE TALLAS, RELACIÓN LONGITUD-MASA CORPORAL Y FACTOR DE CONDICIÓN RELATIVO	19
2.1 Introducción.....	19
2.2 Materiales y métodos.....	20
2.3 Resultados.....	22
2.4 Discusión.....	31
2.5 Conclusiones.....	36
CAPÍTULO 3. ECOLOGÍA TRÓFICA	37
3.1 Introducción.....	37
3.2 Materiales y métodos.....	38
3.3 Resultados.....	42
3.4 Discusión.....	48
3.5 Conclusiones.....	50
CAPÍTULO 4. EDAD Y CRECIMIENTO	52

4.1	Introducción	52
4.2	Materiales y métodos	54
4.3	Resultados	60
4.4	Discusión	71
4.5	Conclusiones.....	76
	CAPÍTULO 5. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA	78
5.1	Introducción	78
5.2	Materiales y métodos	80
5.3	Resultados	82
5.4	Discusión	90
5.5	Conclusiones.....	99
	CAPÍTULO 6. DINÁMICA POBLACIONAL	100
6.1	Introducción	100
6.2	Materiales y métodos	102
6.3	Resultados	108
6.4	Discusión	113
6.5	Conclusiones.....	119
	CAPÍTULO 7. DEMOGRAFÍA	121
7.1	Introducción	121
7.2	Materiales y métodos	122
7.3	Resultados	126
7.4	Discusión	139
7.5	Conclusiones.....	144
	8. LITERATURA CITADA	146
	9. ANEXOS	181
	Anexo 9.1. Primer artículo científico publicado sobre el capítulo 2.....	181
	Anexo 9.2. Segundo artículo científico publicado, derivado del capítulo 3.	182
	Anexo 9.3. Tercer artículo científico publicado sobre el capítulo 4.	183
	Anexo 9.4. Cuarto artículo científico publicado y derivado del capítulo 5.	184

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
Figura 1. Localización de los sistemas de corrientes marinas y masas de agua en el Océano Pacífico Ecuatorial Oriental (Parks y Tribes S/N).....	13
Figura 2. Mapa del Ecuador: Ubicación geográfica del área de estudio, Santa Rosa, dentro del perfil costero.	17
Figura 3. Distribución de frecuencias de longitudes del tiburón cocodrilo <i>P. kamoharai</i> por sexos en Santa Rosa, Ecuador, Océano Pacífico Suroriental, durante junio de 2012-mayo de 2013 y junio de 2017-mayo de 2018.....	24
Figura 4. Distribución de frecuencias de pesos del tiburón cocodrilo <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> por sexos en el Océano Pacífico ecuatoriano.	24
Figura 5. Relación entre la longitud total y el peso total del tiburón cocodrilo <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> por (a) sexos combinados, (b) hembras y (c) machos en el Océano Pacífico ecuatoriano.....	26
Figura 6. Relación entre la longitud total y el peso total de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> para los años (a) 2012-2013 y (b) 2017-2018 en el Océano Pacífico ecuatoriano.	28
Figura 9. Curva acumulativa general de especies presas consumidas por <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en Santa Rosa, provincia de Santa Elena, Ecuador, océano Pacífico. La flecha indica el número de estómagos con contenido gástrico donde la curva alcanza ser asíntótica. Las barras señalan la desviación estándar de cada estómago analizado.	43
Figura 10. Valores del índice de importancia relativa por presas-específicas (%PSIRI) de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> para hembras y machos por cada especie principal y otras que componen su dieta en el océano Pacífico.	45
Figura 11. Valores del índice de importancia relativa por presas-específicas (%PSIRI) de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> para individuos del 2012-2013 y 2017-2018 para cada especie presa principal que componen sus dietas en aguas de Ecuador.	46
Figura 12. Valores del índice de importancia relativa por presas-específicas (%PSIRI) de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> para organismos inmaduros y maduros para cada especie presa principal que componen sus dietas en el océano Pacífico Suroriental.....	47
Figura 13. Distribución de frecuencias de longitudes del tiburón cocodrilo, <i>P. kamoharai</i> , por sexos en Santa Rosa, Ecuador, empleados para el estudio de la edad y el crecimiento.	61
Figura 14. Vértebras de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> teñidas con (a) rojo de alizarina S al 0.01% de una hembra de 105.5 cm de LT de 11 años de edad y (b) con eosina amarillenta al	

5% de una hembra de 86.5 cm de LT de 9 años; (f = foco, mpn = marca de pre-nacimiento, mn = marca de nacimiento, bo = borde opaco).....	62
Figura 15. Relación entre el radio de la vértebra y la longitud total de <i>P. kamoharai</i> para sexos combinados en el Océano Pacífico Suroriental.	63
Figura 16. Distribución de frecuencias de edades del tiburón cocodrilo, <i>P. kamoharai</i> para hembras y machos.....	64
Figura 17. Diferencias de años en las asignaciones de edades por los tres lectores para <i>P. kamoharai</i> , (círculos = promedios, barras = desviación estándar y línea diagonal = línea de concordancia).....	65
Figura 18. Porcentaje del tipo de borde del centro de las vértebras de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , durante el periodo de estudio.....	66
Figura 19. Variación mensual de la tasa de incremento marginal en <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> ; (círculos = media, línea = tendencia).	66
Figura 20. Curvas de crecimiento de <i>P. kamoharai</i> por (a) sexos combinados, (b) hembras y (c) machos, (marcadores en rojo = edades y tallas estimadas; marcadores en negro = edades y tallas observadas).....	67
Figura 21. Curva de crecimiento del modelo de Von Bertalanffy con dos parámetros y L_0 fija para sexos combinados de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en el Océano Pacífico ecuatoriano.....	68
Figura 22. Curva de crecimiento del modelo logístico para hembras de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , basada en las estimaciones de las edades.	69
Figura 23. Curva de crecimiento del modelo de Von Bertalanffy con dos parámetros y L_0 fija para machos de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i>	70
Figura 24. Sistemas reproductivos de hembras de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , en diferentes estadios de madurez sexual; (a) inmaduras, (b) en maduración y (c) maduras grávidas.....	85
Figura 25. Sistemas reproductivos de machos de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , en diferentes estadios de madurez sexual; (a-b) en maduración y (c-d) maduros.....	86
Figura 26. Talla media de madurez sexual por sexos de <i>Pseudocarcharias kamoharari</i> en el océano Pacífico ecuatoriano. (a) Hembras y (b) machos; círculos = datos observados, línea = modelo logístico y líneas punteadas = intervalos de confianza al 95%.....	87
Figura 27. Variación mensual de las tallas promedios de los fetos de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> (círculos = promedio, barras de error = desviación estándar, * = feto macho no medido).	88
Figura 28. Fetos de <i>Pseudocarcharias kamoharari</i> en fase media de desarrollo, 33 cm de LT (arriba) y fase avanzada, 37 cm de LT (abajo).	89

Figura 29. Valores de las tasas instantánea de mortalidad natural (M) y anual de mortalidad natural (H_M) de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas del Pacífico ecuatoriano, estimados con diferentes métodos empleados comúnmente en osteíctios y condricios. (1) Alverson y Carney (1975); (2) Rickhter y Efanov (1976); (3) Pauly (1980), y (4-6) tres modelos de Jensen (1996). La línea cortada representa a la M promedio y la línea continua, a la H_M media.	109
Figura 30. Estimaciones de las tasas instantánea de mortalidad natural (M) y anual de mortalidad natural (H_M) de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas de Ecuador, basados en distintos modelos utilizados específicamente para peces cartilagosos. (1-2) Frisk <i>et al.</i> (2001); (3-4) Then <i>et al.</i> (2015); (5) Zhao <i>et al.</i> (2022) y (6) de la literatura relacionada con tiburones del orden Lamniformes. La línea cortada amarilla representa a la M promedio y la línea continua azul, a la H_M media.	109
Figura 31. Estimaciones de la tasa de explotación de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas ecuatorianas, estimadas a través de tres métodos. La línea cortada representa a la tasa de explotación óptima según el rendimiento máximo sostenible y la línea continua, al promedio de los valores obtenidos para la especie.	111
Figura 32. Ditrribución de frecuencias de longitudes de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , y sus parámetros poblacionales de referencia. La línea amarilla representa a la talla óptima de captura promedio según el rendimiento máximo sostenible (L_{opt}); la línea azul, a la talla de madurez sexual poblacional y la línea roja, a la longitud asintótica de los individuos.	112
Figura 33. Tasa de supervivencia de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas del Pacífico ecuatoriano, teniendo en cuenta la mortalidad natural.....	127
Figura 34. Distribución estable de la edad de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , calculada a partir de los parámetros de la tabla de historia de vida, sin mortalidad por pesca.	128
Figura 35. Valor reproductivo de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , estimado con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, considerando la mortalidad natural.	129
Figura 36. Esperanza de vida de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, teniendo en cuenta solo la mortalidad natural.	130
Figura 37. Tasas de supervivencia de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas del Pacífico ecuatoriano, con diferentes escenarios de pesca. (a) Mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca del $F = 0.25$, (b) mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca de $F = 0.50$, (c) mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca de $F = 0.75$, (d) mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca de $F = 1.00$	134
Figura 38. Distribución estable de la edad de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , estimada a partir de los parámetros de la tabla de historia de vida, con mortalidad natural y con diferentes tasas de mortalidad por pesca (F): (a) $F = 0.25$, (b) $F = 0.50$, (c) $F = 0.75$ y (d) $F = 1.00$	136

Figura 39. Valores reproductivos de *Pseudocarcharias kamoharai*, con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, considerando la mortalidad natural ($M = 0.24$) y diferentes escenarios de mortalidad por pesca (F): $F = 0.25$, $F = 0.50$, $F = 0.75$ y $F = 1.00$137

Figura 40. Esperanza de vida de *Pseudocarcharias kamoharai*, estimada con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, teniendo en cuenta la mortalidad natural ($M = 0.24$) y cuatro escenarios de mortalidad por pesca (F): $F = 0.25$, $F = 0.50$, $F = 0.75$ y $F = 1.00$. ..138

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla	Página
Tabla I. Parámetros de las relaciones longitud-masa corporal de algunas especies de tiburones del Orden Lamniformes. SC = sexos combinados, H = hembras, M = machos, NO = Noroccidental, NE = Nororiental, SE = Suroriental. El orden taxonómico está basado en Van der Laan <i>et al.</i> (2023).....	33
Tabla II. Especies presas consumidas por <i>Pseudocarcharis kamoharai</i> en Santa Rosa, Ecuador, océano Pacífico, durante junio de 2012-mayo de 2013 y junio de 2017-mayo de 2018 y sus índices respectivos: porcentajes en número (%N), porcentaje en masa (%M), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO _i), porcentaje de abundancia por presa-específica (%N _i), porcentaje de masa por presa-específica (%TM _i) e índice de importancia relativa por presa-específica (%PSIRI).....	44
Tabla III. Técnicas empleadas para realizar las bandas de crecimiento y la lectura de edad en <i>P. kamoharai</i> en aguas del Océano Pacífico Ecuatorial Oriental.....	55
Tabla IV. Modelación del crecimiento en <i>P. kamoharai</i> mediante las 2 funciones de Von Bertalanffy, Gompertz, Logístico y Richards.	68
Tabla V. Modelos de crecimiento empleados para la obtención de los parámetros en hembras <i>P. kamoharai</i> con cinco funciones.....	69
Tabla VI. Modelos de crecimiento utilizados en la obtención de los parámetros para los machos de <i>P. kamoharai</i>	70
Tabla VII. Longevidades estimadas de acuerdo a dos modelos, Taylor (1962) y Fabens (1965), aplicados en <i>P. kamoharai</i>	71
Tabla VIII. Parámetros de crecimiento de algunas especies de tiburones del Orden Lamniformes (n = número; k = coeficiente de crecimiento y L _∞ = longitud asintótica). El orden taxonómico está basado en Van der Laan <i>et al.</i> (2023). H = hembras, M = machos y SC = sexos combinados.	75
Tabla IX. Proporciones sexuales mensuales de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en un año tipo en el océano Pacífico ecuatoriano, para individuos libres y fetos. Grados de libertad = 1.	83
Tabla X. Proporciones sexuales de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> por tallas en el océano Pacífico Tropical Oriental. Grados de libertad = 1.	83
Tabla XI. Parámetros reproductivos de algunas especies de tiburones del orden Lamniformes. SC = sexos combinados, H = hembras y M = machos. El orden taxonómico está basado en Van der Laan <i>et al.</i> (2023).....	96

Tabla XII. Valores agrupados de los métodos de estimación de las tasas instantánea de mortalidad natural (M) y anual de mortalidad natural (H_M) de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en el océano Pacífico Tropical Oriental.....	110
Tabla XIII. Valores estimados de las tasas instantánea de mortalidad total (Z) y anual de mortalidad total (H_Z) de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en el Pacífico de Ecuador.	111
Tabla XIV. Valores estimados de las tasas instantánea de mortalidad natural (M), por pesca (F) y total (Z) de algunas especies de tiburones y rayas, incluyendo a <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> del Pacífico ecuatoriano. La Z fue estimada a partir de la sumatoria entre M y F . El arreglo taxonómico de las especies fue de acuerdo a Van der Laan <i>et al.</i> (2023).	115
Tabla XV. Tabla de historia de vida de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas de Ecuador, considerando solo la mortalidad natural.	127
Tabla XVI. Tabla de historia de vida de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas de Ecuador, con base en la mortalidad natural y la mortalidad por pesca de 0.25.	131
Tabla XVII. Tabla de historia de vida de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas de Ecuador, basada en la mortalidad natural y la mortalidad por pesca de 0.50.	131
Tabla XVIII. Tabla de historia de vida de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas de Ecuador, proyectada con valores de la mortalidad natural y mortalidad por pesca de 0.75.	132
Tabla XIX. Tabla de historia de vida de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas de Ecuador, estimada con la mortalidad natural y mortalidad por pesca de 1.00.	133
Tabla XX. Parámetros demográficos estimados de la tabla de historia de vida de <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> en aguas de Ecuador, con base en la mortalidad natural de $M = 0.24$ y distintas intensidades de mortalidad por pesca.	135

CAPÍTULO 1. GENERALIDADES

1.1 Introducción

De las 1433 especies de condricios reportados, 555 especies son de tiburones, 821 de rayas y 57 de quimeras (Fricke *et al.* 2022). Este grupo de peces cartilaginosos tiene patrones de historias de vida muy variados con respecto a su crecimiento, edad o talla de madurez sexual, fecundidad, periodos de gestación y longevidad (Compagno 1990, Dulvy y Reynolds 1997, Cortés 2000, Goodwin *et al.* 2002, 2005). Sin embargo, la amenaza más grande a estas comunidades de peces es la mortalidad por pesca, de ahí que la respuesta a esta elevada mortalidad y el riesgo de alcanzar el estado de amenazadas o riesgo de extinción, depende enormemente de sus historias de vida poblacionales (Dulvy y Forrest 2010). Siendo así, la información sobre sus estados poblacionales y cómo estos responden a dicha mortalidad, es fundamental para tomar decisiones de manejo para las especies capturadas o en peligro de extinción (Simpfendorfer 2005). Además, la mayoría de las poblaciones de tiburones y rayas pueden resistir sólo niveles modestos de mortalidad antes de presentar síntomas de agotamiento y colapso del stock (Camhi *et al.* 1998, Musick 1999, Cortés 2000) pudiendo declinar más rápidamente que otros peces óseos (Sminkey & Musick 1995, 1996).

Dentro de los condricios, está el tiburón cocodrilo *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara 1936) que es la única especie de la familia Pseudocarchariidae (Orden Lamniformes). Su distribución es circuntropical, se lo encuentra en los Océanos Pacífico, Atlántico e Índico (Compagno *et al.* 2005). Es un organismo de talla pequeña (122 cm de longitud total, LT). Su ocurrencia va de esporádica a localmente abundante; oceánico, pero a veces costero; epipelágico y mesopelágico, habita desde la superficie hasta profundidades de 590 m (Ebert 2016).

Pseudocarcharias kamoharai es capturado a nivel mundial, como captura incidental de pesquerías industriales de palangre pelágico en aquellas que se tienen como objetivo al pez espada, *Xiphias gladius*, y túnidos (Familia Scombridae) (Hazin *et al.* 1990). También es capturada con otros métodos de pesca tales como redes agalleras (Compagno 2001). A nivel global, se tiene un registro de desembarques de 14 t para el 2007 durante el periodo 1950–2016 (FAO 2021).

En Ecuador, su pesca es dirigida e incidental, y según Martínez-Ortiz y García-Domínguez (2013), se la captura tanto a nivel artesanal como industrial, y sirve para consumo local. Dentro de los principales puertos de desembarque se encuentran: Esmeraldas (provincia de Esmeraldas), Manta y Daniel López (provincia de Manabí), Santa Rosa y Anconcito (provincia de Santa Elena). Los tipos de embarcaciones que se emplean son de fibra de vidrio y madera (artesanales) y barcos de madera (industriales); los artes de pesca son: palangre superficial, red de enmalle superficial y red de arrastre. A pesar de su importancia comercial en Ecuador, no existen estadísticas actuales de sus desembarques. Durante el periodo septiembre de 2007-diciembre de 2011, se desembarcaron 37 748 t de condriictios que englobaron más de 30 especies, entre tiburones y rayas (Subsecretaría de Recursos Pesqueros 2013), y de las cuales 0.73 t eran de *P. kamoharai*. Es importante destacar que, desde ese tiempo hasta la actualidad, no se tienen registros de la especie y existe un alto consumo local en Salinas (Santa Elena) en esta última década. Mientras que, en los otros países de la región del Océano Pacífico Oriental Tropical (OPOT), desde México hasta Perú, no existe información disponible sobre sus capturas.

Por otro lado, dentro de los aspectos de mayor importancia en la biología y ecología de las especies se encuentran la alimentación, edad y crecimiento, biología reproductiva, dinámica poblacional y demografía. La alimentación, es un proceso mediante el cual un organismo ingiere a otro con el fin de satisfacer sus necesidades fisiológicas para crecer, desarrollarse y reproducirse. La alimentación permite conocer aspectos relacionados con la fisiología y el comportamiento de una especie, puesto que parte del alimento ingerido es utilizado para la natación, respiración, reproducción, mientras que, la otra se pierde en forma de calor (Tresierra-Aguilar y Culquichicón-Malpica 1995).

La edad se refiere a una descripción cuantitativa que ha vivido un organismo desde que nace hasta un momento determinado (Holden y Raitt 1975, DeVries y Frie 1996), mientras que el crecimiento es el incremento en talla y masa total de un individuo en una unidad de tiempo y, se lo puede expresar como la tasa de crecimiento, es decir, aquella fracción de talla o peso ganados en un año, que varía según la edad; o como las tallas o pesos masas totales promedios que el pez adquiere a cada edad (Aguirre-Enríquez 2012).

A través del estudio de la biología reproductiva, se puede llegar a conocer la conducta reproductiva de la especie, los hábitos, áreas de reproducción, segregación sexual y áreas de crianzas de los tiburones, los mismos que son necesarios para un manejo y conservación exitosos (Pratt y Carrier 2005). La evaluación de las poblaciones de los condriictios requiere un enfoque cuantitativo de la reproducción. Las medidas de la tasa reproductiva, en conjunto con la tasa de mortalidad, son necesarias para la evaluación de stocks explotados y para la evaluación de riesgo ecológico de las especies de captura incidental (Walker 2005).

La dinámica de poblaciones es el estudio de los factores que influyen en el número y densidad de las poblaciones en un tiempo y espacio determinados (Smith y Smith 2007). Es una rama de la biología que, con el auxilio de otras ciencias, trata de describir y cuantificar los cambios que continuamente ocurren en la población. La dinámica de una población de peces implica conocer tanto el tamaño como la estructura de la población, la forma y la intensidad en que ésta cambia y se renueva (Csirke 1980).

La demografía, es el estudio estadístico del tamaño y estructura de las poblaciones y de los cambios que ocurren dentro de ella (Smith y Smith 2007). El principal parámetro estimado por los trabajos de análisis demográficos es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), una medida del potencial de incremento de la especie. Entre las técnicas más comunes para estimar r están las tablas de vida y los modelos matriciales (Simpfendorfer 2005). Ambas tienen como objetivo estimar la productividad de una población capturada y caracterizar su vulnerabilidad ante la explotación pesquera (Cortés 2007).

En virtud de lo anterior y dada la incidencia de *P. kamoharai* en la pesquería de Ecuador, el alcance de este trabajo radica en estudiar de forma integrativa la biología y ecología de la especie en aspectos tales como su relación longitud-masa corporal, edad y crecimiento, reproducción, dinámica poblacional y demografía para esta región del Océano Pacífico.

1.2 Antecedentes

Pseudocarcharias kamoharai es una especie que ha sido bien documentada en aspectos como distribución, alimentación y biología reproductiva en el océano Pácífico; distribución, edad, crecimiento, biología reproductiva y genética en el Océano Atlántico; distribución y genética

en el Océano Índico. Sin embargo, es poco lo que se conoce sobre su biología y ecología en la región del Océano Pacífico Ecuatorial Oriental.

Distribución

Con relación a su distribución, Long y Seigel (1997) registraron la presencia de una hembra de *P. kamoharai* de 99.2 cm LT en aguas occidentales de Baja California, México, encontrada a una profundidad de entre 21 y 24 m de profundidad como captura incidental en la pesca de palangre pelágica.

Steward (2001) observó la presencia de un macho de *P. kamoharai* de 109.6 cm LT en aguas de las Islas de los Tres Reyes, Nueva Zelanda, Océano Pacífico Suroccidental, encontrada a una profundidad de entre 120 y 220 m como parte de la fauna incidental en la pesca de palangre atunero. Se revisó el estómago y estaba vacío, excepto por la pota (calamar) neozelandesa *Nototodarus sp.*, que fue empleada como carnada.

Meléndez *et al.* (2006) registraron la presencia de una hembra de *P. kamoharai* de 92 cm LT en aguas de las costas de Chile, Océano Pacífico Suroriental, encontrada como captura incidental en la pesca de palangre de *X. gladius*.

Ruíz-Campos *et al.* (2010) reportaron 10 nuevos registros o especímenes de condictios poco conocidos para las regiones norte y centro de México, a la altura del estado de Baja California Sur, Océano Pacífico Central Oriental. Los organismos provenían de cruceros de investigación y de la pesca con distintos sistemas de captura. Entre dichas especies, se encontraba una hembra de 99 cm LT de *P. kamoharai* capturada con palangre, cercana a la superficie.

Akhilesh *et al.* (2013) observaron la presencia de una hembra de *P. kamoharai* de 94.5 cm LT en aguas de Kochi, suroeste de la costa de India, Océano Índico oriental, encontrada a una profundidad de entre 300 y 500 m como captura incidental en la pesca de arrastre de camarón de aguas profundas.

Kizhakudan y Rajapackiam (2013) reportaron el desembarque de un macho de *P. kamoharai* de 91 cm LT en aguas de Chennai, India, Océano Índico oriental, encontrada a una profundidad de 300 m como captura incidental en la pesca de palangre atunero.

Martínez-Ortiz y García-Domínguez (2013) en su guía de campo de condrictios del Ecuador, Océano Pacífico suroriental, describieron 61 especies de tiburones, 33 de rayas y 7 de quimeras para la parte continental e insular, entre las que citan a *P. kamoharai* y detallan los puertos de desembarque, tipos de embarcaciones y artes de pesca utilizados.

Akhilesh *et al.* (2014) elaboraron un listado de 227 condrictios en el Océano Índico, los cuales fueron identificados en campo y cruceros exploratorios realizados durante 2008-2013 por los autores, y además de la bibliografía especializada revisada, en donde se incluía la presencia de *P. kamoharai*.

Del Valle *et al.* (2016) reportaron la presencia de 3 hembras de *P. kamoharai* en aguas cercanas a la Isla de Margarita, Venezuela, Océano Atlántico centro-occidental, encontrados a 150 m de profundidad como captura incidental en la pesca de peces de pico. Así mismo, se estableció que, de las 3 hembras, 2 estaban grávidas; una portaba 5 fetos, mientras que la otra solo 4. Se realizó la descripción morfológica de los fetos hallados, así como su proporción sexual.

Pradeep *et al.* (2017) registraron la presencia de una hembra de *P. kamoharai* de 80.5 cm de longitud total (LT) en aguas del Mar de Andaman, Océano Índico oriental, hallada a una profundidad de 1 740 m como captura incidental, en la pesca de palangre atunero dentro de la Zona Económica Exclusiva de India.

Alimentación

Con lo que respecta a la alimentación y su ecología trófica no se conoce sobre trabajos dirigidos a este tema. De forma general, se sabe que se alimenta de peces luminosos (Familia Gonostomatidae), linternillas (Familia Myctophidae); cefalópodos como calamares cranquilurias (Familia Cranchiidae), lurias granchudas (Familia Onychoteutidae), lurias escamudas (Familia Pholidoteuthidae), enopluria rómbica (Familia Ancistrocheiridae) y camarones pequeños (Compagno 2001).

Edad y crecimiento

Para los temas de la edad y el crecimiento de la especie, Lessa *et al.* (2015) la analizaron con base en vértebras de 372 individuos de *P. kamoharai* provenientes de la pesca de palangre atunero y de peces espadas en aguas de Brasil, Océano Atlántico Suroccidental. El análisis del

borde central sugirió que, durante los 4 primeros meses del año, fue el periodo de finalización de la banda de crecimiento y éstas se formaban anualmente. Las edades estuvieron comprendidas entre 2 y 13 años para las hembras y 1 y 8 años para los machos. El modelo de crecimiento de von Bertalanffy fue el modelo elegido entre 7 de acuerdo al CIA y los parámetros fueron: $L_{\infty} = 129.2$ cm, $k = 0.14/\text{año}$ y $t_0 = -3.9$ años. Las hembras alcanzaron su talla media de madurez sexual a los 5 años, la hembra grávida más pequeña tenía 4 años y los machos maduraron a los 3 años. La especie tuvo un crecimiento relativamente rápido.

Kindong *et al.* (2020) estudiaron las vértebras de 120 organismos de *P. kamoharai* de la pesca palangrera atunera en aguas del Océano Atlántico Central Oriental. Las bandas de crecimiento fueron identificadas y leídas con solución de rojo de alizarina S. Las edades estuvieron comprendidas entre 2 y 10 años para las hembras y, 2 y 11 años para los machos. No se registraron diferencias significativas entre las edades ni el crecimiento por sexos. El modelo de crecimiento de von Bertalanffy de 3 parámetros fue el modelo escogido entre 4 según el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) y los parámetros fueron: $L_{\infty} = 120.8$ cm, $k = 0.18/\text{año}$ y la talla de nacimiento (L_0) = 50.8 cm. La longevidad se estimó a los 11 años para las hembras y a los 13 para los machos.

Reproducción

En cuanto a lo relacionado con el tema de biología reproductiva, se cuenta con el mismo trabajo de Fujita (1981) describió algunos aspectos relacionados con la ovofagia de los fetos de *P. kamoharai* provenientes de la pesca exploratoria de palangre atunero alrededor de la Isla Hawái, Océano Pacífico Central Oriental, a una profundidad de 180 m. De los 11 individuos estudiados, 8 eran hembras y 3 machos; de éstos una hembra grávida contenía 4 fetos de entre 3.8 y 4.1 cm de LT con sus sacos vitelinos, así como numerosas cápsulas ovígeras (44). Mientras que, otra hembra preñada tenía el mismo número de fetos con tallas entre 40.1 y 42.8 cm de LT, éstos ya no presentaban su saco vitelino y se alimentaban de los ovocitos presentes en las cápsulas ovígeras, según la revisión hecha a los estómagos de dichos fetos. De acuerdo al bajo número de hembras grávidas encontradas, así como las diferencias de tamaños de fetos encontradas en ese mes de estudio, se sugirió que la temporada reproductiva no podía ser definida y que ésta podría extender por un largo periodo.

White (2007) estudió la biología reproductiva de 56 especímenes de *P. kamoharai* productos de los desembarques de las pesquerías en Indonesia, Océano Atlántico Oriental. La talla media de madurez sexual fue estimada entre 87 y 103 cm de LT para las hembras y 72.5 cm de LT para los machos. Se clasificaron a las hembras y los machos en 3 estadios de madurez sexual. La talla de nacimiento fue calculada entre 36 y 45 cm de LT. No se encontró evidencias de una estacionalidad reproductiva marcada dado que los fetos en estado final y neonatos se observaron en distintas épocas del año. Las hembras grávidas tenían 4 fetos, 2 en cada útero; dichos fetos eran ovófagos.

Oliveira *et al.* (2010) estudiaron la biología reproductiva de 490 tiburones cocodrilos capturados como pesca incidental de la flota palangrera de *X. gladius* y atunes en aguas de Brasil, Océano Atlántico suroccidental. Se establecieron 6 estadios de madurez para las hembras y 3 para los machos. La talla media de madurez sexual fue reportada a los 91.6 cm LT para las hembras y a los 80 cm LT para machos. Se registró una alta proporción de individuos maduros dentro de las capturas. La talla de nacimiento fue a los 41.5 cm LT. La variación temporal en la morfología de las gónadas y su masa, sugirieron que esta especie vivípara aplacentaria presenta ovofagia; no mostraba una estacionalidad reproductiva bien definida, con apareamiento y parto que ocurren en un periodo extendido a lo largo del año. La fecundidad promedio fue de 3.9 (± 0.6) crías por ciclo reproductivo.

Dai *et al.* (2012) estudiaron la biología reproductiva de 142 organismos provenientes de la captura incidental de la pesca de palangre atunero (patudo *Thunnus obesus*) en aguas del Océano Pacífico Centro y Sur Oriental. De las 88 hembras, 51 estaban grávidas. La moda del tamaño de la camada fue de 4 (2 fetos por útero), y en pocas ocasiones también se encontraron 3. La talla promedio de los fetos tuvo una correlación baja con la talla maternal ($R^2 = 0.22$); no se encontraron diferencias significativas en las tallas de los fetos entre hembras y machos.

Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020) estudiaron dos tópicos de la biología reproductiva de 20 machos de *P. kamoharai* desembarcados por la pesca artesanal en Manta y Puerto López, Ecuador. La talla media de madurez sexual en los machos fue estimada a los 78.9 cm de LT. Otro aspecto que se consideró fue la relación entre la talla del organismo y el largo

del gonopterigio y, se observó que la calcificación de dichas estructuras iniciaba a los 6 cm aproximadamente.

Kindong *et al.* (2020) quienes además también estudiaron 519 especímenes de *P. kamoharai* en esa región del Océano Atlántico. Con base en estudios anteriores, establecieron 4 estadios de madurez sexual para las hembras y 2 para los machos. La talla media de madurez sexual fue estimada en 96.7 cm de LT para las hembras y 89.9 cm de LT para machos. Se determinó que la edad en que maduran las hembras fue de 5 años y los machos a los 4 años, por lo que éstos maduraban más temprano que las hembras. Se observó una alta proporción de individuos maduros en las capturas.

Wu *et al.* (2020) investigaron la reproducción en 383 organismos de *P. kamoharai* de la pesca palangrera en aguas del Océano Atlántico Central Oriental. Se establecieron 4 estadios de madurez para las hembras y 2 para los machos. La talla media de madurez sexual fue reportada a los 96.7 cm LT para las hembras y a los 89.9 cm LT para machos. Se evidenció una alta proporción de individuos maduros dentro de las capturas. El número de fetos hallados comúnmente fue de 4, dos en cada útero, pero también se registraron 3 y hasta 2 fetos en unas pocas hembras grávidas. Basados en el desarrollo y tamaño de los fetos a lo largo del tiempo analizado, la especie no presentó un periodo reproductivo marcado.

Genética

Para lo que respecta con la genética, Ferrette *et al.* (2015) llevaron a cabo un estudio para evaluar la estructura genética poblacional de 255 individuos de *P. kamoharai* provenientes de la pesca palangrera pelágica en diferentes áreas de los Océanos Atlántico Central, Suroccidental y Suroriental, e Índico Oriental, por medio del empleo de marcadores genéticos moleculares. El análisis de la composición de los nucleótidos de la región control de ADN mitocondrial, demostró un alto grado de flujo genético entre las áreas estudiadas, con un solo stock genético y una variabilidad poblacional reducida.

1.3 Planteamiento del problema

Con base en las características de historia de vida de *P. kamoharai*: especie vivípara no placentada matrotrofica, crecimiento lento ($k = 0.14-0.18/\text{año}$), madurez sexual temprana

(hembras = 5 años y machos = 3-4 años), periodos de gestación indefinido y poca progenie (4 fetos por camada) (Fujita 1981, White 2007, Oliveira *et al.* 2010, Dai *et al.* 2012, Lessa *et al.* 2015, Kindong *et al.* 2020, Wu *et al.* 2020) se la podría categorizar como de baja productividad biológica, sí se la compara con el resto de los condriictios. Esto la hace vulnerable a la pesca y debido a su bajo potencial de recuperación de sus poblaciones, debe considerarse que son organismos muy susceptibles a este tipo de actividades antropogénicas; además de la destrucción de sus hábitats.

Por otro lado, la FAO (2015) sostiene que cerca del 29% de las poblaciones de peces marinos importantes a nivel comercial sufren de sobrepesca y el 61% están explotadas a su nivel máximo. Además, se desconoce el estado actual de las poblaciones de *P. kamoharai* a nivel mundial ya que según la FAO (2021), la especie es descartada y no se lleva un registro de sus capturas, por lo que habría que considerar la necesidad de evaluaciones rápidas que generen un panorama de su tamaño y estructura poblacional. Así mismo, la escasa información sobre su biología y ecología, a pesar de que es una especie de importancia comercial en Ecuador, dificulta las evaluaciones de tendencias de la población (Oliveira *et al.* 2010) y la evaluación de riesgos para la especie (Cortés *et al.* 2010). Además, hay que recalcar la carencia de estudios relacionados con la dinámica de poblaciones y demografía a nivel global y regional, así como de edad y crecimiento y biología reproductiva en el área.

Además, es importante resaltar, que a pesar de que la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), ha catalogado a la especie como de “Menor Preocupación” (LC) (Kyne *et al.* 2019), otros autores la han categorizado como de alto riesgo de precaución (Australian Fisheries Management Authority, AFMA, 2014) debido a su elevada susceptibilidad y vulnerabilidad por las capturas y, baja productividad biológica (Murua *et al.* 2018).

1.4 Justificación

Los estudios biológicos y ecológicos realizados para la especie en el mundo, tratan sobre morfología, distribución, edad y crecimiento, biología reproductiva y genética. Éstos se encuentran concentrados en el Océano Atlántico e Índico y pocos para el Océano Pacífico. Dentro de los estudios que hacen falta se pueden citar los de alimentación, dinámica poblacional

y demografía a nivel global, mientras que, para la región suroriental del Pacífico, sólo se cuenta con estudios de morfología, distribución y algunos aspectos de la reproducción. En Ecuador, no se conoce información que describa la composición de las edades, los parámetros de crecimiento, reproducción, dinámica poblacional, demografía y genética.

La dinámica poblacional nos permite conocer el tamaño y estructura de una población, sus cambios y la intensidad en que estos se suscitan; mientras que, la demografía nos ayuda a entender que tan productiva es una especie, comparar escenarios con respecto a su utilización y ver cómo responde la especie ante éstos. En sí, se puede obtener un panorama sobre el estado actual de las especies, sin embargo, la falta de información sobre la composición de las edades y su crecimiento, así como de su biología reproductiva, limita el desarrollo en la estimación de la tasa de natalidad, mortalidad y explotación, además de un modelo demográfico de la población que habita en esta zona.

El manejo sustentable de una pesquería, depende básicamente del conocimiento de los patrones de historia de vida del recurso pesquero, de ahí la necesidad de efectuar investigaciones sobre su biología y ecología básicas.

1.5 Hipótesis de investigación

Las hipótesis de investigación (Hi) para este trabajo fueron las siguientes:

Hi1: la composición de la dieta y los hábitos alimentarios de *P. kamoharai* en el océano Pacífico ecuatoriano varían con los estadios de madurez sexual de los individuos.

Hi2: los parámetros de dinámica poblacional de *P. kamoharai* en aguas de Ecuador, océano Pacífico Tropical Oriental, indican que es una especie que está siendo sobreexplotada en esta región.

Hi3: los parámetros demográficos de *P. kamoharai* en el océano Pacífico Suroriental, catalogan a la especie como una de baja productividad biológica.

Hi4: los escenarios de presión pesquera de *P. kamoharai* en Ecuador, océano Pacífico, sugieren que es una especie vulnerable.

1.6 Objetivos

Objetivo general

Evaluar los parámetros de la dinámica poblacional y demografía de *Pseudocarcharias kamoharai* desembarcado en Santa Rosa, Ecuador, Océano Pacífico Suroriental, que sirva de soporte para los fines de manejo y conservación de dicho recurso pesquero.

Objetivos específicos

- a) Describir la composición de la dieta.
- b) Conocer los hábitos alimentarios.
- c) Analizar la estructura de tallas.
- d) Determinar la relación longitud-masa corporal.
- e) Calcular el factor de condición relativo.
- f) Establecer la estructura de edad.
- g) Obtener los parámetros de crecimiento.
- h) Estimar la longevidad.
- i) Describir los aspectos de biología reproductiva tales como la proporción de sexos, los estadios de madurez sexual, talla de madurez sexual, gestación, talla y periodo de nacimiento y fecundidad uterina.
- j) Cuantificar los parámetros poblacionales como la mortalidad natural, mortalidad por pesca, mortalidad total, y tasa de explotación.
- k) Establecer los parámetros demográficos como la tasa de sobrevivencia, tasa de sobrevivencia neta de reproducción y de crecimiento poblacional, así como el tiempo generacional y el de duplicación de la especie.
- l) Analizar la respuesta de la especie con diferentes escenarios de pesca.

1.7 Área de estudio

Océano Pacífico Oriental Tropical

La región biogeográfica marina del Océano Pacífico Oriental Tropical abarca desde Bahía de Magdalena (24 ° N, Baja California Sur, México) hasta Cabo Blanco (4° S, Piura, Perú) (Robertson y Allen 2015). Jiménez (2008) señala que dentro de ésta se encuentra la zona del Pacífico Ecuatorial Tropical que se encuentra entre los 4° N (Juanchaco, Valle del Cauca,

Colombia) y 5° S (Paita, Piura, Perú), la misma que está influenciada por corrientes superficiales y contracorrientes, las cuales determinan las características de distintos tipos de agua y condiciones oceanográficas que originan una alta fertilidad marina asociada al afloramiento ecuatorial y al frente ecuatorial. Ecuador se ubica en esta zona, por lo que su clima está influenciado por tres corrientes oceánicas: la Corriente Ecuatorial del Norte, Corriente cálida de Colombia o también denominada Corriente cálida de Panamá (cálida, baja salinidad y pobre en nutrientes), Corriente Fría del Perú o Corriente de Humboldt (fría, alta salinidad y rica en nutrientes) y la Contracorriente Ecuatorial o Corriente Subsuperficial Ecuatorial, produciéndose un clima cálido. La costa del Ecuador es una región de interfase climática entre ambas corrientes, presentándose un clima cíclico y de alternancias de lluvia-sequía (Cucalón 1986, Jiménez 2008).

Condiciones oceanográficas de la zona ecuatorial

Frente ecuatorial. - Una de las características más importantes del océano entre las Islas Galápagos y el Ecuador continental, es el frente ecuatorial que se localiza normalmente entre los 0° y 3° S, separando las aguas más frías y ricas en nutrientes (Corriente de Humboldt) de las aguas cálidas superficiales y generalmente pobres en nutrimentos (Corriente Ecuatorial del Norte). A pesar de que las condiciones oceanográficas estacionales del frente, se mantienen cada año, no obstante, se han observado algunas diferencias, no sólo en lo que se refiere a la intensidad y permanencia del frente, sino también a fluctuaciones en pequeña y gran escala, ligadas a determinadas propiedades inherentes al ecosistema marino. Su posición y orientación en aguas oceánicas y costeras, la intensidad de los gradientes termohalinos a través de los años y en las diferentes épocas de un mismo año, son las características más notables que identifican la magnitud de su cambio y su repercusión en la vida acuática (Pak y Zaneveld 1974, Jiménez 1983) (fig. 1).

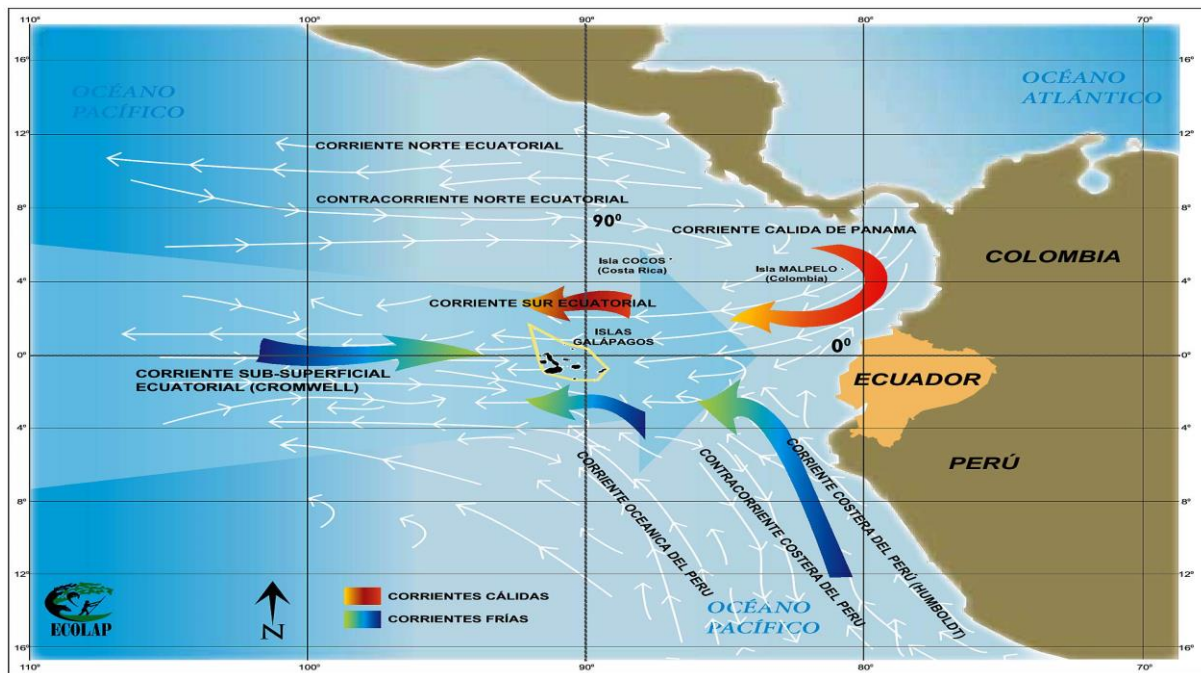


Figura 1. Localización de los sistemas de corrientes marinas y masas de agua en el Océano Pacífico Ecuatorial Oriental (Parks y Tribes S/N).

Jiménez (2008) sostiene que las condiciones hidrográficas del frente determinan la formación de zonas de convergencia y divergencia en los niveles superficiales, las mismas que favorecen el incremento de los nutrientes en la zona eufótica, la producción primaria, el incremento en la biomasa del zooplancton y de las poblaciones de peces pelágicos de menor tamaño, como la macarela *Scomber japonicus*, sardina *Sardinops sagax*, sardina redonda *Etrumeus teres* y pinchagua *Opisthonema libertate*, así también peces pelágicos de mayor tamaño, como atunes, principalmente el barrilete *Katsuwonus pelamis* y albacora *Thunnus albacares*.

La pesca de peces pelágicos de menor tamaño se circunscribe al límite sur de la zona frontal, coincidente con los gradientes termohalinos más fuertes y con los máximos de fitoplancton y zooplancton. Las capturas disminuyen al norte y suroeste, donde los gradientes termohalinos se encuentran más espaciados.

El encuentro, en escala geográfica, de una masa de agua fría rica en nutrientes con una caliente y pobre en nutrimentos, dan lugar al aumento de la productividad de la biomasa en la vecindad del frente. El hecho es bien conocido por los pescadores, que suelen buscar zonas de frente,

donde encuentran usualmente concentraciones de atunes, cetáceos, etc., superiores al promedio común. Algunos autores describen el aumento de biomasa planctónica a nivel de un frente, sin que haya ningún afloramiento, estableciendo que la biomasa de zooplancton es más importante a la del fitoplancton del lado de las aguas más pobres del frente.

Afloramientos ecuatoriales. – Llamados también surgencias ecuatoriales. Son procesos provocados en ciertas zonas de los Océanos Pacífico y Atlántico, donde los vientos alisios del Hemisferio Sur llegan al Hemisferio Norte, dando una dirección uniforme del viento a ambos lados del ecuador. Debido a que las corrientes superficiales de la Espiral de Ekman se desvían hacia diferentes lados del viento en ambos hemisferios, el agua de la superficie se aleja del ecuador, lo que hace que el agua más fría y rica en nutrientes de las capas más profundas (200 m) fluya hacia la superficie (American Meteorological Society 2012). Esta surgencia en la zona fótica determina, determina sustancialmente la fertilidad de esta región, con relación a otras parcelas del océano tropical (Jiménez 2008).

Cuando los vientos alisios soplan con intensidad, el afloramiento es vigoroso, bajando la temperatura de la superficie del mar y elevando los nutrientes. A pesar de las variaciones estacionales en el contenido de los nutrientes en los estratos superficiales, la producción primaria permanece relativamente alta todo el año (este caso es particular y propio de la zona). En forma similar la producción secundaria del zooplancton es marcadamente estable a través del año, debido probablemente a que la producción primaria es bastante estable durante el mismo ciclo. Las cadenas alimentarias en la zona fótica del océano tropical son grandes, algunas consisten de 7 niveles tróficos. Los 3 últimos niveles de la pirámide alimentaria están dominados por grandes depredadores, principalmente atunes, picudos y tiburones de tallas medianas y grandes (Jiménez 2008).

Condiciones biológicas de la zona ecuatorial

Fitoplancton y producción primaria.- La naturaleza de la distribución de la producción primaria y fitoplancton se caracteriza por una baja producción primaria y baja densidad fitoplanctónica en las regiones tropicales, donde se presentan aguas cálidas superficiales; mientras que, una alta producción primaria y alta concentración de fitoplancton se encuentra en aguas moderadamente frías, y en aquellas áreas tropicales donde las aguas profundas emergen a la superficie

originando procesos de afloramientos o surgencias. La producción primaria y la densidad del fitoplancton son también más altas a lo largo de las costas de Sudamérica (Jiménez 2008). El fitoplancton en áreas oceánicas del Pacífico Ecuatorial Tropical está influenciado por procesos persistentes del afloramiento ecuatorial y en la costa por los afloramientos costeros, que determinan altos contenidos de nutrientes en la zona eufótica (Jiménez 2008).

Las zonas costeras del norte del país, desde el ecuador hasta aproximadamente 2° N (entre los 80° y 81° W), están asociadas la mayor parte del año a aguas cálidas. La distribución cuantitativa del fitoplancton en esta zona está caracterizada por una baja densidad celular (< 500 cél/ml), predominando microflagelados, cocolitofóridos y en menores concentraciones diatomeas y dinoflagelados. Mientras que, en las costas al sur de la latitud ecuatorial hasta el Golfo de Guayaquil (3° S), están asociadas la mayor parte del año a aguas más frías, la distribución cuantitativa del fitoplancton está caracterizada por una mayor densidad celular (> 1 000 cél/ml). Predominan en esta área diatomeas y microflagelados y en menor densidad cocolitofóridos y dinoflagelados (Jiménez 2008).

Zooplankton y producción secundaria (biomasa). - La composición, distribución y productividad de las comunidades biológicas de la zona ecuatorial están determinadas por las surgencias de aguas ricas en nutrientes en la zona fótica, el transporte de las comunidades en desarrollo por los flujos zonales y el acarreo transversal meridional de las comunidades desde las zonas de tránsito que afloran hasta las zonas donde hay convergencias o hundimientos. Las angostas zonas de afloramiento a lo largo del país, alternan con las de hundimiento formando patrones de distribución en bandas de la biomasa planctónica (Jiménez 2008).

Los copépodos son los organismos predominantes en la región del afloramiento ecuatorial al este y oeste de las Islas Galápagos (Jiménez 2008). También, la presencia de foraminíferos, medusas, anélidos, quetognatos, eufaúsidos, cladóceros, rotíferos, crustáceos, cefalópodos, equinodermos, peces, reptiles, aves y mamíferos marinos (Cruz *et al.* 2003).

Ecuador

Ecuador se divide en 4 regiones naturales: 1) Región Costa o Litoral, 2) Región Sierra o Andina, 3) Región Oriente o Amazónica y 4) Región Insular o Galápagos. Así mismo, el país se divide

en 24 provincias: 6 en la Región Costa, 12 en la Región Sierra, 6 en la región Amazónica y una en la Región Insular (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo 2021). Dentro de la Región Costa se encuentra la Provincia de Santa Elena, cuya capital es Santa Elena. Dicha provincia está conformada por 3 cantones: Santa Elena, La Libertad y Salinas. Dentro de Salinas se encuentran los puertos pesqueros de Santa Rosa y Anconcito, los mismos que son considerados de pesca artesanal, debido a su importancia económica por el mayor volumen de pesca que se genera en estos lugares (Gobierno Autónomo Descentralizado Provincial de Santa Elena, GADPSE, 2020).

Santa Elena

El clima en la Provincia de Santa Elena es seco y árido principalmente por la influencia de la corriente fría de Humboldt. La temperatura ambiental, factor determinante en la configuración del clima de una región, fluctúa entre 21 y 26° C en el año (GADPSE 2020). La temperatura superficial del mar durante el período de estudio presentó poca variación, siendo la mínima 23° C y la máxima 26° C con un promedio de 23.6° C (Instituto Oceanográfico de la Armada del Ecuador 2021).

La precipitación pluvial varía de 200 a 800 mm al año, con un promedio de 300 mm/año. En cuanto a la distribución de las precipitaciones, entre enero y marzo, período correspondiente a la estación lluviosa, la lluvia aumenta progresivamente en razón de condiciones atmosféricas que permiten mayor evaporación y precipitación en el continente por la Corriente de Panamá. En cambio, entre junio y noviembre, no hay precipitación por la Corriente de Humbolt (modificado de GADPSE 2020).

Por su parte, el puerto pesquero de Santa Rosa (02° 12' 56'' S; 80° 57' 26'' W), es una comunidad que depende económicamente de la actividad pesquera (fig. 2).



Figura 2. Mapa del Ecuador: Ubicación geográfica del área de estudio, Santa Rosa, dentro del perfil costero.

La población pesquera está conformada por los pescadores artesanales activos, comerciantes, evisceradores y ayudantes (Solís 1998). La actividad pesquera está dirigida a la extracción de varios recursos hidrobiológicos: crustáceos (camarones, langostinos y langostas), cefalópodos (calamares y pulpos), y peces, entre éstos se encuentran los peces pelágicos grandes y pequeños, peces demersales, así como tiburones y rayas. Dentro de los peces pelágicos grandes sobresalen *X. gladius*, *K. pelamis*, *T. albacares*, picudo blanco *Makaira nigricans*, dorado *Coryphaena hippurus*, picudo banderón *Istiophorus platypterus*, picudo gacho *Kajikia audax*, miramelindo *Lepidocybium flavobrunneum*, atún ojo grande *T. obesus*, picudo negro *Istiompax indica*, etc (Elías *et al.* 2011, Gómez 2016, Elías y Cabanilla 2020). Entre los peces pelágicos pequeños destacan *S. japonicus*, *S. sagax*, *E. teres*, *O. libertate*, chuhueco *Cetengraulis mysticetus*, botellita *Auxis thazard*, sardina redonda *Etrumeus teres*, anchoveta *Engraulis ringens*, jurel *Trachurus murphyi*, picudillo *Decaptrerus macrosoma*, entre otros (Aguilar 1999, González 2008, Canales *et al.* 2020). Para los peces demersales se pueden considerar a la merluza del Pacífico Sur *Merluccius gayi peruanus*, rabijunco *Hemanthias signifer*, perela *Paralabrax humeralis*, cabezudo *Caulolatilus affinis*, gallineta *Prionotus stephanophrys*, chilindrina

Brotula ordwayi, anguila *Ophichthus zophochir*, perela *Paralabrax callaensis*, camotillo *Diplectrum macropoma*, selemba *Paranthias colonus* (Coello *et al.* 2020, Panchana 2021). Con respecto a los tiburones y rayas más capturados se encuentran el tiburón azul, *Prionace glauca*; tiburón zorro pelágico, *Alopias pelagicus*; tiburón piloto, *Carcharhinus falciformis*; tiburón zorro ojón, *A. superciliosus*; tiburón tinto, *Isurus oxyrinchus*; tiburón martillo, *Sphyrna zygaena*; *P. kamoharai*; raya guitarra, *Pseudobatos leucorhynchus*; raya guitarra punteada, *Pseudobatos prahli*; raya cola de látigo, *Hypanus longus* (Martínez-Ortiz *et al.* 2015, Elías y Díaz 2019, Calle-Morán y Béarez 2020).

Los artes de pesca empleados son las redes de arrastre, enmalle superficial y fondo, cerco, trasmallo superficial; palangre superficial y de fondo, líneas de manos de media agua y de fondo, trasmallo de fondo camaronero, chinchorro de playa con bolso, arpón, (Aguilar *et al.* 2005, González *et al.* 2008, Martínez-Ortiz y García-Domínguez 2013, Martínez-Ortiz *et al.* 2015). En Salinas existen una flota pesquera de más de 2 272 embarcaciones (GADPSE 2020).

Los caladeros (lugares) de pesca se encuentran ubicados en el Golfo de Guayaquil (Provincia del Guayas) y principalmente en la Isla Santa Clara (Provincia de El Oro), así como a lo largo de la región costera y oceánica (Zona Económica Exclusiva) y alrededor de las Islas Galápagos (Solís 1998, Martínez-Ortiz *et al.* 2015, Herrera 2021). El tiempo que se requiere para llegar a los caladeros depende del recurso que va a ser explotado. La captura de los tiburones está ligada a la pesca de peces pelágicos grandes como los atunes y picudos, ya que son capturados por los mismos artes de pesca; por consiguiente, se requiere entre 1 y 6 horas de recorrido para llegar a las zonas de pesca. Con respecto a las salidas de pesca, por lo general, tienen como duración entre 1 y 3 días. Las faenas de pesca para la captura de los diferentes recursos son realizadas en diversas épocas del año, dependiendo de los cambios estacionales, abundancia y disponibilidad de los recursos hidrobiológicos (Solís 1998).

El aporte de las exportaciones pesqueras de Ecuador durante el 2020 fue de MX \$ 31 460 245 811.25 (US \$ 1 582 575 000) (Cámara Nacional de Pesquería 2021).

CAPÍTULO 2. ESTRUCTURA DE TALLAS, RELACIÓN LONGITUD-MASA CORPORAL Y FACTOR DE CONDICIÓN RELATIVO

2.1 Introducción

La distribución de las frecuencias de tallas de cualquier especie de pez es fundamental en varios aspectos de las Ciencias Pesqueras, ya que permite estimar la composición de la estructura de tallas de una población en la naturaleza, el crecimiento de los individuos y su reclutamiento (Espino-Barr *et al.* 2008). Además, la talla guarda relación con otros muchos factores, tales como el peso, la edad, madurez sexual, de modo que cualquiera de ellos puede determinarse fácilmente con una pequeña muestra (Holden y Raitt 1975). También, ayudan a evaluar la selectividad del arte de pesca (Bagenal 1978).

La relación longitud-masa corporal en los peces a nivel general, puede ser descrita por una función potencial que relaciona una medida lineal (longitud) con una de volumen (peso) (Ricker 1975). En este sentido, las relaciones de longitud-masa corporal son utilizadas con frecuencia para modelar las tendencias de la biomasa, a partir de las longitudes conocidas y son ampliamente usadas en el manejo de poblaciones de importancia económica (García *et al.* 1998, Treer *et al.* 2008). La biomasa de las especies es una variable importante que se emplea en la evaluación de stocks, lo cual le permite saber el estado de salud de las especies objetivos y delinear planes de manejo (Logan *et al.* 2018). También, las relaciones longitud-masa corporal son esenciales para entender aspectos como la tasa de crecimiento, la estructura de edad, los mismos que son básicos para la dinámica de las poblaciones (Kohler *et al.* 1995).

Por su parte, el factor de condición es empleado para comparar la condición nutricional, bienestar de un pez o población (Tesch 1968), considerando que los peces de mayor peso, a una determinada longitud, presentan una mejor condición (Froese 2006). El análisis del factor de condición es la forma más sencilla de conocer el estado corporal de un pez, por estar basado en la relación que guarda el peso con respecto a la talla del organismo. Puede dar información acerca del estado fisiológico, características fenotípicas y fase reproductiva (Rodríguez-Gutiérrez 1992, Safran 1992), así como reflejar condiciones de alimentación recientes (Le Cren 1951). En este sentido, dicho factor es importante para el manejo de las especies ya que esto se relaciona con el reclutamiento exitoso de las especies, es decir, de las clases de tallas más

pequeñas a la población adulta (Logan *et al.* 2018) y, para que esto ocurra los juveniles deben ser capaces de explotar los recursos de su hábitat de forma exitosa (Heupel *et al.* 2007).

Con relación al tema de distribución de tallas para el tiburón cocodrilo *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara 1936), se conocen los trabajos de Dai *et al.* (2012), Estupiñán-Montaña y Galván-Magaña (2020) para el Océano Pacífico; Oliveira *et al.* (2010), Lessa *et al.* (2015), Kindong *et al.* (2020), Wu *et al.* (2020) para el Océano Atlántico y, White (2007) en el Océano Índico. No se conocen estudios sobre la relación longitud-masa corporal y el factor de condición nutricional para la especie.

Con base en todo lo mencionado, las investigaciones relacionadas con estimaciones de longitud-masa corporal y factor de condición son importantes para el estudio de la evaluación de sus poblaciones. Siendo así, los objetivos de este trabajo fueron: (1) analizar la estructura de tallas y pesos, (2) determinar la relación longitud-masa corporal, (3) calcular el factor de condición relativo de *P. kamoharai*, tanto de hembras como de machos y por años en Santa Rosa, Ecuador.

2.2 Materiales y métodos

Fase de campo

Las muestras de *P. kamoharai* fueron obtenidas de los desembarques de la pesca artesanal durante 2 años (junio de 2012-mayo de 2013, y junio de 2017-mayo de 2018) en el puerto de Santa Rosa. Dichos individuos fueron capturados con palangre superficial, redes de enmalle superficial y de arrastre. Se registraron la longitud total (LT) en cm (± 0.1 mm), peso total (PT) en g (± 0.1 g) y el sexo, así mismo de fetos. Éstos últimos solo fueron considerados para la proporción sexual poblacional. También, se obtuvo la longitud furcal (LF) con fines comparativos para otros estudios.

Fase de análisis de datos

La normalidad de los datos de las tallas y los pesos fue analizada por medio de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (KS), seguido se aplicó la prueba no paramétrica de Bonnet para estimar la homogeneidad de varianzas ya que los datos no presentaron distribución normal. Para las comparaciones de las tallas, relación longitud-masa corporal y factor de condición relativo

obtenidas, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (H) que se emplea en estadística no paramétrica (Daniel 1991, Celis-De la Rosa y Labrada-Martagón 2014). En el caso de las longitudes, la relación longitud-masa corporal y factor de condición relativa se agruparon tanto las hembras como machos, independientemente de su sexo, para el análisis temporal.

Los datos de tallas de hembras y machos fueron agrupados en 14 clases con intervalos de 5 cm (Holden y Raitt 1975). Se eligió este intervalo para fines comparativos con otros estudios. Mientras que, los pesos se agruparon en clases de intervalos de 500 g.

La relación longitud-masa corporal, por sexos y años, se estimó mediante el ajuste del modelo potencial de Ricker (1975):

$$PT = a*LT^b$$

Donde, a = intersección del eje de las ordenadas, b = pendiente de la curva. El parámetro a también se lo denomina como factor de condición o coeficiente de condición y a b como factor de alometría o coeficiente de alometría (Pauly 1983, Espino-Barr *et al.* 2008). Con base en la pendiente (b) y debido a que la longitud es una magnitud lineal y el peso es igual al cubo de la talla, si un individuo crece en todas sus dimensiones en la misma proporción, entonces el crecimiento es isométrico ($b = 3$) (Ricker 1958, Froese *et al.* 2011). Cuando $b > 3$, significa que los individuos han incrementado su peso en mayor proporción que su longitud, presentando crecimiento alométrico positivo o hiperalométrico y, si $b < 3$, indica que los individuos han incrementado preferencialmente su longitud más que su peso, registrando un crecimiento alométrico negativo o hipoalométrico (Tesch 1968, Froese *et al.* 2011). El ajuste del modelo a los datos se realizó con el software Minitab v.18 y se estimó su coeficiente de alometría junto con sus intervalos de confianza al 95 % (IC 95 %).

Con el objeto de determinar si existían diferencias estadísticas entre las curvas de las relaciones longitud-masa corporal por sexos y a nivel temporal, se utilizó el análisis de curvas coincidentes (Chen *et al.* 1992):

$$F = \frac{\frac{SCRp - \sum SCRi}{3(K - 1)}}{\frac{\sum SCRi}{N - 3K}}$$

Donde F = valor del estadístico, SCR_p es la suma de cuadrados residuales de todos los datos agrupados, SCR_i es la suma de cuadrados residuales de cada sexo, K es el número de curvas a comparar, y N es el número total de pares de datos longitud-masa corporal. Adicionalmente, por medio de la prueba de isometría (Pauly 1984) se determinó si, el crecimiento de la especie es de tipo isométrico o alométrico, dependiendo del valor del parámetro b y con base en la hipótesis nula de que el crecimiento era isométrico ($H_0 = 3$) y la hipótesis alternativa de que era alométrico ($H_a \neq 3$):

$$t_c = \frac{sd(x)}{sd(y)} * \frac{|b - 3|}{\sqrt{1 - R^2}} * \sqrt{n - 2}$$

Donde t_c = valor del estadístico con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$, $sd(x)$ = desviación estándar de los valores del \log_{10} de la longitud total, $sd(y)$ = desviación estándar de los valores del \log_{10} del peso total, R^2 = coeficiente de determinación, $n - 2$ = grados de libertad.

El factor de condición relativo (K_r) para sexos combinados, por sexos y años, se estimó por medio del modelo de Ricker (1975):

$$Kr = \frac{PT_o}{PT_e}$$

Donde PT_o = peso total observado y PT_e = peso total estimado. Este índice permite establecer la condición nutricional de los peces, por lo que los valores deben ser iguales a 1 o estar cercanos a éste, para sugerir que los peces tienen una condición nutricional saludable. Así mismo, se observó la variación mensual del factor de condición relativo en ambos sexos y como no hubo diferencias significativas, se los agruparon sin considerar el año, todo esto con el fin de relacionarlos con los periodos reproductivos de la especie según Oliveira *et al.* (2010).

2.3 Resultados

Los datos de longitud de las hembras no presentaron distribución normal ($KS = 0.18$; $p < 0.01$) ni los machos ($KS = 0.07$; $p < 0.05$), pero si hubo homogeneidad de varianzas entre sexos ($p > 0.05$). Asimismo, los datos de pesos de las hembras tampoco tenían distribución normal ($KS = 0.09$; $p < 0.05$) ni los machos ($KS = 0.11$; $p < 0.05$), y se observó heterogeneidad de varianzas ($p < 0.05$).

Los datos de longitudes con respecto al primer (KS = 0.11; $p < 0.05$) y segundo año (KS = 0.07; $p < 0.05$) tampoco presentaron distribución normal, pero se observó homogeneidad de varianzas entre años ($p > 0.05$). Así mismo, para los pesos de los individuos del primer año no se presentó distribución normal (KS = 0.10; $p < 0.05$) ni para los del segundo (KS = 0.09; $p < 0.05$), pero si hubo homogeneidad de varianzas ($p > 0.32$).

Estructuras de longitudes y pesos

De los 408 organismos analizados, 202 fueron hembras (49.5 %) y 206 machos (50.5 %). Las hembras registraron longitudes entre 50 y 117 cm de LT ($\bar{x} = 102.6 \pm 9.1$); el intervalo de talla con mayor número de organismos fue el de 100-104 cm de LT ($n = 64$), mientras que no se observaron organismos para los de 55-59 y 60-64 cm de LT. Los machos tuvieron tallas entre 72.5 y 110 cm de LT ($\bar{x} = 94.1 \pm 7.1$); el intervalo de tallas con más organismos fue el de 95-99 cm de LT ($n = 54$) y el de menor número fue para el de 110-114 cm del LT que presentó sólo un individuo. La hembra más grande midió 7 cm más que el macho de mayor tamaño y se presentaron diferencias significativas entre las tallas de ambos sexos ($H = 132.5$; $p < 0.01$) (fig. 3).

Las hembras presentaron pesos corporales entre 700 y 7 100 g ($\bar{x} = 4 496 \pm 1 032.1$) y los machos estuvieron entre 2 000 y 5 000 g ($\bar{x} = 3 167 \pm 687.7$). La hembra con mayor masa corporal tuvo 2 100 g de diferencia con el macho más pesado, es decir, que las hembras fueron más pesadas que los machos y se observaron diferencias significativas ($H = 159.3$; $p < 0.05$) (fig. 4).

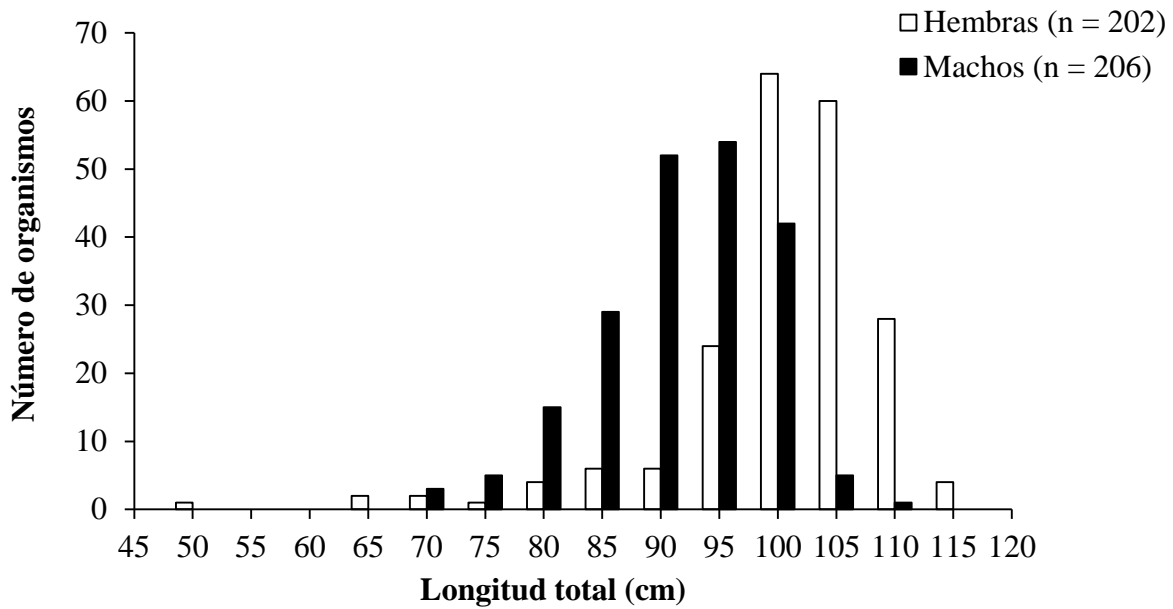


Figura 3. Distribución de frecuencias de longitudes del tiburón cocodrilo *P. kamoharai* por sexos en Santa Rosa, Ecuador, Océano Pacífico Suroriental, durante junio de 2012-mayo de 2013 y junio de 2017-mayo de 2018.

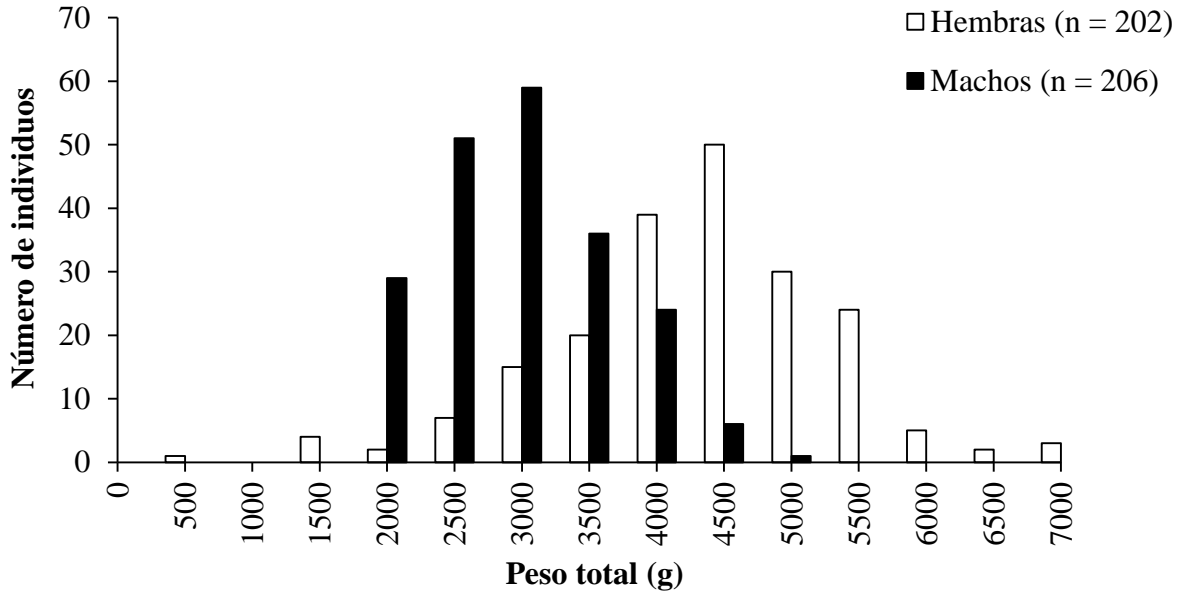
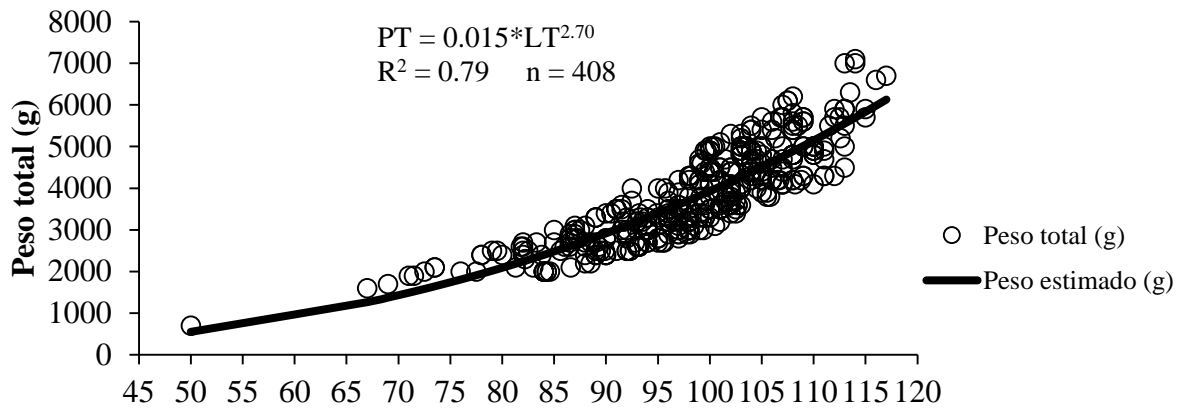


Figura 4. Distribución de frecuencias de pesos del tiburón cocodrilo *Pseudocarcharias kamoharai* por sexos en el Océano Pacífico ecuatoriano.

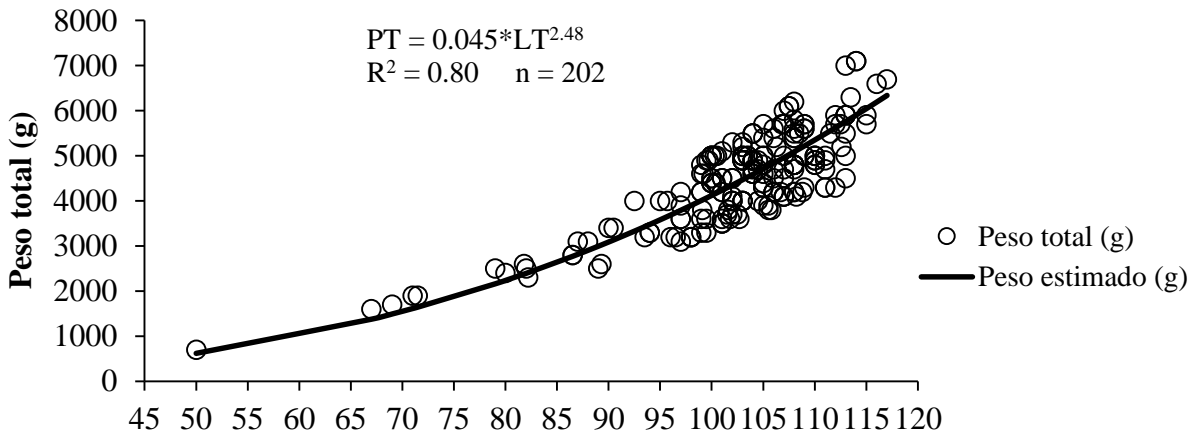
Con relación al tiempo, el primer año presentó longitudes entre 50 y 117 cm de LT ($\bar{x} = 99.7 \pm 8.7$) y el segundo con tallas entre 69 y 115 cm de LT ($\bar{x} = 97.5 \pm 9.3$). Los tiburones del primer año fueron ligeramente más grandes que los del segundo y se reportaron diferencias significativas ($H = 63.3$; $p < 0.05$). Los pesos durante el primer año estuvieron 700 y 7 000 g ($\bar{x} = 3\,978.1 \pm 1\,044.4$) y en el segundo entre 1 700 y 7 100 g ($\bar{x} = 3\,739.3 \pm 1\,120.7$). Los tiburones del primer año fueron ligeramente más pesados que los del segundo y se presentaron diferencias significativas ($H = 62.2$; $p < 0.05$).

Relación longitud-masa corporal

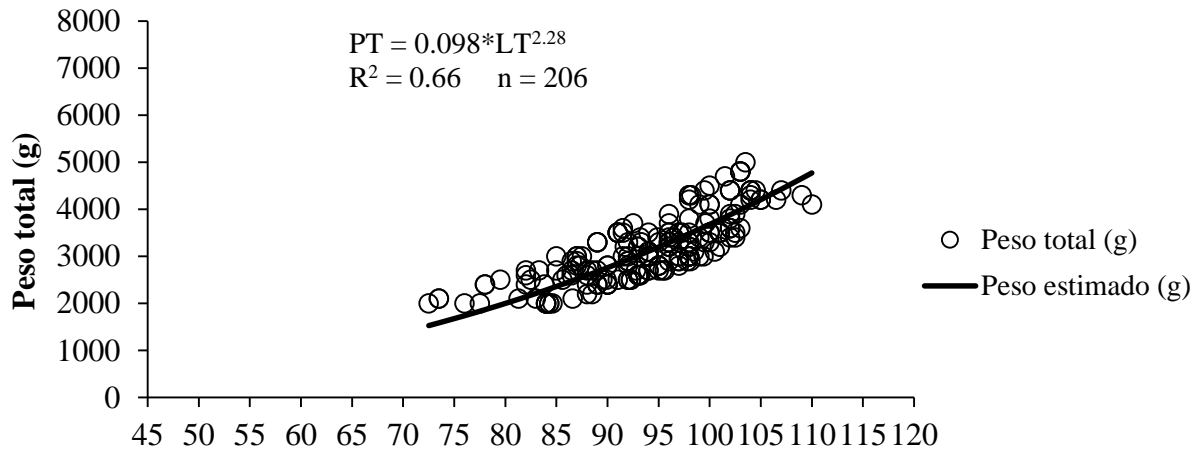
La relación longitud-masa corporal obtenida para los sexos combinados presentó los siguientes parámetros: $a = 0.015$, $b = 2.70$ (IC 95 % = 2.56-2.84), ($R^2 = 0.79$, $n = 408$), y como se registraron diferencias significativas en las curvas de las relaciones de acuerdo al sexo ($F = 10.22$, $p < 0.05$), se las trabajó por separado. Para las hembras se registraron los parámetros: $a = 0.045$, $b = 2.48$ (IC 95 % = 2.31-2.65), ($R^2 = 0.80$, $n = 202$), y los machos: $a = 0.098$, $b = 2.28$ (IC_{95%} = 2.06-2.51), ($R^2 = 0.66$, $n = 206$), por lo que en los tres casos se consideraron como un crecimiento hipoalométrico. Se confirmó este patrón de crecimiento por medio de las pruebas de isometría para ambos sexos ($t_c = 4.29$; $p < 0.05$), en hembras ($t_c = 5.92$; $p < 0.05$) y machos ($t_c = 9.92$; $p < 0.05$). Para sexos combinados, el $R^2 = 0.79$ indicó que el 79 % de la variación de los datos del peso fue explicado por la longitud del individuo, mientras que el 21 % pudo ser atribuido a otras causas, como la aleatoriedad. En el caso de las hembras, el $r^2 = 0.68$ demostró que el 68% de la variación de los datos fue explicado por la talla y para los machos fue de $R^2 = 0.59$, esto es, 59% (fig. 5).



(a) Longitud total (cm)



(b) Longitud total (cm)



(c) Longitud total (cm)

Figura 5. Relación entre la longitud total y el peso total del tiburón cocodrilo *Pseudocarcharias kamoharai* por (a) sexos combinados, (b) hembras y (c) machos en el Océano Pacífico ecuatoriano.

Con respecto al tiempo, también se observaron diferencias significativas en las curvas de la relación longitud-masa corporal por años ($F = 0.33$, $p < 0.05$), siendo así, los parámetros para los tiburones en el primer año fueron: $a = 0.012$, $b = 2.76$ (IC 95 % = 2.55-2.97), ($R^2 = 0.82$, $n = 146$), y para los del segundo: $a = 0.018$, $b = 2.66$ (IC 95 % = 2.48-2.84), ($R^2 = 0.76$, $n = 262$), por lo que ambos casos se consideraron como un crecimiento hipoalométrico. Las pruebas de isometría confirmaron este tipo de crecimiento para los del primer ($t_c = 2.22$; $p < 0.05$) y segundo ($t_c = 3.68$; $p < 0.05$) años. Para los organismos de los dos años, el coeficiente de determinación durante el 2012-2013 fue de $R^2 = 0.82$ indicó que el 82 % de la variación de los datos de los pesos fue atribuido por la talla del organismo, mientras que para el 2017-2018 fue de $R^2 = 0.76$ (76 %) (fig. 6).

Factor de condición relativo

El factor de condición relativo para sexos combinados varió entre $K_r = 0.81$ y 1.34 ($\bar{X} = 1.04$; ± 0.15), en las hembras se presentaron resultados similares, entre $K_r = 0.84$ y 1.34 ($\bar{X} = 1.10$; ± 0.14) y también para los machos que estuvieron entre $K_r = 0.82$ y 1.30 ($\bar{X} = 1.01$; ± 0.13). En promedio, se observó que la especie tuvo una condición nutricional saludable ya que los valores estaban cercanos a la unidad y dentro de ésta. Las hembras fueron ligeramente más robustas que los machos y se registraron diferencias significativas ($H = 37.4$; $p < 0.05$). Durante el primer año se observaron valores entre $K_r = 0.79$ y 1.23 ($\bar{X} = 0.99 \pm 0.13$) y, para el segundo fue de $K_r = 0.81$ a 1.34 ($\bar{X} = 1.04$; ± 0.15); se registraron diferencias significativas ($H = 9.56$; $p < 0.05$) (fig. 7).

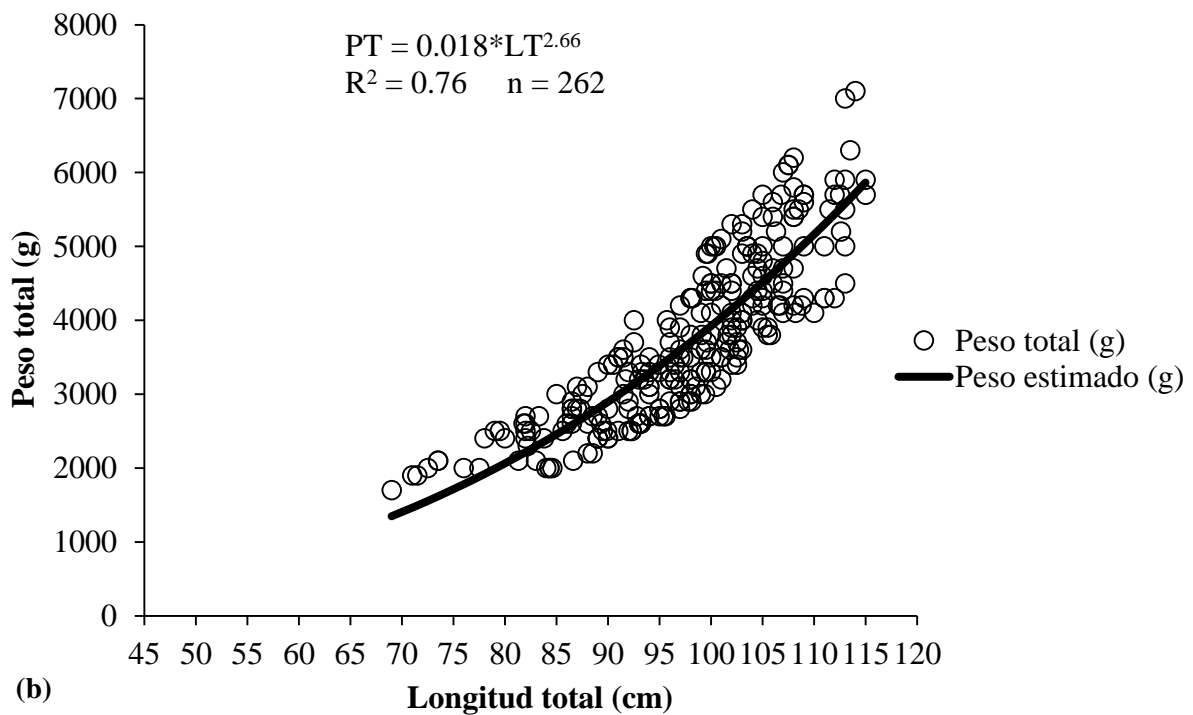
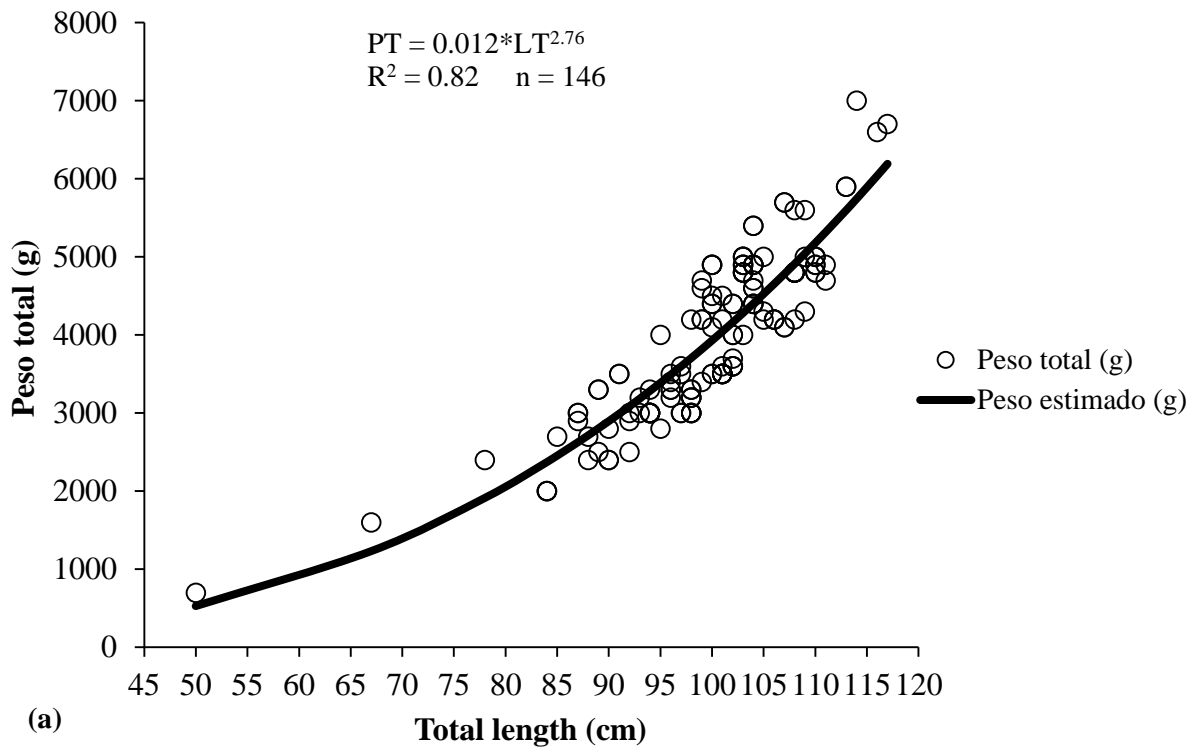


Figura 6. Relación entre la longitud total y el peso total de *Pseudocarcharias kamoharai* para los años (a) 2012-2013 y (b) 2017-2018 en el Océano Pacífico ecuatoriano.

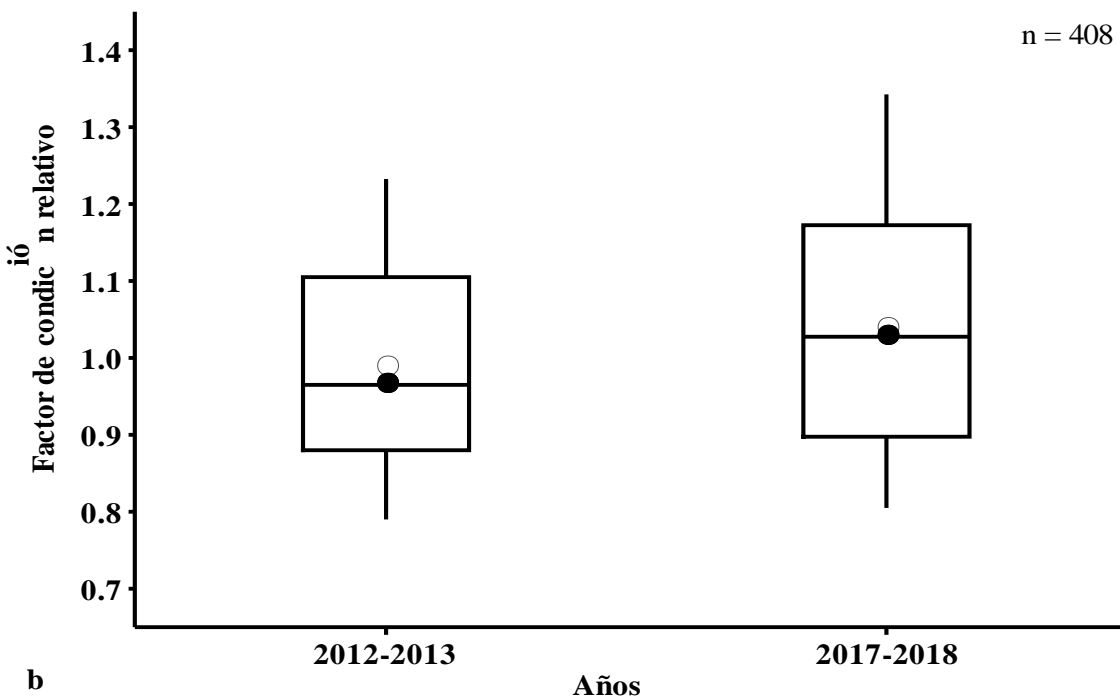
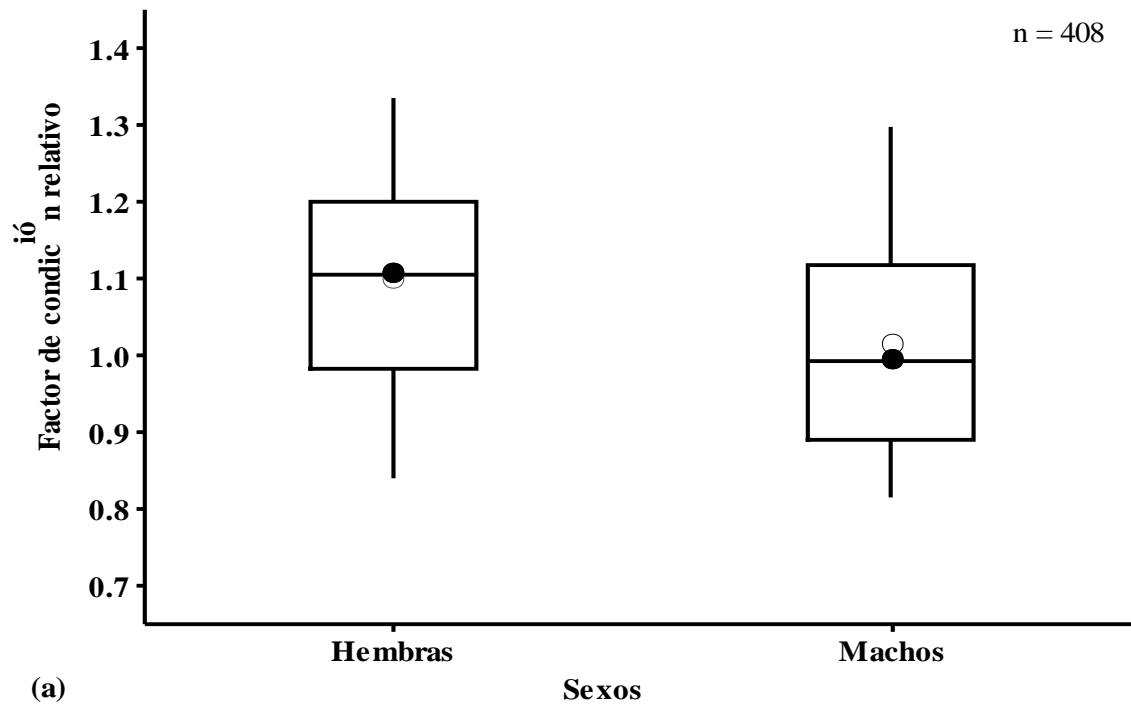


Figura 7. Valores del factor de condición relativo de *Pseudocarcharias kamoharai* por (a) sexos y (b) años, en el Océano Pacífico ecuatoriano (bigotes = valores mínimos y máximos, cajas = cuartiles, líneas dentro de la caja = mediana; círculos blancos = media).

Con relación a la variación mensual, el valor promedio más alto de K_r para las hembras, fue registrado en mayo ($K_r = 1.14$), seguido de octubre y enero ($K_r = 1.07$) en ambos meses. De forma similar, para los machos, los valores promedio más altos se dieron en enero ($K_r = 1.19$), mayo ($K_r = 1.17$) y octubre ($K_r = 1.09$) (fig. 8).

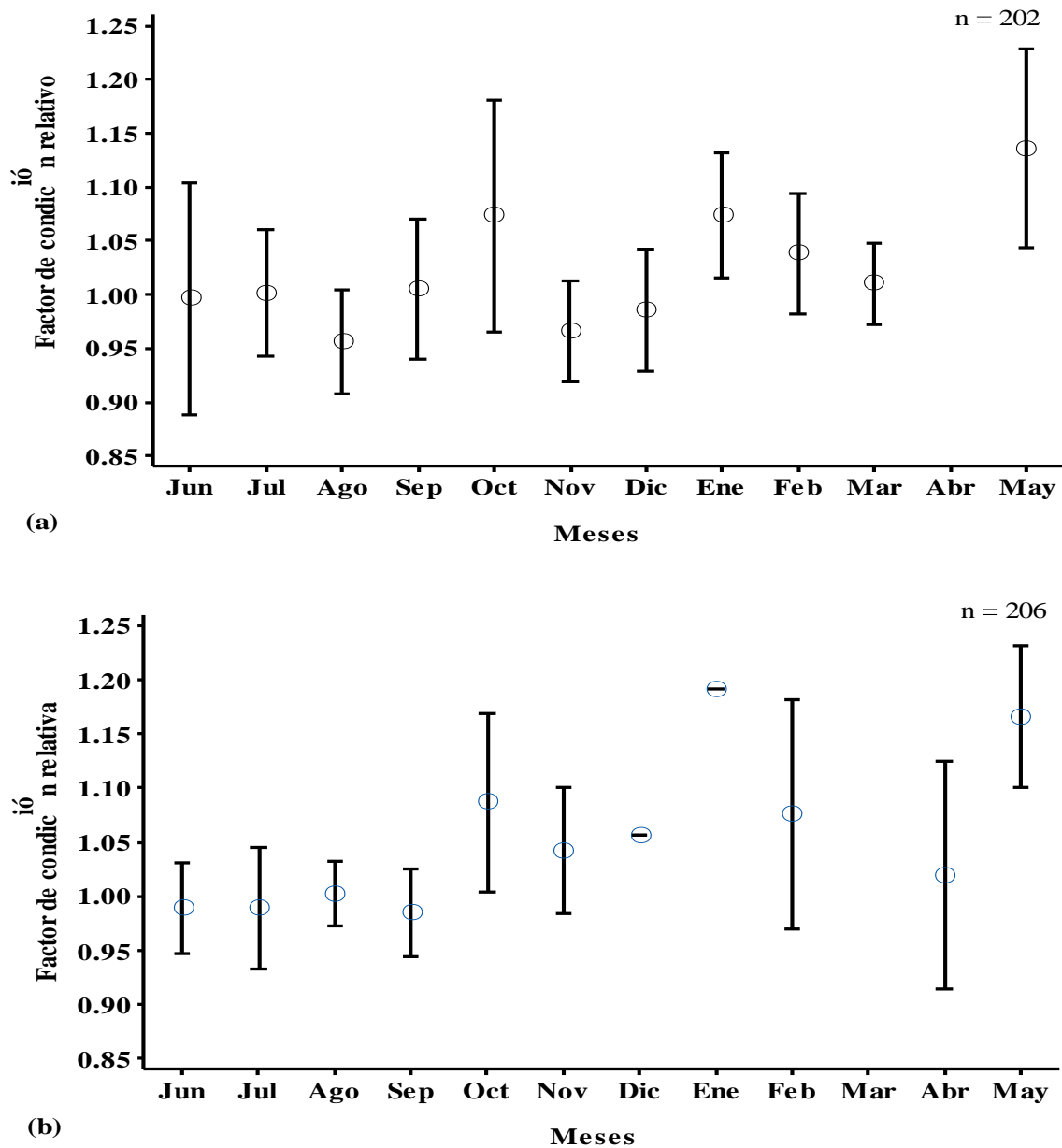


Figura 8. Variación mensual del factor de condición relativo promedio de *Pseudocarcharias kamoharai* para (a) hembras y (b) machos en el Océano Pacífico ecuatoriano (círculos blancos = medias, barras = intervalos de confianza del 95% para la media).

2.4 Discusiones

Estructura de tallas y pesos

Las tallas analizadas en este trabajo, a nivel general, comprendieron un intervalo de 50 a 117 cm de LT, es decir, estuvo dentro de lo reportado por White (2007), Oliveira et al. (2010), Dai et al. (2012), Lessa et al. (2015), Estupiñán-Montaña y Galván-Magaña (2020), Kindong et al. (2020) y Wu et al. (2020). Aunque hay organismos más pequeños que han sido registrados, para la especie, con una longitud de 36 cm de LT (White 2007) en aguas de Indonesia, Pacífico Centro-Occidental y los más grandes, con 122 cm de LT en Brasil, Atlántico Suroccidental (Oliveira et al. 2010, Lessa et al. 2015).

Por su parte, los pesos totales, en conjunto, tuvieron un intervalo entre 700 y 7 100 g, esto es, dentro de lo registrado por Oliveira et al. (2010), Kizhakudan and Rajapackiam (2013), Pradeep et al. (2017). Sin embargo, el espécimen con mayor peso registrado hasta ahora, es una hembra de 7820 g de PT hallada (Oliveira et al. 2010). Es necesario considerar que, los pesos de tiburones de una misma longitud pueden ser distintos dependiendo de varios factores, entre los que se encuentran la cantidad de sus contenidos estomacales, el estadio de madurez sexual, peso de hígado y la condición corporal del organismo (Kohler et al. 1995).

La diferencia en tamaños y pesos, es decir, que las hembras sean más grandes y más pesadas que los machos, puede indicar tres cosas: (1) dimorfismo sexual en términos de tallas máximas o, (2) podría ser el resultado de segregación sexual en la población o, (3) el sesgo producto de la pesca (Oliveira et al. 2010). Mientras que, es típico observar que las hembras alcanzan tamaños y pesos corporales mayores que los machos para la mayoría de las especies de tiburones, este patrón es más visible cuando los individuos alcanzan su madurez sexual y menos notorio durante los primeros estadios de vida (Springer y Gold 1989, Hoenig y Gruber 1990). En general, las hembras alcanzan tallas y edades mayores que los machos, pero crecen más lentos que ellos, este patrón podría ser explicado, en parte a la necesidad que tienen las hembras de tener longitudes más grandes para alojar a las crías en su interior para así favorecer a la reproducción (Cortés 2000). También es importante considerar que, el peso del organismo puede ser mucho mayor durante la época reproductiva que antes o después de ésta (Holden y Raitt 1975).

Relación longitud-masa corporal

La relación longitud-masa corporal demostró que las hembras, los machos y, en los dos años tenían un crecimiento hipoalométrico ($b = 2.28-2.76$). De acuerdo a Froese (2006) los valores normales de b oscilan entre 2.50 y 3.50, con una ligera tendencia de $b = 3.00$, pero los valores $b < 2.50$ y $b > 3.50$ no son tan comunes. Estos valores del coeficiente de crecimiento fueron similares a los de otras especies de tiburones de las familias Carchariidae, Alopiidae y Lamnidae del Orden Lamniformes, los cuales presentaron crecimiento hipoalométrico, y en ciertas ocasiones era isométrico e hiperalométrico (tabla I).

Es importante resaltar que, la relación longitud-masa corporal puede ser diferente en una especie debido al sexo, madurez sexual, estación del año, incluso durante el día, en todo caso, en cualquier etapa, el parámetro b debe ser aproximadamente constante y, si se produce un cambio en este valor es casi seguro que se haga durante la transición de una etapa a otra o, de un ambiente a otro (Tresierra-Aguilar y Culquichicón-Malpica 1995). De hecho, el resultado de estudios con peces sobre el aumento de peso en función del crecimiento evidencia que la escala lineal de la relación entre peso y talla varía en un rango de 2.4 a 4.0 (Vazzoler 1996). En dos estudios llevados a cabo en el tiburón mielga, *Squalus acanthias*, en el Mar Negro y Mar Egeo (área de pesca FAO: Mediterráneo y Mar Negro, se encontraron que la especie presentaba distintos valores en su coeficiente de alometría para hembras ($b = 2.99-3.18$) y machos ($b = 2.77-2.92$), es decir, que tenían tanto isometría e hiperaolemtría, así como hipoalometría, respectivamente, lo que indica dentro de una misma especie, su forma corporal puede exhibir ambos tipos de crecimiento (Avar 2001, Filiz y Mater 2002).

Tabla I. Parámetros de las relaciones longitud-masa corporal de algunas especies de tiburones del Orden Lamniformes. SC = sexos combinados, H = hembras, M = machos, NO = Noroccidental, NE = Nororiental, SE = Suroriental. El orden taxonómico está basado en Van der Laan et al. (2023).

Especies	Coefficiente de alometría	Coefficiente de determinación (R^2)	Tipo de crecimiento	Región	Referencias
<i>Carcharias taurus</i>	$b_{SC} = 2.50$ $b_H = 2.40$ $b_M = 2.50$	0.84 0.84 0.84	Hipoalométrico	Océano Atlántico NO	Goldman <i>et al.</i> (2006)
<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>	$b_{SC} = 2.70$ $b_H = 2.48$ $b_M = 2.28$	0.79 0.80 0.66	Hipoalométrico	Océano Pacífico SE	Este estudio
<i>Alopias pelagicus</i>	$b_H = 2.49$ $b_M = 2.52$	0.80 0.82	Hipoalométrico	Océano Pacífico NO	Liu et al. (1999)
<i>Alopias superciliosus</i>	$b_H = 2.78$ $b_M = 2.57$	0.90 0.80	Hipoalométrico	Océano Pacífico NO	Liu et al. (1998)
<i>Alopias vulpinus</i>	$b_{SC} = 2.82$	0.93	Hipoalométrico	Océano Atlántico NO	Gervelis y Natanson (2013)
<i>Carcharodon carcharias</i>	$b_{SC} = 3.08$	0.98	Isométrico	Océano Atlántico NO	Kohler <i>et al.</i> (1995)
<i>Isurus oxyrinchus</i>	$b_{SC} = 3.14$	0.96	Hiperalométrico		
<i>Lamna nasus</i>	$b_{SC} = 2.96$	0.94	Hipoalométrico		
<i>Lamna ditropis</i>	$b_{SC} = 2.88$ $b_{SC} = 2.78$ $b_{SC} = 3.38$	0.99 0.99 0.99	Hipoalométrico Hiperalométrico	Océano Pacífico NE	Goldman y Musick (2006)

Además, la condición reproductiva juega un rol importante en el crecimiento en peso de las hembras, el mismo que es mayor al de los machos. En una investigación llevada a cabo en el tiburón dormilón cornudo, *Heterodontus francisci*, en la Laguna Ojo de Liebre, México, Pacífico Nororiental, el peso de las hembras incrementó de forma considerable cuando las hembras alcanzaron su madurez sexual debido al incremento de órganos reproductivos y reservas energéticas en el hígado (Castellanos-Vidal 2017). Este proceso también fue observado en el tiburón pintarroja bocanegra *Galeus melastomus* en aguas del Mar Adriático, Italia, Mediterráneo y Mar Negro, donde las hembras incrementan su peso más rápido a partir de una longitud que coincide con el inicio de la vitelogénesis (Bello *et al.* 2015). Los autores sostienen que este aumento está relacionado con la acumulación de los productos sexuales en órganos como el ovario y útero, por lo que estos órganos acumulan más masa, algo similar a lo que ocurre con otros órganos, como el hígado. El mayor aumento de volumen en el hígado en las hembras, producto de la acumulación de reservas, sugiere que tienen una mayor demanda energética en la reproducción (Mourato *et al.* 2010, Castellanos-Vidal 2017).

Factor de condición relativo

El factor de condición relativo tuvo valores entre $K_r = 0.79$ y 1.34 , lo que indicó que la especie tenía una condición saludable. Éstos valores encontrados en el presente estudio son similares a los reportados en juveniles de *Carcharodon carcharias* en aguas de California y Alaska, Estados Unidos, Pacífico Nororiental, donde también se observó un factor de condición de $K = 0.85-1.94$ ($\bar{x} = 1.26 \pm 0.17$) (Logan *et al.* 2018). Mientras que, fueron mayores a los hallados en el tiburón pintarroja *Scyliorhinus canicula* ($K_{\bar{x}} = 0.3-0.4$) en el Mar Mediterráneo, España, Mediterráneo y Mar Negro (Valls-Mateus 2014). Sin embargo, fueron menores a los encontrados en el tiburón de arrecifes, *Carcharhinus amblyrhynchos* ($K_r = 0.3-2.5$) en aguas del Estrecho de Macasar, Indonesia, Pacífico Centro-Occidental (Rapi *et al.* 2020).

Irschick y Hammerschlag (2014) analizaron la condición corporal con una nueva metodología denominada Análisis de condición por tramos (ASC) en cuatro especies de tiburones grandes en aguas de Florida, Estados Unidos, Atlántico Centro-Occidental. Se observó que el tiburón sarda, *Carcharhinus leucas*, presentó mejor condición (ASC = 2.08-2.44) que las otras especies, seguido del tiburón macuira, *Carcharhinus limbatus*, (ASC = 1.74-2.19), tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier*, (ASC = 1.55-2.04) y el tiburón gata nodriza, *Ginglymostoma cyrratum*, (ASC = 0.93-1.25).

Existen muchos factores como el sexo, estación o época del año, estadio de madurez, contenido estomacal, hábitat y tiempo que influyen en la condición corporal de una especie (Pauly 1984, Tresierra-Aguilar y Culquichicón-Malpica 1995, Froese 2006). Con relación al año, durante enero, mayo y octubre se observaron los valores más altos del factor de condición relativo por lo que podría estar relacionado con el periodo reproductivo de *P. kamoharai*, ya que se halló un número considerable de hembras grávidas en aguas del Atlántico brasileño durante mayo-julio, a pesar de que como éstas fueron observadas durante todo el año, no fue posible definir un periodo reproductivo marcado (Oliveira *et al.* 2010).

Otros aspectos importantes que se derivan de conocer la condición corporal de los tiburones radica en su alimentación. Debido a que no se puede saber de forma retrospectiva que individuos específicamente se alimentaron o donde ellos forrajearon, la condición corporal representa una aproximación para su éxito de forrajeo (Bolger y Connolly 1989), ya sea para

estimar cuales son los individuos mejores en obtener recursos, los mismos que pueden ser los más grandes y pesados que, aquellos que tienen la misma talla, pero con menos peso (Logan *et al.* 2018). Éstos peces obtendrán mayores tasas de crecimiento, así como mayor potencial reproductivo y de sobrevivencia que, otros en peores condiciones (Pope y Kruse 2001). Así mismo, se entiende que las mejores condiciones corporales de los fetos, es el reflejo de una buena alimentación de las madres y de que las condiciones ambientales en un área de crianza, les provee de presas más abundantes y beneficiosas, todo esto ayuda al forrajeo óptimo y crecimiento (Pondella y Allen 2008), lo cual permite a que las crías estén mejor alimentadas (Logan *et al.* 2018).

Un tópico a considerar también son las reservas energéticas que los tiburones guardan en sus hígados, ya que éste les permite almacenar grandes cantidades de ácidos grasos y calorías, lo cual ayuda en su flotación (Bone y Roberts 1969, Oguri 1990). El peso de este órgano es un buen indicador de la salud o condición del organismo (Springer 1960, Cliff *et al.* 1989).

De lo anterior se desprende que, gracias a las energías almacenadas, los tiburones pueden realizar sus migraciones y de ahí la importancia a nivel ecológico de cuantificar su condición corporal (Goldman y Block 2005, Hammerschlag *et al.* 2012, Del Raye *et al.* 2013). *Galeocerdo cuvier* es conocido por las grandes distancias que recorren (> 3 000 km) desde el Mar Caribe hasta la mitad del Océano Atlántico y su regreso, a menudo en aguas profundas y frías (Hammerschlag *et al.* 2012). Otras especies, como el tiburón ballena *Rhincodon typus* emprende inmersiones profundas que exceden 1 km (Rowat *et al.* 2007, Brunnschweiler *et al.* 2009). Además, un estudio efectuado en *Carcharodon carcharias* en aguas de California, Estados Unidos, Pacífico Nororiental, examinó la relación entre las reservas lipídicas estimadas y distancias recorridas, y sugirió que tales reservas energéticas podrían influir en cómo estos tiburones se desplazan en aguas más profundas, por lo que el éxito de sus migraciones depende de cómo se almacenen y utilicen sus energías (Del Raye *et al.* 2013). Independiente de las grandes distancias que se recorran, hay especies que presentan patrones migratorios pequeños como *G. cirratum*, su importancia radica en que se han observado variaciones intraespecíficas debido a sus procesos reproductivos, así como las oportunidades de alimentación y evitación de sus depredadores (Irschick y Hammerschlag 2014).

2.5 Conclusiones

Pseudocarcharias kamoharai desembarcado en Santa Rosa, Ecuador, presentó tallas que englobaban hembras y machos, así como organismos neonatos, juveniles, sub-adultos y adultos.

Las hembras tuvieron mayor tamaño y más peso que los machos. Los tiburones del primero año fueron más grandes y más pesados que los del segundo.

El patrón de crecimiento fue hipoalométrico en sexos combinados, hembras, machos, primer y segundo años.

La condición corporal de la especie fue saludable en todas las categorías analizadas.

La proporción sexual fue equilibrada a nivel muestral y poblacional, y a nivel temporal.

CAPÍTULO 3. ECOLOGÍA TRÓFICA

3.1 Introducción

La ecología trófica es una rama de la ecología que se encarga de estudiar la estructura de las relaciones tróficas entre los organismos dentro de un ecosistema (Sabo y Gerber 2021). Dentro de la ecología trófica, el análisis de la dieta y los hábitos alimentarios de una especie son importantes para evaluar el rol ecológico y la posición de las especies en las cadenas tróficas de los ecosistemas (Allan y Castillo 2007). El análisis de contenido estomacal de peces provee una idea sobre el patrón de alimentación y la evaluación cuantitativa de los hábitos alimentarios, es un aspecto importante en el manejo de las pesquerías. La dieta de los peces representa la integración de la mayoría de los componentes ecológicos más relevantes, los cuales incluyen el comportamiento, condición, uso de hábitat, consumo de energía e interacciones intraespecíficas e interespecíficas, etc. (Sagar *et al.* 2018). La información de la dieta provee más soporte para el manejo de los recursos acuáticos, especialmente en la acuicultura y conservación (Saikia 2015).

La representación adecuada de la dieta de una especie de elasmobranquio se complica por las diferencias en la misma, ya que ocurren a nivel intraespecífico entre individuos de diferentes tamaños, ubicaciones geográficas y durante diferentes estaciones. El cambio ontogenético en los hábitos alimentarios es un evento casi universal en los peces y, por lo tanto, su ocurrencia en elasmobranquios no es sorprendente considerando que, como muchas especies de tiburones y rayas aumentan de tamaño, también se dan cambios en el hábitat que ocupan, lugares que habitan, patrones migratorios, velocidad de natación, tamaño de mandíbulas, dientes y estómagos, requerimientos energéticos, experiencia en la caza y captura de presas, vulnerabilidad a la depredación y otros factores que dan como resultado una exposición variable a la presa o una mayor capacidad de captura de los tiburones más grandes a presas diferentes (Graeber 1974, Stillwell y Kohler 1982, Lowe *et al.* 1996).

Por otro lado, no existen estudios realizados con respecto a la composición de la dieta y los hábitos alimentarios en *P. kamoharai*, a nivel mundial. Sin embargo, sus características biológicas tales como los dientes largos y flexibles, mandíbulas grandes y fuertes y, su actividad vigorosa, le permiten capturar presas oceánicas moderadamente grandes. Además, sus

mandíbulas pueden sobresalir a una distancia considerable de su cabeza. Se alimenta de peces luminosos (Familia Gonostomatidae), linternillas (Familia Myctophidae); calamares cranquilurias (Familia Cranchiidae), lurias granchudas (Familia Onychoteutidae), lurias escamudas (Familia Pholidoteuthidae), enopluria rómbica (Familia Ancistrocheiridae) y camarones pequeños (Compagno 2001).

Debido al escaso conocimiento sobre la biología y ecología de la especie, su importancia pesquera a nivel local, además de ser una especie de menor preocupación y el desconocimiento del estado actual de sus poblaciones, es necesario conocer el rol ecológico que desempeña en los ecosistemas marinos y las relaciones con las especies presas que comúnmente ingiere. Los estudios de alimentación son herramientas importantes ya que generan información sobre el flujo de materia y energía para un manejo pesquero basado en un enfoque ecosistémico.

Dado a que en la mayoría de especies de condriictios, la alimentación cambia con el crecimiento que experimentan los individuos, la hipótesis de investigación fue que la composición de la dieta y los hábitos alimentarios de *P. kamoharai* en el océano Pacífico ecuatoriano, varían con los estadios de madurez sexual de los individuos. Los objetivos específicos fueron los siguientes: describir la composición de la dieta y conocer los hábitos alimentarios, así como sus preferencias alimentarias por sexos, años y estadios de madurez sexual.

3.2 Materiales y métodos

Fase de campo

El muestreo fue llevado a cabo en el campo pesquero de Santa Rosa por dos años no consecutivos (junio de 2012-mayo de 2013 y junio de 2017-mayo de 2018) para tomar muestras de estómagos de *P. kamoharai*, producto de los desembarques de la pesca artesanal. Se registró la LT en cm y el sexo. Para evaluar el estado de madurez sexual de cada organismo se consideraron los criterios de Conrath (2005) y Oliveira *et al.* (2010). La madurez sexual se observó con base en los siguientes criterios: en los machos, se midió el tamaño y la condición del gonopterigio (rotación, calcificación, abertura del rifiodón y presencia de semen). En las hembras, se tomó en cuenta la forma de la cloaca, si estaba cerrada o abierta, para saber si se había reproducido o no. También, se consideraron las marcas de cortejo y embriones; en el caso

de éstos, se anotaron su sexo, LT y peso. Del estómago, se estimó su estado de repleción gástrica tomando como referencia los valores de la escala de Stillwell y Kohler (1982), clasificándolos de esta forma: 0 (vacío), 1 (25% lleno), 2 (50% lleno), 3 (75% lleno) y 4 (100% lleno). Posteriormente, el contenido estomacal fue colocado en bolsas plásticas y en hielo para trasladarlo al laboratorio para su análisis.

Fase de laboratorio

Las muestras fueron descongeladas para separar a las especies presas halladas en los estómagos, por grupo taxonómicos, también se las contaron, midieron (cm) y pesaron (g). Se las agruparon en relación a su grado de digestión, según Olson y Galván-Magaña (2002): estado 1 (individuos que presentan todas las características morfológicas completas que los hacen fácilmente identificables), estado 2 (individuos sin piel, sin ojos y músculos al descubierto), estado 3 (individuos sin cabeza, algunas partes del cuerpo presente y esqueleto axial) y estado 4 (presencia únicamente de otolitos, esqueletos y picos de calamares). La identificación de las presas que presentaban un estado mínimo de digestión (estado 1) se basaron en claves específicas de peces (Fischer *et al.* 1995, Jiménez y Beárez 2004, Robertson y Allen 2015). Para aquellos con un estado avanzado de digestión (estado 3 y 4), se utilizó el esqueleto axial y otolitos, siendo así, en el conteo de vértebras se emplearon los trabajos de Clothier (1950), Clothier y Baxter (1969) y, los otolitos con el de García-Godos (2001), Muñoz-Quimí (2012) y Vinueza (2015). Para los cefalópodos se usaron las claves de Wolff (1982, 1984), Clarke (1986) e Ingrid *et al.* (1971). La longitud rostral de la mandíbula superior e inferior de los picos de cefalópodos fue registrada para realizar el retrocálculo de los pesos, según las ecuaciones de Wolff (1982) y Clarke (1986).

Fase de análisis de datos

El número de estómagos representativos para representar adecuadamente la dieta de este depredador fue establecido a través del método de Pielou (Hoffman 1979). Este método consiste en graficar en el eje horizontal el número de estómagos que presentan alimentos contra la diversidad acumulada de las especies presas consumidas, para así obtener la curva acumulativa de éstas últimas y el número de tractos donde se alcanzará la asíntota, indicando de esta manera, cuál es el tamaño mínimo de muestra. Así mismo, se obtuvo el coeficiente de variación por

cada tracto digestivo y se lo graficó como un eje secundario; dicho coeficiente fue obtenido por la relación entre la desviación estándar y la diversidad promedio. Con este propósito, se estimó el número de estómagos, a través del software EstimateS V. 8.0 (Colwell 2019), en el que el número de estómagos revisados fueron sometidos a 100 permutaciones para eliminar el sesgo con un $\alpha = 0.05$. La selección del número de estómago respectivo fue en el que se observó que su variación era de 0.05.

Los índices ecológicos usados fueron los métodos numéricos (%N), de frecuencias de aparición (%FOi) y gravimétricos (%TMi) (Hyslop 1980), así como el Índice de importancia relativa de presas específicas (%PSIRI) (Brown *et al.* 2011):

$$\%PSIRI = \frac{[\%FOi * (\%Ni + \%TMi)]}{2}$$

dónde, %Ni = porcentaje de la abundancia específica para la presa y %TMi = porcentaje de la masa específica para la presa. Estos parámetros fueron obtenidos basados en los siguientes modelos:

$$\%N = \frac{\%N}{\%FOi}$$

$$\%N = \frac{\%TMi}{\%FOi}$$

Además, el arreglo del orden taxonómico de las especies consumidas por el tiburón cocodrilo fue hecho con base en Young *et al.* (2019) para los cefalópodos y de Van der Laan *et al.* (2021) para los peces óseos.

La amplitud de dieta del depredador se la calculó mediante el Índice de Levin (Bi) (Krebs 1985):

$$Bi = \frac{1}{n - 1} * \left[\left(\frac{1}{\sum Pij^2} \right) - 1 \right]$$

dónde: Pij = proporción de la presa j en la dieta del depredador i ; n = número de especies presas. Los valores de este índice están comprendidos de 0 a 1, valores menores a 0.6 indicaron que la dieta estaba dominada por pocas presas, por lo tanto, sería un depredador especialista y resultados mayores a 0.6, sugirieron que eran depredadores generalistas (Labropoulou y

Eleftheriou 1997). Además, los tiburones fueron categorizadas como depredadores selectivos y oportunistas. Los depredadores selectivos son aquellos que utilizan los recursos (hábitats y alimentos) en distintas proporciones a su disponibilidad; mientras que, los depredadores oportunistas son aquellos que usan los recursos en igual proporción a su disponibilidad (Johnson 1980; Buskirk y Millspaugh 2006). Adicionalmente, Munroe et al. (2014) sugirió que la utilización de los recursos por parte de los depredadores debe ser con base en su comportamiento trófico, por lo que es más apropiado referirse a un bajo o un alto grado de especialización. Bajo este contexto, aquellos peces que se alimentaron de un amplio grupo de especies presas, desde invertebrados hasta vertebrados, son considerados como de un bajo grado de especialización y aquellos, se alimenten de un pequeño grupo de presas, se los debe catalogar como de un alto grado de especialización.

El análisis de traslapamiento trófico, traslapo trófico o traslapo dietario entre sexos, años y estadios de madurez sexual se realizó mediante el índice de Morisita-Horn ($C\lambda$) (Morisita 1959, Horn 1966, Smith y Zaret 1982):

$$C\lambda = \frac{2\sum(P_{xi} * P_{yi})}{\sum P_{xi}^2 + \sum P_{yi}^2}$$

dónde: $C\lambda$ = Índice de Morisita y Horn entre sexo de x , y entre sexo de y ; P_{xi} = proporción de presa i del total de presas usados por el sexo del depredador x ; P_{yi} = proporción de presa i del total de presas usados por el sexo del depredador y . De acuerdo a Langton (1982), valores de 0.00 a 0.29 indican un traslapamiento bajo; de 0.30 a 0.59 hay traslapo medio y de 0.60 a 1.00 demuestran traslapo alto. Adicionalmente, se comparó la composición de las dietas por cada categoría con base en un análisis de similitud (ANOSIM) de una sola vía a través del Índice de similaridad de Bray-Curtis (R), donde los valores cercanos a 0 indicaron que no había diferencias entre los grupos o categorías confrontadas y valores cercanos a 1, sugieren que hay diferencias entre los grupos o que éstos están separados por completos (Clarke 1993). Para realizar dicho índice se utilizó el programa Past V. 4.01 (Hammer 2020).

El nivel trófico (NT) se lo obtuvo mediante la ecuación de Cortés (1999a):

$$T_{lk} = 1 + \left(\sum_{j=1}^{n=24} P_{jx} * T_{lj} \right)$$

Dónde: T_{lk} = nivel trófico de la especie depredadora, n = número de especies de presas, P_{jx} = proporción relativa de las presas que conforman la dieta del consumidor y T_{lj} = niveles tróficos de las presas. Los niveles tróficos de las presas consumidas empleados en las estimaciones del T_{lk} de *P. kamoharai* fueron obtenidos de Cortés (1999a), Froese y Pauly (2021) y, Palomares y Pauly (2021).

3.3 Resultados

Características de la muestra

De los 401 estómagos estudiados, 149 tenían alimentos (37.2%) y 252 estaban completamente vacíos (62.8%). Así mismo, más de la mitad de los estómagos estudiados tuvieron un estado de repleción gástrica de 0 ($n = 260$, 64.8%), seguido del estado 1 ($n = 129$, 32.2%), estado 2 ($n = 7$, 1.7%), estado 4 ($n = 3$, 0.7%) y estado 3 ($n = 2$, 0.5%). También, el estado de digestión de las especies presas que conformaban su dieta ($n = 318$), estaban completamente digeridas, es decir, en estado 4 ($n = 294$, 90%), seguido del estado de digestión avanzado o estado 3 ($n = 18$, 6%); luego, en un estado de digestión 1 ($n = 5$, 3%) y finalmente por un estado 2 ($n = 1$, 1%). El número de estómagos con contenido analizados en esta investigación fue suficiente para caracterizar la dieta de *P. kamoharai*, ya que se alcanzó la asíntota en 100 tractos digestivos. De hecho, la variabilidad de las presas fue disminuyendo de forma acentuada a partir de los 36 estómagos (fig. 9).

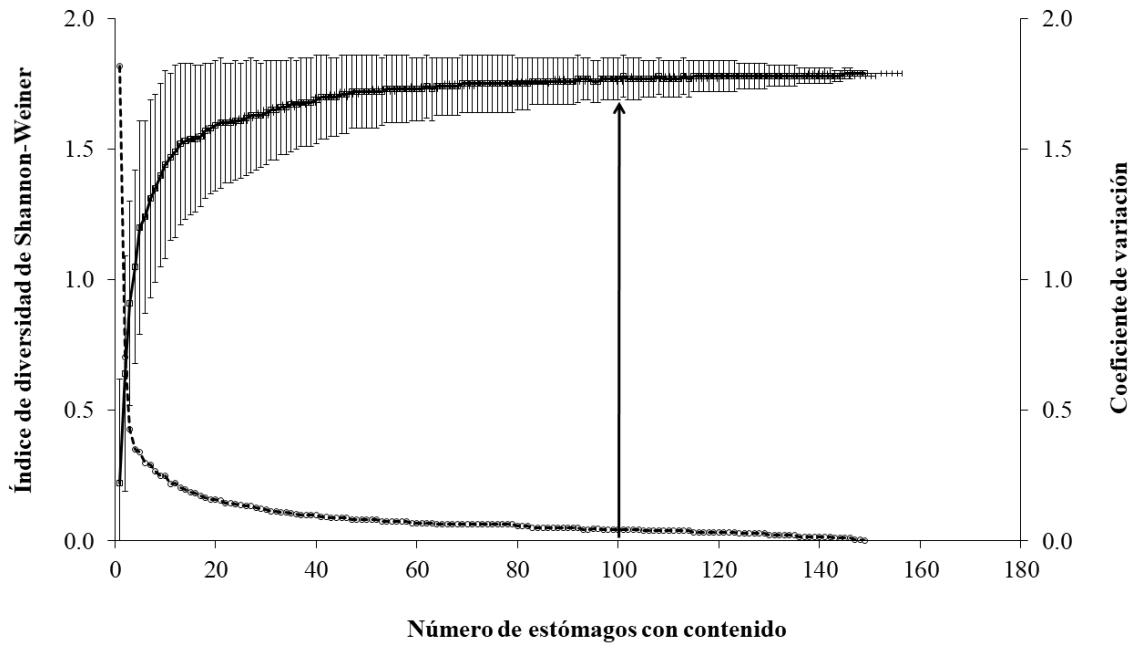


Figura 9. Curva acumulativa general de especies presas consumidas por *Pseudocarcharias kamoharai* en Santa Rosa, provincia de Santa Elena, Ecuador, océano Pacífico. La flecha indica el número de estómagos con contenido gástrico donde la curva alcanza ser asíntótica. Las barras señalan la desviación estándar de cada estómago analizado.

Composición de la dieta

Un total de 24 especies presas o componentes alimentarios fueron hallados, de los cuales 16 eran cefalópodos y 8 de peces óseos. Se contaron 318 individuos que conformaban la dieta de *P. kamoharai* con un peso de 27 549.8 g. Las especies más abundantes fueron tres: el calamar bizzo, *Histioteuthis heteropsis* (%PSIRI = 27.6); la enoploluria rómbica, *Ancistrocheirus lesueurii* (%PSIRI = 27.4) y pota cárdena, *Sthenoteuthis oualaniensis* (%PSIRI = 11.9) (tabla II).

Tabla II. Especies presas consumidas por *Pseudocarcharis kamoharai* en Santa Rosa, Ecuador, océano Pacífico, durante junio de 2012-mayo de 2013 y junio de 2017-mayo de 2018 y sus índices respectivos: porcentajes en número (%N), porcentaje en masa (%M), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO_i), porcentaje de abundancia por presa-específica (%N_i), porcentaje de masa por presa-específica (%TM_i) e índice de importancia relativa por presa-específica (%PSIRI).

Especies presas	%N	%M	%FO_i	%N_i	%TM_i	%PSIRI
Cefalópodos (Young <i>et al.</i> 2019)						
<i>Octopus mimus</i>	11.6	0.7	13.4	0.9	0.1	6.2
<i>Mastigoteuthis dentata</i>	1.3	0.1	2.7	0.5	0.0	0.7
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	54.4	0.5	69.8	0.8	0.0	27.4
<i>Histioteuthis heteropsis</i>	6.0	49.1	11.4	0.5	4.3	27.6
<i>Octopoteuthis sicula</i>	2.2	0.0	4.0	0.5	0.0	1.1
<i>Ommastrephes bartramii</i>	1.6	10.0	3.4	0.5	3.0	5.8
<i>Dosidicus gigas</i>	1.3	13.1	2.7	0.5	4.9	7.2
<i>Stenoteuthis oualaniensis</i>	2.8	20.9	5.4	0.5	3.9	11.9
<i>Onychoteuthis banksii</i>	0.9	1.2	2.0	0.5	0.6	1.1
<i>Lolliguncula diomedea</i>	0.3	0.1	0.7	0.5	0.1	0.2
Morfotipo* A	0.3	0.0	0.7	0.5	0.0	0.2
Morfotipo B	0.3	0.0	0.7	0.5	0.0	0.2
Morfotipo C	0.3	0.0	0.7	0.5	0.0	0.2
Morfotipo D	0.3	0.0	0.7	0.5	0.0	0.2
Morfotipo E	0.3	0.0	0.7	0.5	0.0	0.2
Restos de cefalópodos	8.8	1.5	13.4	0.7	0.1	5.2
Peces (Van der Laan <i>et al.</i> 2021)						
<i>Merluccius gayi peruanus</i>	0.9	0.0	0.7	1.4	0.0	0.5
<i>Auxis thazard brachydorax</i>	1.6	0.4	3.4	0.5	0.1	1.0
<i>Sarda orientalis</i>	0.3	0.0	0.7	0.5	0.0	0.2
<i>Naucrates ductor</i>	0.3	0.9	0.7	0.5	1.3	0.6
<i>Scarus ghobban</i>	0.6	0.0	1.3	0.5	0.0	0.3
Morfotipo 1	0.3	0.2	0.7	0.5	0.3	0.3
Morfotipo 2	0.3	0.4	0.7	0.5	0.7	0.4
Resto de peces	2.8	0.9	6.0	0.5	0.2	1.9
Total	100	100				100

* Morfotipo = especies de cefalópodos y peces no identificados.

Con relación a la alimentación por sexos, las hembras también tuvieron 21 especies en su dieta, distribuidas en 200 organismos con un total de 16 346,2 g. Las especies más abundantes

también fueron tres: *A. lesueurii* (%PSIRI = 28.6), *H. heteropsis* (%PSIRI = 25.0) y *S. oualaniensis* (%PSIRI = 10.8). En cambio, los machos tuvieron una dieta compuesta por 17 especies representadas en 118 especímenes con un total de 11 203.6 g. Las especies más abundantes fueron: *H. heteropsis* (%PSIRI = 31.4), *A. lesueurii* (%PSIRI = 25.5) y *S. oualaniensis* (%PSIRI = 13.4) (figura 10). No se presentaron diferencias significativas entre la composición de la dieta de *P. kamoharai* por sexos ($H = 0.07$; $p > 0.05$).

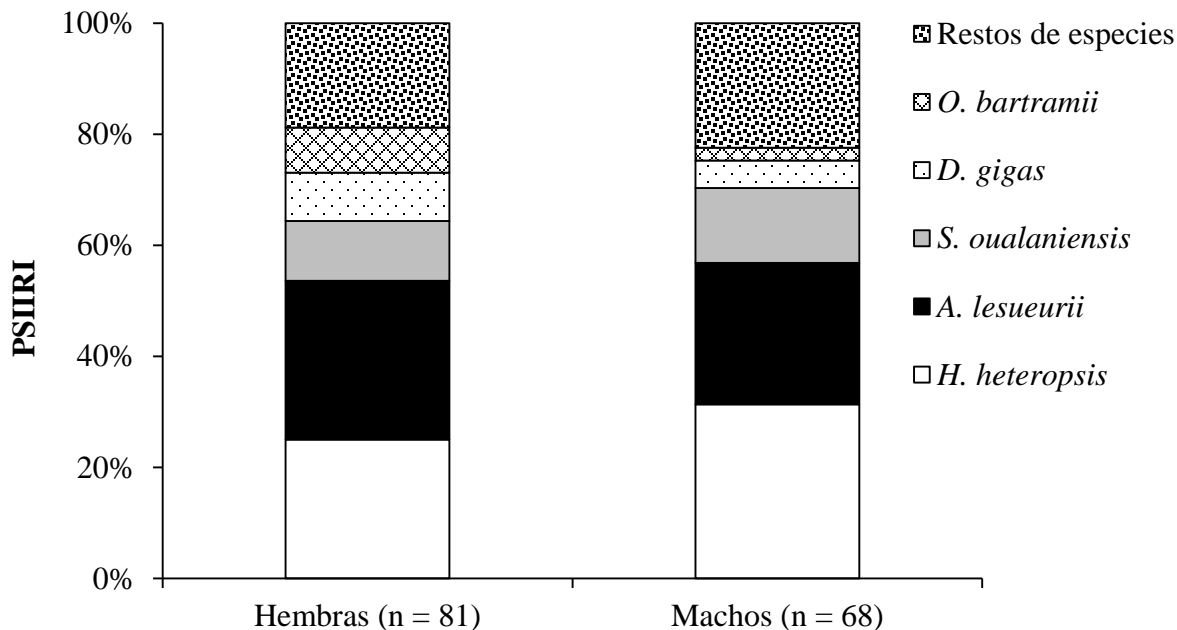


Figura 10. Valores del índice de importancia relativa por presas-específicas (%PSIRI) de *Pseudocarcharias kamoharai* para hembras y machos por cada especie principal y otras que componen su dieta en el océano Pacífico.

Por otra parte, los tiburones del periodo 2012-2013 se alimentaron de 14 especies distribuidas en 109 especímenes con un total de 14 611.8 g. Las especies más abundantes fueron cuatro: *H. heteropsis* (% PSIRI = 27.0), *A. lesueurii* (% PSIRI = 21.1), *S. oualaniensis* (%PSIRI = 20.3) y la pota saltadora, *O. bartramii* (%PSIRI = 10.3). En cambio, los tiburones del segundo periodo 2017-2018 tuvieron una dieta compuesta por 19 especies representadas en 209 organismos con un peso total de 12 938 g. Las especies más abundantes fueron tres: *A. lesueurii* (%PSIRI = 30.9), *H. heteropsis* (%PSIRI = 30.0) y el calamar gigante, *Dosidicus gigas* (%PSIRI = 14.9) (figura 11). No se observaron diferencias significativas entre la composición de la dieta de *P. kamoharai* por años ($H = 0.00$; $p > 0.05$).

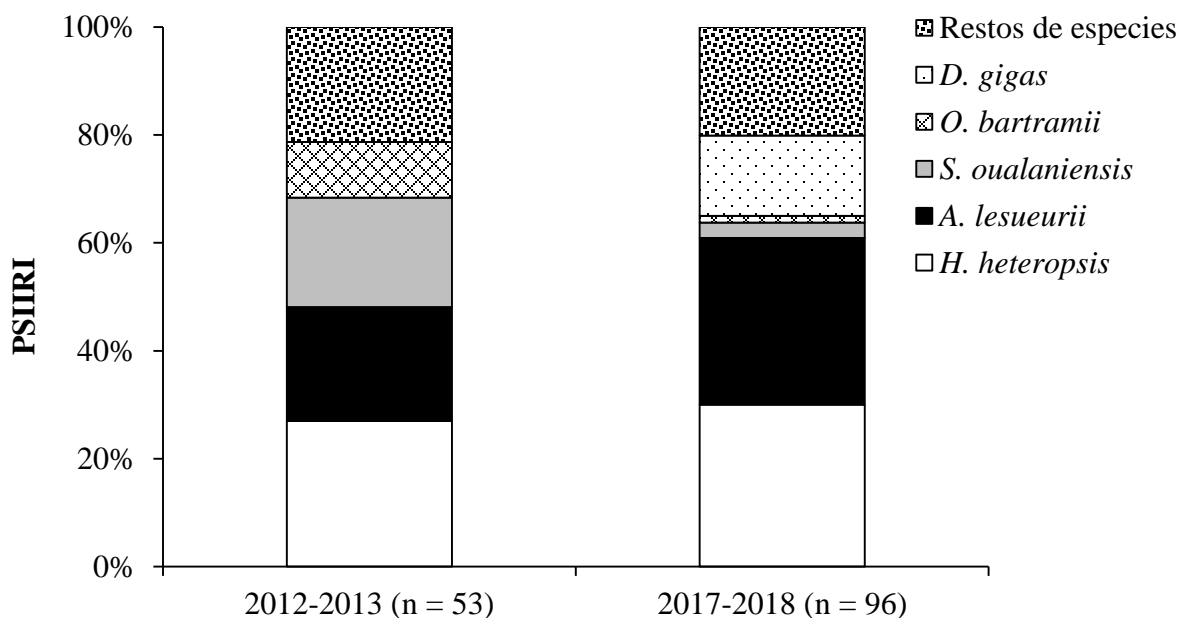


Figura 11. Valores del índice de importancia relativa por presas-específicas (%PSIRI) de *Pseudocarcharias kamoharai* para individuos del 2012-2013 y 2017-2018 para cada especie presa principal que componen sus dietas en aguas de Ecuador.

Los tiburones inmaduros presentaron una dieta compuesta por 7 especies distribuidas en 18 individuos con un total de 1864.7 g. Las especies más abundantes fueron dos: *H. heteropsis* (%PSIRI = 46.6) y *A. lesueurii* (%PSIRI = 25.0). Entre tanto, la dieta de los tiburones maduros se compuso por 21 especies representadas en 300 especímenes con un total de 25 685.1 g. Las especies más abundantes fueron tres: *A. lesueurii* (%PSIRI = 27.6), *H. heteropsis* (%PSIRI = 26.2) y *S. oualaniensis* (%PSIRI = 12.7) (fig. 12). Se registraron diferencias significativas entre la composición de la dieta de *P. kamoharai* por estadios de madurez sexual ($H = 6.12$; $p < 0.05$).

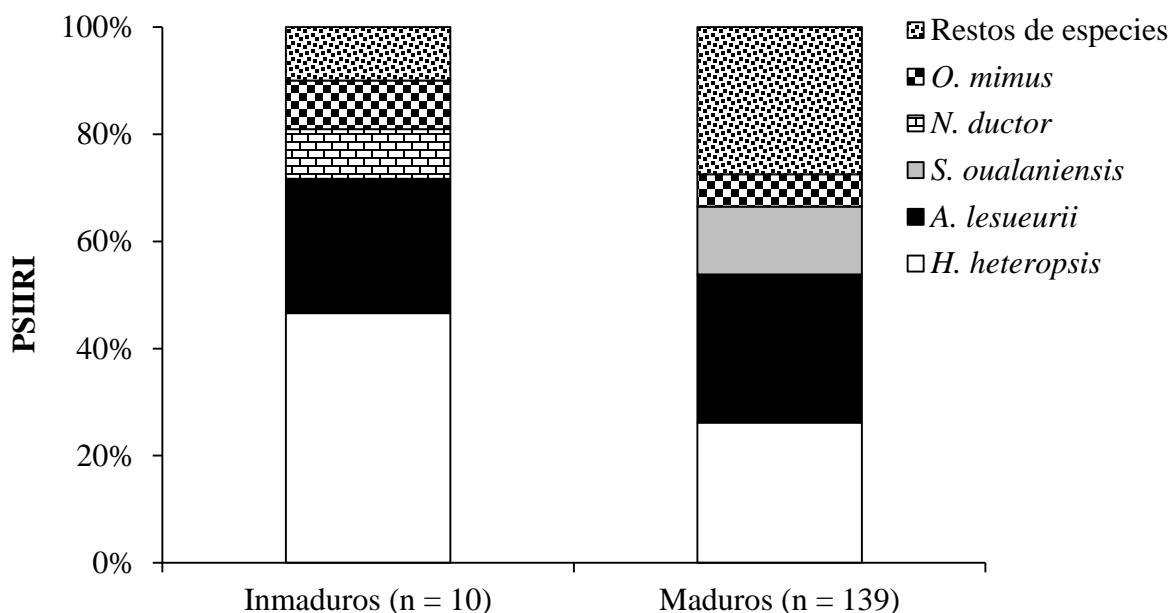


Figura 12. Valores del índice de importancia relativa por presas-específicas (%PSIRI) de *Pseudocarcharias kamoharai* para organismos inmaduros y maduros para cada especie presa principal que componen sus dietas en el océano Pacífico Suroriental.

Hábitos alimentarios

Amplitud del nicho trófico. *Pseudocarcharias kamoharai* fue un depredador especialista que tuvo preferencia por cinco especies de un total de 24 disponibles ($B_i = 0.09$). Este comportamiento fue igual en el resto de las categorías analizadas. Los machos ($B_i = 0.18$) presentaron un valor doble que al de las hembras ($B_i = 0.09$). Los tiburones del primer periodo ($B_i = 0.27$) tuvieron un valor triple que las del segundo ($B_i = 0.08$). De igual manera, los organismos inmaduros ($B_i = 0.38$) registraron un valor 3 veces mayor que los maduros ($B_i = 0.10$ para maduros).

Traslapamiento trófico. El traslape trófico fue alto tanto en hembras como en machos ($C\lambda = 0.98$), como para los años 2012-2013 y 2017-2018 ($C\lambda = 0.91$), así como para individuos inmaduros y maduros ($C\lambda = 0.95$), es decir, que sus componentes alimentarios fueron iguales, esto es, que no existió segregación sexual, temporal ni por estadios de madurez sexual para alimentarse de una zona en común donde habitan sus presas. A pesar de que si se presentaron diferencias significativas entre los tiburones inmaduros y maduros, como se detalló anteriormente, el Índice de similitud de Bray-Curtis para las especies que componen las

dietas, confirmó el traslapamiento trófico para sexos ($R = 0.03$; $p = 0.02$), años ($R = 0.08$; $p = 0.01$) y estadios de madurez ($R = 0.06$; $p = 0.29$).

Nivel trófico. El nivel trófico fue de $Tl_k = 4.37$, lo que indicó que *P. kamoharai* fue un depredador tope de tipo consumidor cuaternario o carnívoro terciario. Los niveles tróficos por sexos, años y estadios de madurez fueron similares, entre $Tl_k = 4.37$ y 4.38.

3.4 Discusión

Características de la muestra

El número de estómagos para caracterizar los hábitos alimentarios de *P. kamoharai* fue de 100 ya que a pesar de que su dieta estaba integrada por 24 especies presas, su preferencia trófica estuvo entre 4 y 5 componentes. Otros estudios realizados en la misma área oceánica sostienen que un número menor fue necesario para dicho fin, *e.g.*, para describir la dieta del tiburón zorro pelágico, *Alopias pelagicus*, fueron suficientes 74 estómagos (Calle-Morán y Galván-Magaña 2020) y 31 tractos digestivos para el tiburón martillo, *Sphyrna zygaena* (Estupiñán-Montaña *et al.* 2019). Sin embargo, para el tiburón azul, *Prionace glauca* a pesar de que se revisaron 213 estómagos no fue posible caracterizar su dieta (Loor-Andrade *et al.* 2017) ni tampoco para esta especie en aguas del Pacífico peruano (Córdova-Zavaleta *et al.* 2018), ni el chileno (López *et al.* 2010). Dentro de los factores que influyen en la caracterización de la dieta se encuentran además del número de estómagos que se revisen, el número de especies presas consumidas y sus proporciones; también, la conducta del depredador, si es especialista o generalista, así como el número de estómagos por sexos, estadios de madurez sexual, estación del año, etc.

Composición de la dieta

Este trabajo demostró que la dieta de *P. kamoharai* está compuesta mayoritariamente por los cefalópodos, los mismos que predominan sobre los peces óseos. Los calamares *A. lesueurii*, *H. heteropsis* y *S. oualaniensis*, así como el pulpo de los Changos, *Ocopus mimus* fueron las especies más abundantes en su espectro trófico. Los cefalópodos son especies muy importantes dentro de las dietas de otras especies de depredadores topes que habitan en la misma área, *e.g.* *Alopias pelagicus* presentó preferencias por *O. bartramii*, *D. gigas* y *S. oualaniensis* (Calle-Morán y Galván-Magaña 2020); *Sphyrna zygaena* que tuvo como sus principales presas a *D. gigas*, *S. oualaniensis*, *A. lesueurii* y al calamar dardo, *Loliolopsis diomedea* (Estupiñán-Montaña *et al.* 2019); *Prionace glauca*, en el que su dieta estuvo dominada por *A. lesueurii*, *H.*

dofleini y *D. gigas* (Loor-Andrade *et al.* 2017); tiburones zorros, *Alopias* spp., y marrajo dientuso, *Isurus oxyrinchus*, que consumieron mayoritariamente a *A. lesueurii*, *D. gigas* y el chipiron volantin, *Thysanoteuthis rhombus* (Rosas-Luis *et al.* 2016a). Los cefalópodos son un grupo abundante y de alta importancia ecológica dentro de los ecosistemas marinos y oceánicos del Pacífico ecuatoriano ya que son una fuente de alimentación de grandes depredadores como tiburones y peces pelágicos grandes como los de la Familia Xiphiidae e Istiophoridae (Rosas-Luis *et al.* 2016a).

Hábitos alimentarios

Pseudocarcharias kamoharai es un nadador activo oceánico y costero; epipelágico y mesopelágico, que habita desde la superficie hasta profundidades de 590 m (Ebert 2016), lo cual le permite acceder a presas de distintos ecosistemas tanto neríticos como oceánicos por lo que su espectro trófico es variado. Jereb y Roper (2010) sostienen que los calamares *A. lesueurii*, *H. heteropsis*, *S. oualaninesis*, *D. gigas* y *O. bartramii*, entre otras, son especies oceánicas, epipelágicas, mesopelágicas y algunas abisopelágicas que realizan migraciones horizontales y verticales considerables, desde la superficie hasta más de 1000 m. Durante el día se encuentran a profundidades entre 200 y 400 m como promedio y, durante la noche se encuentran desde la superficie hasta los 200 m. Los calamares son cazadores activos y veloces que se alimentan durante la noche cerca de la superficie y hasta los 70 m de profundidad donde consumen peces como sardinas, atunes, merluzas, entre otros. De acuerdo a la teoría del forrajeo óptimo es posible que *P. kamoharai* ingiera dichas especies durante la noche, aprovechando que llegan los cardúmenes de calamares a la superficie o alrededor de ésta para capturar sus presas, de ésta forma emplea menos energía en la búsqueda y persecución de éstos cefalópodos, obteniendo más energía a menor costo.

En el caso de *O. mimus*, prefiere hábitats que van desde la superficie hasta los 30 m de profundidad. Esta especie vive en arrecifes rocosos y es común en arrecifes intermareales hasta al menos 30 m, ya que ahí busca refugio en grietas y debajo de las rocas. Se alimenta de cangrejos grápsidos y moluscos bivalvos (Jereb *et al.* 2014). Este tipo de hábitat costero es aprovechado por *P. kamoharai* para alimentarse de esta especie de pulpo cuando sale a alimentarse de crustáceos y bivalvos.

El barrilete fragata, *Auxis thazard brachydorax*, la merluza del Pacífico Sur, *Merluccius gayi peruanus* y pez piloto, *Naucrates ductor*, son costeros y oceánicos, excepto ésta última especie que es netamente oceánica; además, son epipelágicos y, *M. gayi peruanus* también es mesopelágica; se distribuyen desde la superficie hasta los 500 m de profundidad (Robertson y Allen 2015) por lo que *P. kamoharai* aprovecharía los desplazamientos horizontales de los peces óseos a las zonas costeras y oceánicas para poder consumirlos. Sin embargo, hay una especie que es costera como es el pez loro barba azul, *Scarus ghobban*, que también es epipelágica, habita en arrecifes someros y áreas adyacentes con fondos de arena y piedras, se alimenta de detritus y algas bentónicas (Robertson y Allen 2015), por lo que el tiburón cocodrilo explotaría éste tipo de hábitats para alimentarse del loro barba azul, así como de *O. mimus*. Por otro lado, al ser *P. kamoharai* un depredador especialista que prefiere un número reducido de presas dentro de su espectro trófico, con base en su conducta alimentaria, se sugiere que el tiburón estaría explotando una zona común de alimentación ya que independientemente del sexo, tiempo y estadio de madurez sexual, aprovecha estas zonas donde existen una alta disponibilidad de presas, las cuales permiten una selección de aquellas especies con base en sus requerimientos energéticos.

El nivel trófico de la especie sugiere que es un depredador tope de tipo consumidor cuaternario o carnívoro terciario. Estos valores fueron similares a los del tiburón zorro común, *Alopias vulpinus* ($Tl_k = 4.20$; Cortés 1999), *Prionace glauca* ($Tl_k = 4.20$; Córdova-Zavaleta *et al.* 2018), tiburón mako, *Isurus oxyrinchus* ($Tl_k = 4.23$; Rosas-Luis *et al.* 2016b), tiburón blanco, *Carcharodon carcharias* ($Tl_k = 4.50$; Cortés 1999). Mientras que, *A. pelagicus* obtuvo valores mayores ($Tl_k = 5.00$; Calle-Morán and Galván-Magaña 2020). Todo esto concuerda con lo reportado por Cortés (1999a) que sostiene que los tiburones son un grupo de consumidores terciarios con niveles tróficos mayores a 4 y que ocupan posiciones tróficas similares a los mamíferos marinos y más altas que las aves marinas.

3.5 Conclusiones

La dieta de *Pseudocarcharias kamoharai* estuvo conformada por 24 especies presas, de los cuales 16 fueron de cefalópodos y 8 de peces óseos.

Las especies de mayor importancia fueron los calamares: *Histioteuthis heteropsis*, *Ancistrocheirus lesueurii* y *Sthenoteuthis oualaniensis*.

La alimentación por sexos y años fue similar, pero varió por estadios de madurez sexual, es decir, que hubo diferencias ontogénicas en su dieta.

Es un depredador especialista, con un nivel trófico propio de un consumidor cuaternario o carnívoro terciario.

Un traslapo trófico alto entre sexos, años y estadios de madurez sexual, fue observado.

CAPÍTULO 4. EDAD Y CRECIMIENTO

4.1 Introducción

Los estudios de edad y crecimiento son importantes porque ayudan a entender la composición de las edades, características de crecimiento, los procesos de maduración y longevidad de los peces para evaluar su estado poblacional actual y poder predecir como dichas poblaciones cambiarán en el tiempo (Ricker 1975, Cailliet *et al.* 1986a). Los biólogos pesqueros han usado los datos de la edad, longitud y peso como herramientas importantes para desarrollar modelos poblacionales basados en edades (Ricker 1975, Cortés 1997). La información precisa sobre la edad es clave para obtener estimaciones de las tasas de crecimiento, longevidad, mortalidad natural y reclutamiento los cuales son esenciales para un manejo pesquero exitoso (Holden y Raitt 1975, Goldman 2005). Así mismo, son utilizados en la estimación de la biomasa que aporta cada grupo de edad y la total de la población (Aguirre-Enríquez 2012). En cambio, el efecto de determinaciones inexactas de la edad en los estudios de dinámica de poblaciones puede dar lugar a errores graves en la evaluación de la población que provoquen sobreexplotación (Hoenig y Gruber 1990, Hoff y Musick 1990, Officer *et al.* 1996, Musick 1999, Campana 2001, Goldman 2005).

La edad y el crecimiento de los peces también son correlatos críticos con los que se puede evaluar muchos otros procesos biológicos, como la productividad, el rendimiento por recluta, disponibilidad de presas, idoneidad del hábitat y cinemática de alimentación (DeVries y Frie 1996, Campana 2001, Robinson y Motta 2002, Goldman 2005).

La capacidad de realizar determinaciones de edad basadas en el examen de partes anatómicas duras es de fundamental importancia en la investigación pesquera (Goldman 2005). Por eso, se ha documentado la presencia de bandas de crecimiento concéntricas en los centros vertebrales de la mayoría de los elasmobranquios durante más de 100 años (Ridewood 1921). Los recuentos de patrones de zonas opacas y translúcidas en vértebras, espinas dorsales, espinas caudales y arcos neurales han proporcionado el único medio de información sobre las tasas de crecimiento de estos peces, ya que carecen de las partes duras, como otolitos, escamas y huesos que se utilizan normalmente en los estudios de edad y crecimiento en peces teleósteos (Cailliet *et al.* 1986b, Cailliet 1990, Gallagher y Nolan 1999, McFarlane *et al.* 2002).

Durante las últimas décadas, se ha hecho evidente que las pesquerías de condrictios no han sido fácilmente sostenibles (Goldman 2005). Esto se pudo evidenciar ya que Holden (1974) sugirió que estos peces tenían historias de vida que los hacían vulnerables a la sobrepesca. Entre las características que citó, se encuentran las de crecimiento lento, madurez tardía, poca descendencia y períodos de gestación prolongados. Desde entonces, la presión pesquera sobre los elasmobranquios, tanto dirigida como incidental (y descartes) ha aumentado (Bonfil 1994, Casey y Myers 1998, Stevens *et al.* 2000, Baum *et al.* 2003), estimulando muchos estudios sobre varios aspectos importantes de sus historias de vida, como la edad, el crecimiento, y reproducción (Goldman 2005). En el caso específico de *P. kamohararai*, dada sus características de baja productividad biológica y su vulnerabilidad a la sobrepesca, así como el desconocimiento del estado actual de sus poblaciones y la falta un manejo pesquero, convierten a este recurso pesquero en una especie susceptible cuyas poblaciones podrían disminuir y haya riesgo de colapso para esta pesquería.

Por otro lado, los estudios realizados para la especie en edad, crecimiento y longevidad son dos: Lessa *et al.* (2015) y Kindong *et al.* (2020) para aguas del Océano Atlántico, pero no se han efectuado para el Océano Pacífico. Al ser *P. kamohararai* una especie de importancia comercial para Ecuador, son pocos los trabajos sobre su biología y ecología para esta parte del Océano Pacífico Tropical Oriental, por lo que es limitado lo que se conoce acerca del estado actual de sus poblaciones y, como su captura es frecuente ya que abastece mercados locales, existe un vacío en las investigaciones básicas que se emplean para el desarrollo de un plan de ordenamiento pesquero. Siendo así, el alcance de este estudio pretende dar un enfoque sobre la estructura etaria y el crecimiento de la especie.

Con base en lo antes citado y según lo encontrado en el capítulo anterior, el tipo de crecimiento presentado para la especie fue hipoalométrico y, de acuerdo a las investigaciones realizadas en el Océano Atlántico, de que no existían diferencias en las edades y crecimiento por sexos, las hipótesis a contrastar, para este capítulo, fueron: (1) la composición de la edad es igual en hembras y machos, (2) los parámetros de crecimiento son iguales en ambos sexos y (3) la longevidad es igual en todos los sexos. De esta manera, los objetivos específicos fueron los siguientes: (a) describir la composición de las edades, (b) obtener los parámetros de crecimiento

y, (3) estimar la longevidad de *P. kamoharai*, tanto de hembras como de machos desembarcados en Santa Rosa, Provincia de Santa Elena, Ecuador.

4.2 Materiales y métodos

Fase de campo

Se visitó el puerto pesquero de Santa Rosa por dos años no consecutivos (junio de 2012-mayo de 2013 y junio de 2017-mayo de 2018) para tomar muestras de *P. kamoharai*, producto de los desembarques de la pesca artesanal, los mismos que fueron capturados con palangre superficial, redes de enmalle superficial y de arrastre (Martínez-Ortiz y García-Domínguez 2013). Se registraron los datos biométricos, como la longitud total (LT) en cm, tanto de individuos libres como de fetos. También, se obtuvo la longitud furcal (LF) con fines comparativos para otros estudios. Las tallas de los fetos solo fueron empleadas como valores semillas en uno de los modelos de crecimiento que más adelante se detalla.

Se tomaron como referencias las metodologías descritas por Cailliet *et al.* (1986b), Cailliet y Goldman (2004), Goldman (2005), Lessa *et al.* (2015) y Kindong *et al.* (2020). Se extrajeron las vértebras cervicales del organismo debido a que éstas son más grandes y tienen las bandas de crecimiento más visibles, a diferencia de las caudales que son más pequeñas y las bandas están muy apiladas. Se recogieron 10 vértebras por cada organismo, las cuales se etiquetaron y colocaron en bolsas plásticas con hielo previo a su traslado al laboratorio donde se almacenaron en un congelador.

Fase de laboratorio

Las muestras fueron descongeladas para proceder a la limpieza y por medio de un bisturí se removieron los músculos, arcos neurales y hemales, así como el exceso de tejido para dejar solamente los centros de las vértebras. En caso de haber tejido remanente, eran colocadas por 5 minutos en agua hirviendo para dejarlas sin residuos tisulares. Luego, se dejaron secar por un lapso de 2 días (Kindong *et al.* 2020).

Con el objeto de realzar, identificar y leer las bandas de crecimiento se realizaron un conjunto de tinciones y cortes longitudinales para determinar el método más apropiado para su

identificación y posterior lectura (Cailliet y Goldman 2004, Goldman 2005, Lessa *et al.* 2015, Kindong *et al.* 2020). Siendo así, se emplearon los siguientes procesos (tabla III):

Tabla III. Técnicas empleadas para realizar las bandas de crecimiento y la lectura de edad en *P. kamoharai* en aguas del Océano Pacífico Ecuatorial Oriental.

Reactivo	Grosor de corte (mm)	Porcentaje	Adición de reactivos posterior a la tinción o al corte
Azul de metileno	---	0.1	Alcohol (70%)
Cortes longitudinales	0.3	---	---
Cortes longitudinales	0.4	---	---
Cortes longitudinales	0.5	---	---
Cortes longitudinales	0.4	---	Eosina amarillenta (50%)
Glicerina pura	---	100	---
Eosina amarillenta	---	100	Alcohol (70%)
Eosina amarillenta	---	50	Alcohol (70%)
Eosina amarillenta	---	25	Alcohol (70%)
Eosina amarillenta	---	100	Glicerina pura
Eosina amarillenta	---	50	Glicerina pura
Eosina amarillenta	---	25	Glicerina pura
Eosina amarillenta	---	5	---
Mertiolate	---	0.13	---
Nitrato de plata	---	100	---
Nitrato de plata	---	50	---
Nitrato de plata	---	25	---
Rojo de alizarina S	---	1	---
Rojo de alizarina S	---	0.1	---
Rojo de alizarina S	---	0.01	---

Previo a realizar los cortes longitudinales o sagitales se montaron 3 vértebras por organismo en la mitad de un abate lengua con resina sintética con xilol al 60% por un día para que se fijen sobre la madera, de ahí eran embebidas en resina para que se endurezcan y se las secaba por un lapso de 2 días (Lessa *et al.* 2015). Seguido, se hicieron los cortes longitudinales o sagitales con una cortadora de baja velocidad, marca Isomet modelo Buehler, provista de una cuchilla con filos de diamante. Después de obtener las láminas (de 0.3 a 0.5 mm de grosor), se montaron en portaobjetos para su observación bajo un estereoscopio, marca Olympus modelo SZ7 con cámara incorporada marca Infinity 1.

Las vértebras teñidas con reactivos que mejor permitieron la visibilización de las bandas de crecimiento fueron elegidas para su observación bajo el estereoscopio y, por medio de la luz transmitida y reflejada, se identificaron dichas bandas para digitalizar las imágenes con el programa Infinity versión 6.5.5. La visibilidad de las bandas fue clasificada con el criterio arbitrario de 1 (baja calidad de imagen), 2 (calidad de imagen media) y 3 (alta calidad de imagen). Luego, se contaron las bandas de crecimiento, suponiendo que cada par de estas representaban un año de vida transcurrido, ya que de acuerdo a Lessa *et al.* (2015), éstas se forman anualmente. Una banda de crecimiento fue definida como el conjunto de una banda translúcida (clara) y banda opaca (oscura). Se realizaron los contajes de las bandas por 3 personas, de forma individual, sin que se haya revisado su longitud, sexo, estadio de madurez sexual (Bishop *et al.* 2006), ni el mes de colecta, con el objeto de que no hubiera sesgo en cada lectura. En el caso de que no existía acuerdo entre los lectores, se realizó una revisión del centro de la vértebra en conjunto hasta llegar a un consenso, pero si no lo había la muestra se descartaba (Goldman 2005). Las fotografías fueron procesadas por medio del programa Adobe Photoshop V. 7.0.1 con el que se designaba y rotulaba cada marca banda de crecimiento perteneciente a su edad.

Para los fines de validación del estudio, se observó el tipo de borde del centro de la vértebra y se midieron las distancias desde el foco hasta cada una de las bandas de crecimiento y el borde (Skomal 1990, Natanson *et al.* 1995, Cailliet y Goldman 2004). Las imágenes digitalizadas fueron procesadas con el programa ImageJ V. 1.8.0 con el que se midieron cada una de las distancias en mm.

Fase de análisis de datos

Debido a que no se pudo utilizar las vértebras de los 408 organismos del capítulo anterior, por motivos logísticos, se analizaron un subconjunto de 328 individuos. Se realizó un histograma de frecuencia de longitudes de 5 cm para cada sexo (Holden y Raitt 1975). Así mismo, se observó la normalidad de los datos de tallas y edades con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (KS), homocedasticidad de varianzas con la prueba no paramétrica de Bonnet ya que los datos no presentaban una distribución normal. Luego, se aplicó la prueba de Mann-Whitney (W) para

constatar si existían diferencias significativas entre hembras y machos (Daniel 1991, Celis-De la Rosa y Labrada-Martagón 2014).

Para saber si la vértebra era una estructura fiable que indicaba el crecimiento del organismo, se estimó la relación entre el radio de ésta (mm) y la LT (cm) por medio de un modelo lineal ($y = b * x + a$), uno potencial ($y = a * x^b$) y otro exponencial ($y = a * e^{bx}$) (Cailliet y Goldman 2004, Goldman 2005, Lessa *et al.* 2015, Kindong *et al.* 2020). El método aplicado para el ajuste de los modelos fue el de los mínimos cuadrados y se utilizó el error aditivo. Se aplicaron 2 criterios para elegir el modelo que mejor se ajustaba a los datos: el coeficiente de determinación (R^2) y el Criterio de Información de Akaike, AIC, por sus siglas en inglés (Akaike 1973):

$$AIC = 2 (\Phi - LL_{max})$$

dónde Φ , es el número total de parámetros y LL_{max} es la máxima verosimilitud.

De acuerdo a Burnham y Anderson (2002), además del AIC, se usó el Criterio de Información de Akaike corregido (AIC_c):

$$AIC_c = AIC + \frac{2 * \Phi(\Phi + 1)}{n - \Phi - 1}$$

dónde n , es el número total de muestras; $\Phi + 1$, es el número total de parámetros más 1 por la varianza. La ecuación que obtuvo el menor valor del AIC fue elegida como el modelo que mejor se ajustó a los datos y, además se le denominó como Criterio de Información de Akaike mínimo (AIC_{min}). La diferencia de AIC (Δ_i) fue calculada para cada modelo y luego se la utilizó para clasificar los otros (AIC_i) según la ecuación:

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

Donde los modelos con los valores Δ_i que tenga entre 0.0 y 1.0 es aquel que obtuvo el mayor respaldo o soporte en los datos; de 1.1 a 2.0, tuvo un buen respaldo, mientras que, los valores desde 2.1 hasta 10.0 serán considerados como de menor soporte y, los que tengan valores mayores a 10.0 se los catalogaran como aquellos que tienen muy poco o ningún soporte. También, se calcularon los pesos de Akaike (W_i) para cada modelo con la siguiente fórmula:

$$w_i = \frac{e\left(-\frac{\Delta_i}{2}\right)}{\sum_{j=i}^{nm} e\left(-\frac{\Delta_j}{2}\right)}$$

Donde n_m , se refiere al número de modelos que se hayan empleado y j , son los modelos.

Por otro lado, el método más común empleado para la evaluación de la precisión entre las determinaciones de edades (lecturas inter-lector) ha sido el Índice del Error Porcentual Promedio (*IAPE* o *APE*, por sus siglas en inglés), dicha técnica fue propuesta por Beamish y Fournier (1981), así como el Coeficiente de Variación (*CV*) (Chang 1982):

$$I A P E = \frac{1}{N} \sum \left(\frac{1}{n} \sum \left(\frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right) \right) * 100$$

$$C V = \frac{1}{N} \sum \left(\frac{S_i}{X_j} \right) * 100$$

Donde N , es el número de tiburones con edades asignadas; n , es el número de lecturas realizadas; X_{ij} , es la i -ésima determinación de la edad del j -ésimo pez; X_j , es la edad promedio calculada para el j -ésimo organismo; S_i , es la desviación estándar del i contejo del j -ésimo individuo. Adicionalmente, se graficó el sesgo de los lectores para comparar las edades asignadas por cada uno de ellos. Esto consistió en confrontar dichas edades por medio de una línea de equivalencia para observar las posibles variaciones que se dieron (Campana *et al.* 1995).

La validación de las edades estimadas se lo hizo por medio de 2 métodos, el análisis del tipo de borde del centro de la vértebra y análisis del incremento marginal relativo (RMI o MIR, por sus siglas en inglés), estos evaluaron la periodicidad de la formación de las bandas en los márgenes de las vértebras (Parsons 1993a, Panfili *et al.* 2002, Cailliet y Goldman 2004, Goldman 2005). El análisis del borde del centro ayuda en la comparación de la opacidad y la translucidez del borde del centro a lo largo del tiempo en muchos individuos diferentes para discernir los cambios estacionales en el crecimiento. El borde central se clasificó como opaco o translúcido, y luego se comparó a través del tiempo (Kusher *et al.* 1992, Wintner y Dudley 2000, Wintner *et al.* 2002). Mientras que, el análisis del incremento marginal requiere el reconocimiento e

identificación del tipo de banda formándose o formada en el borde exterior de la vértebra. Se registró el ancho de la última banda completa o zona formada o en formación y se la dividió entre el ancho del último par de bandas completamente formado y, los valores promedios de éstas se relacionaron con los meses de captura del organismo (Skomal 1990, Natanson *et al.* 1995).

La talla media de madurez sexual en hembras ($LT_{50} = 91.6$ cm de LT) y machos ($LT_{50} = 80$ cm de LT) según Oliveira *et al.* (2010) y Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020) fue empleada para estimar la edad que posiblemente tenían los organismos que alcanzaron la madurez. Adicionalmente, el retro-cálculo de las longitudes pretéritas fue realizado con el método de Fraser-Lee (Francis 1990):

$$L_i = a + (L_c - a) \left(\frac{R_i}{R_v} \right)$$

Donde L_i = longitud pretérita correspondiente a la edad t ; a = es el intercepto de la regresión entre el radio de la vértebra (R_v) y la longitud al tiempo de la captura (L_c); R_i = es la distancia entre el foco y cada una de las banas de crecimiento (mm).

El crecimiento se efectuó por medio de 5 modelos. La aplicación de los modelos múltiples fue sugerida en vez de aplicar uno solo, ya que su uso permite la estimación de los parámetros de crecimiento menos sesgados que si sólo empleáramos uno (Cailliet *et al.* 2006). Siendo así, los modelos comparativos para estimar sus parámetros fueron los de Von Bertalanffy estándar, *MCVB* (Von Bertalanffy 1938, 1960); Von Bertalanffy con longitud de nacimiento, L_0 , fija, *MCVB2* (Cailliet 1992); Gompertz, *MCG* (Gompertz 1825, Ricker 1979); logístico (*MCL*) modificado (Ricker 1979) y Richards, *MCR* (Richards 1959, Ricker 1979):

$$\mathbf{MCVB: } L(t) = L_{\infty} * [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

$$\mathbf{MCVB2: } L(t) = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0) * e^{(-k * t)}$$

$$\mathbf{MCG: } L(t) = L_{\infty} * e^{[-L_0 * e^{(-k * t)}]}$$

$$\mathbf{MCL: } L(t) = \frac{L_{\infty} * L_0 * e^{(k * t)}}{L_{\infty} + L_0 [e^{(k * t)} - 1]}$$

$$\mathbf{MCR: } L(t) = \frac{L_{\infty}}{[1 + e^{(-k * t + b)}]^m}$$

Dónde L_t , es la longitud en función del tiempo t ; L_∞ , es la longitud asintótica teórica; k , es el coeficiente de crecimiento; t_0 , es el tiempo hipotético donde el organismo tiene una longitud igual a 0; L_0 , es la talla de nacimiento; b y m = puntos de inflexión, ambos parámetros son adimensionales y carecen de significado biológico. Cailliet *et al.* (1992) y Cailliet y Goldman (2004) recomendaron usar la L_0 en lugar de t_0 , siempre que sea posible, porque puede ser biológicamente significativo. Cailliet *et al.* (2006) sostuvieron que la t_0 nunca debe usarse para estimar parámetros significativos del ciclo de vida de los condrictios. Y en el caso de utilizarse un ajuste de 3 parámetros para el *MCVB* que incorpora t_0 , se debe verificar si el valor de L_0 calculado resultante cruza el eje Y dentro del rango de longitud observada al nacer. Además, se empleó el mismo procedimiento del *AIC*, *AIC_c*, Δ_i y W_i para la selección del modelo que mejor se ajuste al conjunto de datos. Con el objeto de determinar si existían diferencias significativas entre las curvas de crecimiento del modelo elegido por sexos, se utilizaron el análisis de curvas coincidentes de Kimura (1980) y Chen *et al.* (1992), Haddon (2011).

La longevidad o edad máxima ($t_{m\acute{a}x}$) se la calculó utilizando la ecuación de Taylor (1962):

$$t_{m\acute{a}x} = \frac{3}{k} + t_0$$

De igual manera, con fines de comparación también se usará el modelo de Fabens (1965):

$$t_{m\acute{a}x} = \frac{5 * (\ln 2)}{k}$$

Las hipótesis de investigación se contrastaron a través de la prueba de Mann-Whitney (W). El tratamiento estadístico de los datos fue hecho en Excel (2016) y Minitab v. 18.

4.3 Resultados

De los 328 individuos estudiados, 158 fueron hembras y 170 machos. Las hembras registraron longitudes entre 69 y 117 cm de LT ($\bar{x} = 102.6 \pm 8.5$); los machos tuvieron tallas entre 72.5 y 110 cm de LT ($\bar{x} = 94 \pm 7.1$). No se registró normalidad en los datos de las longitudes de hembras (KS = 0.13; $p < 0.05$) y machos (KS = 0.15; $p < 0.05$), pero si se observó homocedasticidad en los mismos ($p > 0.05$). La hembra más grande midió 7 cm más que el macho de mayor tamaño y se presentaron diferencias significativas entre las tallas de ambos sexos (W = 28 634.5; $p < 0.05$) (fig. 13).

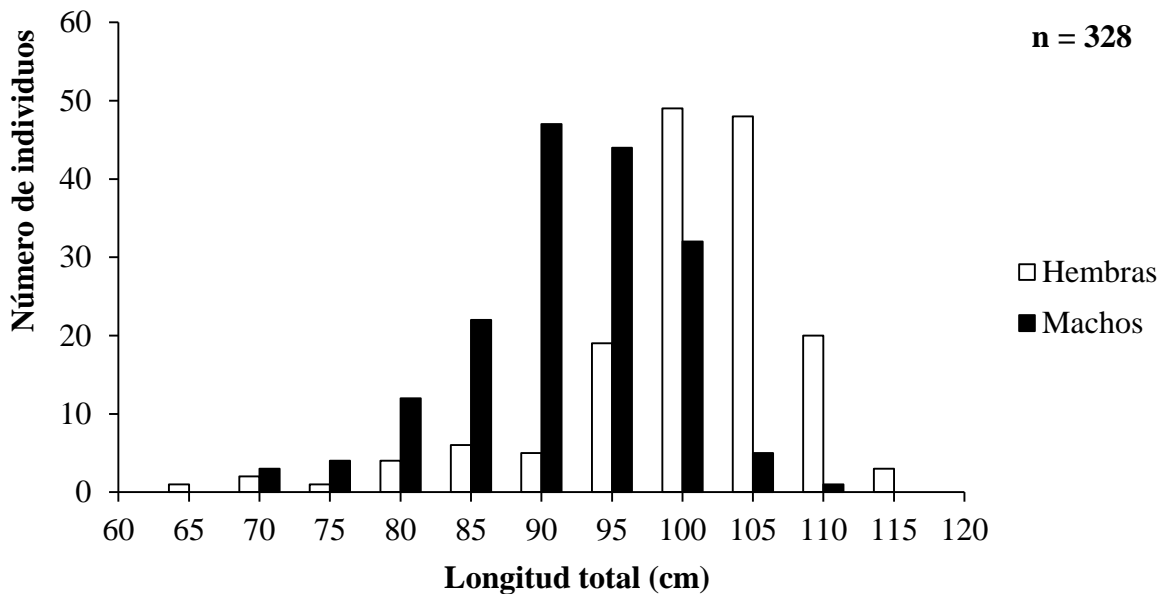


Figura 13. Distribución de frecuencias de longitudes del tiburón cocodrilo, *P. kamoharai*, por sexos en Santa Rosa, Ecuador, empleados para el estudio de la edad y el crecimiento.

Con respecto a las 20 técnicas empleadas con el fin de visibilizar las bandas de crecimiento, se constató que 2 fueron las que mejor permitieron el realce e identificación de las bandas. Entre éstas destacaron la mayoría para el rojo de alizarina S al 0.01% (n = 283; 86%) y una minoría para la eosina amarillenta al 5% (n = 45; 14%) (fig. 14). Así mismo, la calidad de las imágenes fue alrededor de la mitad para las de alta calidad (n = 156; 47.6%), seguidas de las de calidad media (n = 97; 29.6%) y baja calidad (n = 75; 22.9%).

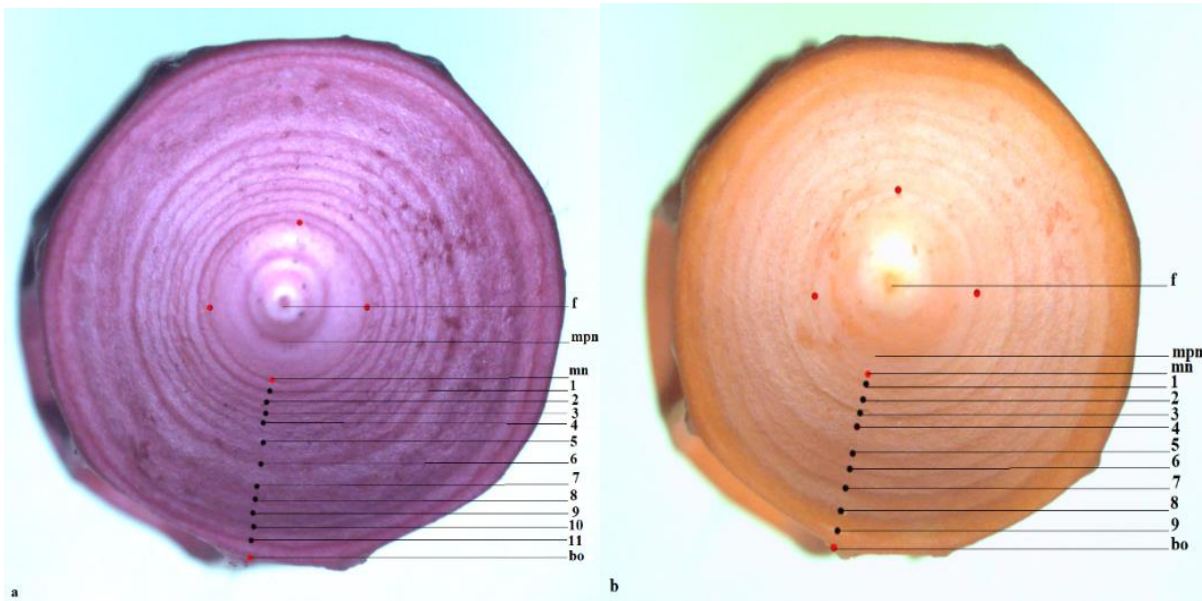


Figura 14. Vértebras de *Pseudocarcharias kamoharai* teñidas con (a) rojo de alizarina S al 0.01% de una hembra de 105.5 cm de LT de 11 años de edad y (b) con eosina amarillenta al 5% de una hembra de 86.5 cm de LT de 9 años; (f = foco, mpn = marca de pre-nacimiento, mn = marca de nacimiento, bo = borde opaco).

La relación entre el radio de la vértebra y la talla del organismo presentó un $R^2 = 0.63$, lo que sugirió a la estructura elegida (vértebra), como indicativo del crecimiento somático de la especie, justificando en un 63% el mismo y el 37% se debió a factores aleatorios, por lo que si se podría considerar como un buen elemento de apoyo para el estudio de edad y crecimiento (fig. 15). Debido a que el R^2 obtenido en la relación lineal era ligeramente menor al de la relación potencial ($R^2 = 0.65$), se recurrió al AIC, el mismo que dio como resultado que el modelo que mejor se ajustaba a los datos era el lineal, siendo el menor entre los 3 que se confrontaron ($AIC = -954.7$), un $\Delta i = 0.0$, esto es, que obtuvo el mayor respaldo o soporte en los datos y un $W_i = 99.9\%$.

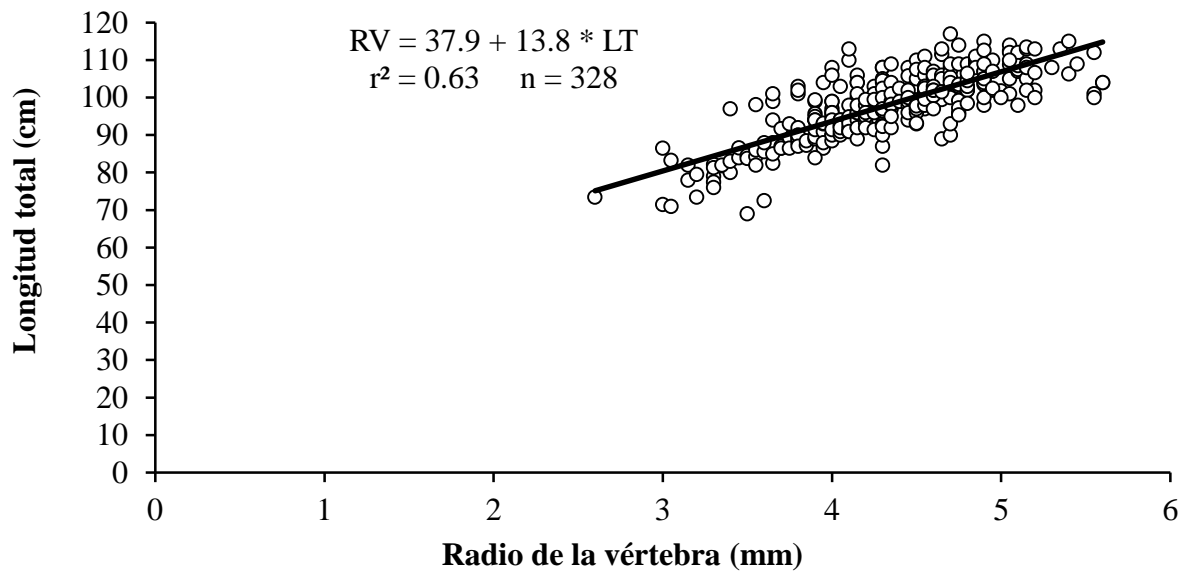


Figura 15. Relación entre el radio de la vértebra y la longitud total de *P. kamoharai* para sexos combinados en el Océano Pacífico Suroriental.

Edad

En hembras se observaron edades desde 4 hasta 14 años ($\bar{x} = 9.2 \pm 1.7$) y en machos de 4 a 12 ($\bar{x} = 8.6 \pm 1.7$), siendo las hembras mayores que los machos. Se establecieron distribuciones multimodales (3) tanto en hembras como en machos en los intervalos de 8, 9 y 10 años. Los datos de las hembras no presentaron una distribución normal ($KS = 0.17$; $p < 0.05$), pero los machos si ($KS = 0.07$; $p > 0.05$); se registró homocedasticidad en los datos de ambos sexos ($p > 0.05$) y, se evidenciaron diferencias significativas en las edades de hembras y machos ($W = 34\ 627.5$; $p < 0.05$) (fig. 16).

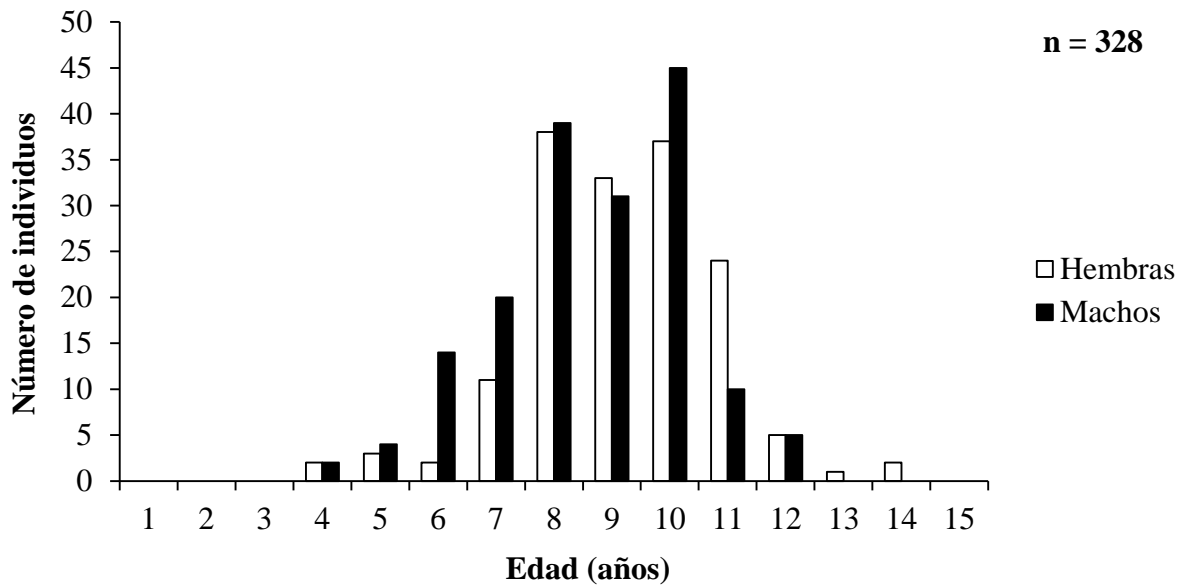


Figura 16. Distribución de frecuencias de edades del tiburón cocodrilo, *P. kamoharai* para hembras y machos.

La precisión de las lecturas entre los 3 lectores fue alta, según el IAPE = 6.2, es decir, que el desacuerdo en las edades asignadas fue del 6.2% y el 93.8% estuvieron de acuerdo, demostrando una alta reproducibilidad entre lectores. De igual manera, el CV = 8.3, esto es, una reproducibilidad del 91.7% en la precisión de las lecturas. Ambos índices demostraron una precisión alta, sin embargo, se descartaron 9 individuos por considerarse ilegibles por parte de 2 lectores. Además, el gráfico de sesgo de edades entre los lectores indicó una alta consistencia entre cada una de las asignaciones etarias (fig. 17).

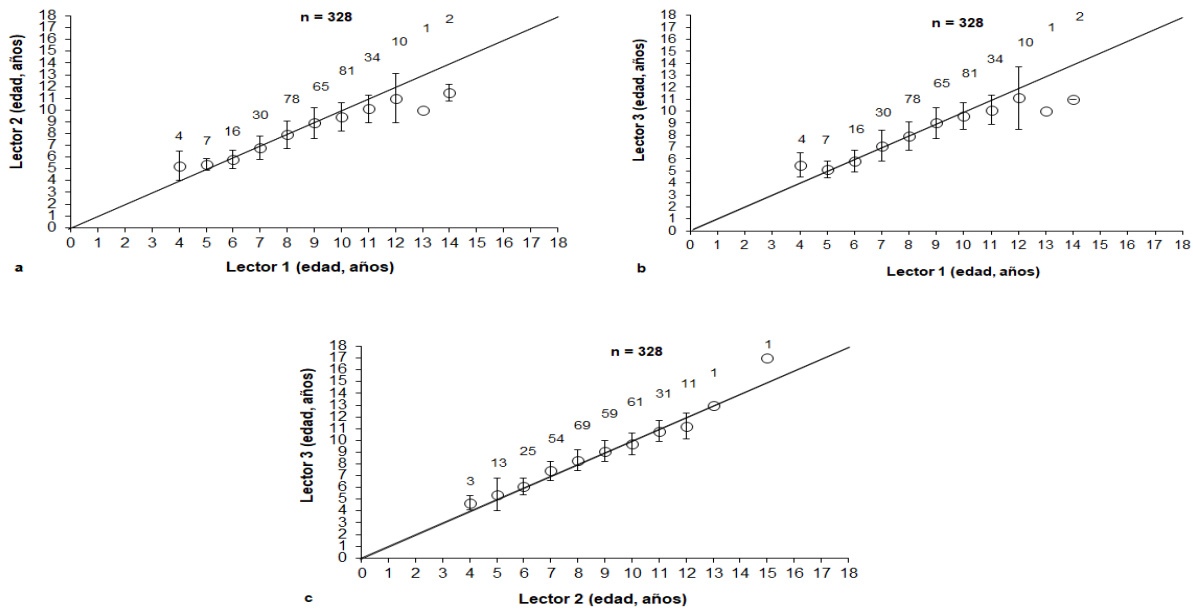


Figura 17. Diferencias de años en las asignaciones de edades por los tres lectores para *P. kamoharai*, (círculos = promedios, barras = desviación estándar y línea diagonal = línea de concordancia).

La validación de la edad realizada por medio del análisis del borde del centro, demostró que la banda translúcida se terminó de formar en abril (época lluviosa), mientras que, la banda opaca lo hizo en octubre (época seca), lo que significó que la formación de las bandas de crecimiento era de forma anual (fig. 18). A través del análisis de incremento marginal relativo se determinó que la variación mensual promedio registró valores de RMI = 0.00 a 1.04, durante abril se registró una disminución y en octubre se observaron los valores más altos (fig. 19).

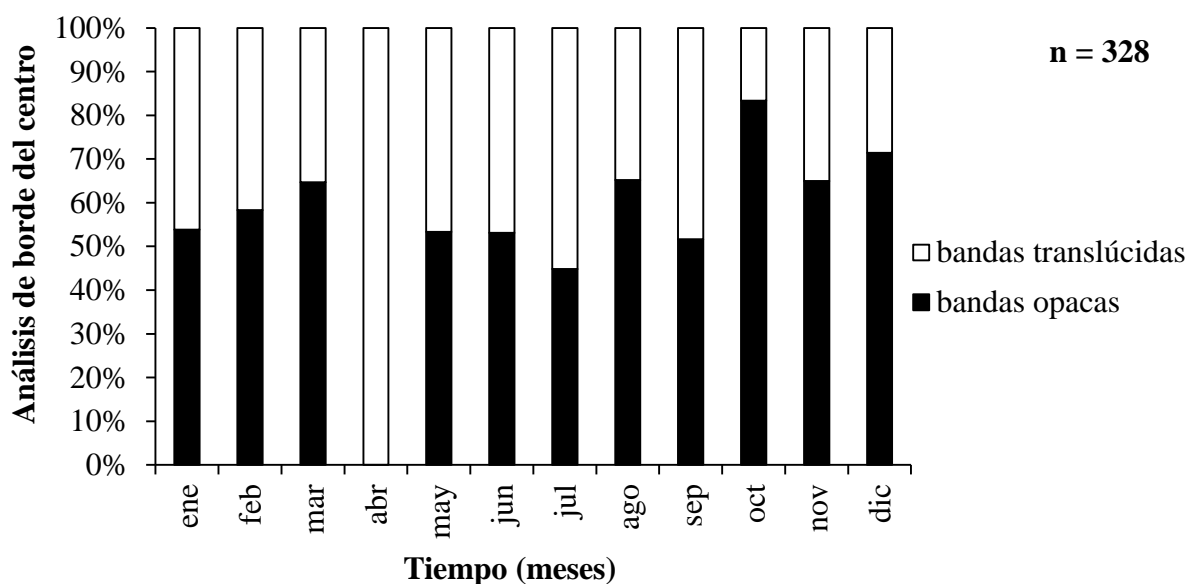


Figura 18. Porcentaje del tipo de borde del centro de las vértebras de *Pseudocarcharias kamoharai*, durante el periodo de estudio.

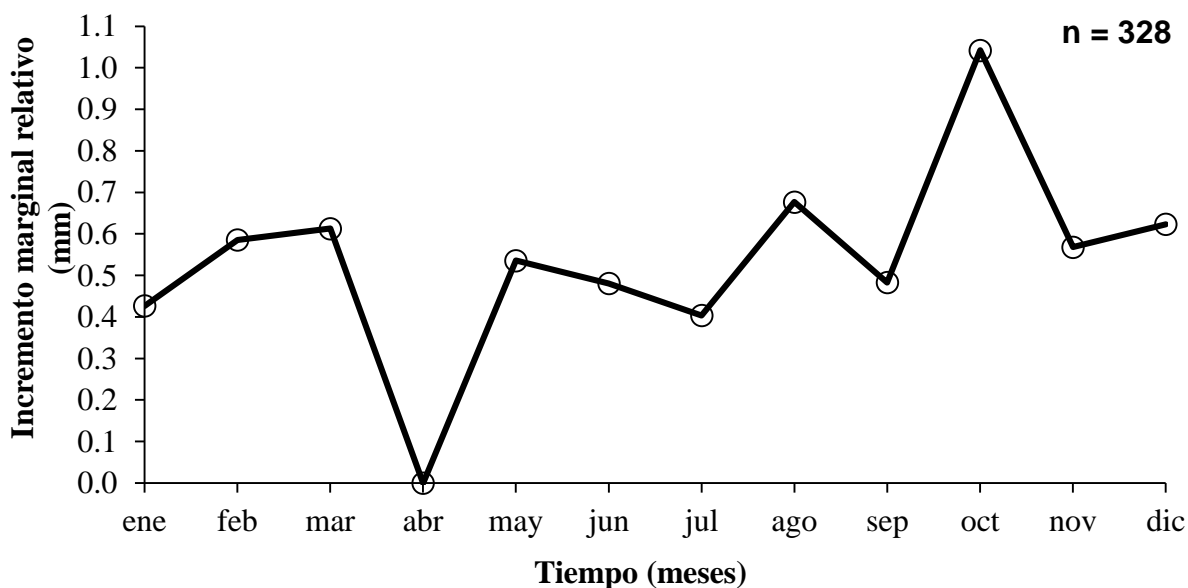


Figura 19. Variación mensual de la tasa de incremento marginal en *Pseudocarcharias kamoharai*; (círculos = media, línea = tendencia).

Las hembras maduraron a los 9 años de edad y los machos a los 7. Así mismo, el retro-cálculo estimó las tallas a edades que no fueron observadas en el estudio, desde la edad 0 hasta los 3 años y a nivel general se estimaron longitudes de 61.2 a 74 cm de LT. En hembras, se calcularon

tallas de 62.1, 66.8, 70.9 y 75.3 cm de LT a las edades de 0, 1, 2 y 3 años, respectivamente. Mientras que, para machos fueron de 60.3 a 72.7 cm de LT para esas edades (fig. 20).

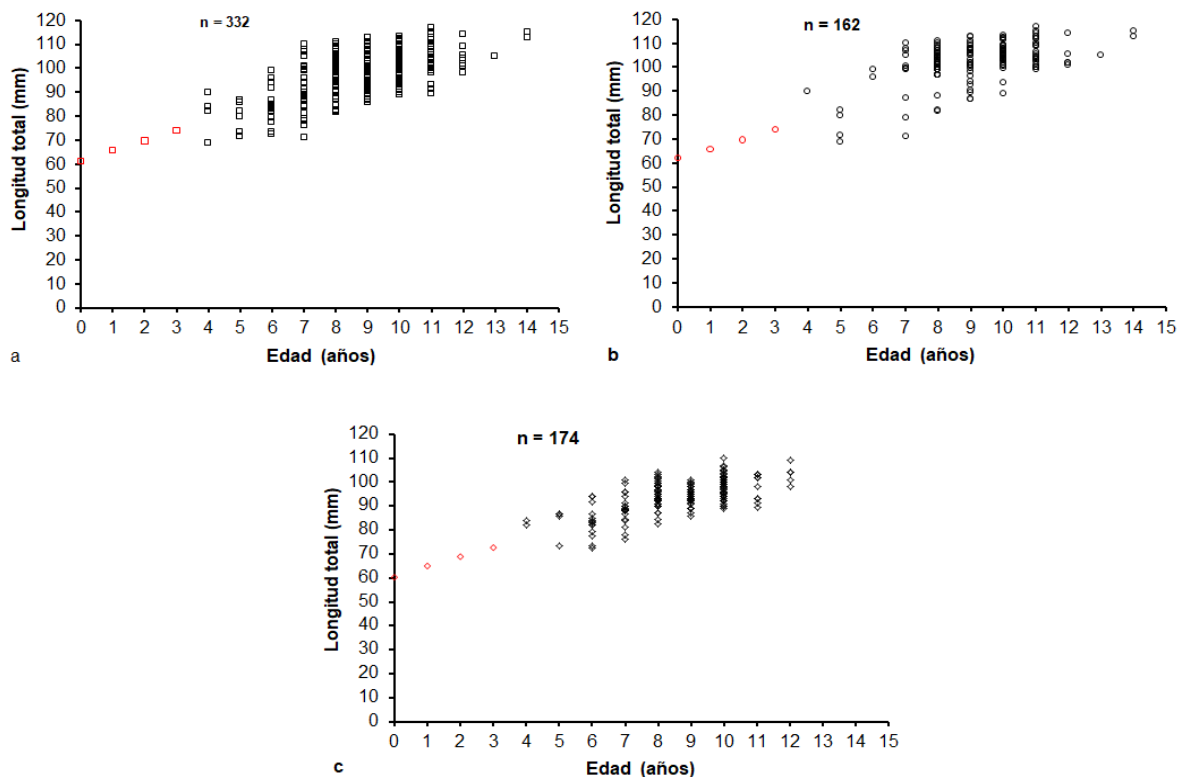


Figura 20. Curvas de crecimiento de *P. kamoharai* por (a) sexos combinados, (b) hembras y (c) machos, (marcadores en rojo = edades y tallas estimadas; marcadores en negro = edades y tallas observadas).

Crecimiento

De los 5 modelos de crecimiento empleados en la estimación de los parámetros, el que mejor se ajustó a los datos de manera general fue el de Von Bertalanffy con L_0 fija, ya que fue aquel que obtuvo el menor valor del AIC y mayor soporte en los datos (Δ_i y W_i) (tabla IV). Así mismo, los parámetros estimados fueron de $L_\infty = 116.6$ y $k = 0.16$ que demostró que la especie tiene un crecimiento lento (fig. 21).

Tabla IV. Modelación del crecimiento en *P. kamoharai* mediante las 2 funciones de Von Bertalanffy, Gompertz, Logístico y Richards.

Modelos candidatos	Modelos con parámetros	AIC _i	Δ _i	W _i (%)
MCVB	$L_t = 108.6 [1 - e^{-0.28(t - 0.00)}]$	2220.0	4	5.2
MCVB (con L ₀)	$L_t = 121.3 - (121.3 - 50) * e^{(-0.13 * t)}$	2216.2	0	34.8
Gompertz	$L_t = 112.3 * e^{[-48.9 * e^{(-0.23 * t)}]}$	2216.9	1	24.1
Logístico	$L_t = \frac{110.8 * 47.8 * e^{(0.27 * t)}}{110.8 + 47.8 [e^{(0.27 * t)} - 1]}$	2216.8	1	26.3
Richards	$L_t = \frac{111.1}{[1 + e^{(-0.26 * t + 0.0)}]^{1.24}}$	2218.8	3	9.5
AIC mín		2216.2	Suma	100

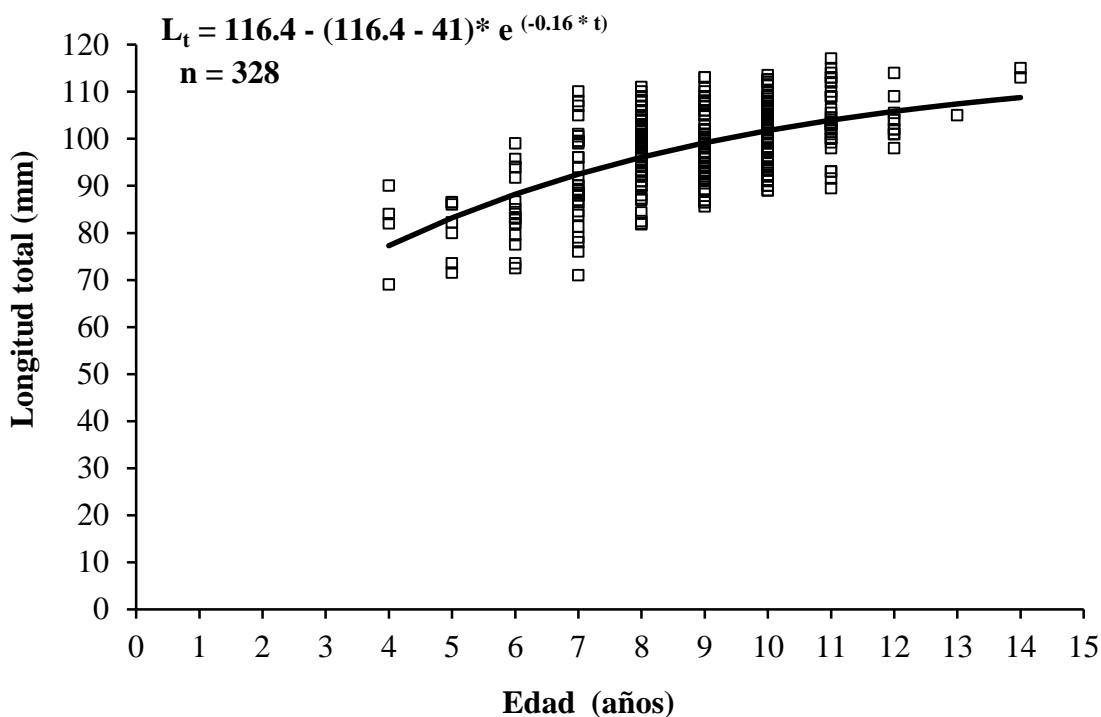


Figura 21. Curva de crecimiento del modelo de Von Bertalanffy con dos parámetros y L₀ fija para sexos combinados de *Pseudocarcharias kamoharai* en el Océano Pacífico ecuatoriano.

Debido a que se registraron diferencias significativas en las curvas de crecimiento de acuerdo al sexo, según la prueba de Kimura ($\chi^2 = 90.1$; $p < 0.05$) y la de Chen ($F = 25.4$; $p < 0.05$), se las trabajó por separado. Para las hembras se determinó que el modelo logístico fue el que mejor se ajustó a los datos (tabla V) y los parámetros obtenidos fueron $L_\infty = 109.7$, y $k = 0.40$, lo que ratificó el crecimiento lento de la especie (fig. 22). En el caso de los machos, el modelo que

tuvo el mayor respaldo de los datos fue también el de Von Bertalanffy de 2 parámetros (tabla VI) y, los parámetros calculados fueron $L_{\infty} = 111.9$ y $k = 0.15$ (fig. 23).

Tabla V. Modelos de crecimiento empleados para la obtención de los parámetros en hembras *P. kamoharai* con cinco funciones.

Modelos candidatos	Modelos con parámetros	AIC _i	Δ _i	W _i (%)
MCVB	$L_t = 111.1 [1 - e^{-0.30(t - 0.28)}]$	1062.0	1	22.4
MCVB (con L ₀)	$L_t = 118.9 - (118.9 - 50) * e^{(-0.16 * t)}$	1063.4	2	11.3
Gompertz	$L_t = 110.2 * e^{[-41.6 * e^{(-0.4135 * t)}]}$	1061.7	0	26.2
Logístico	$L_t = \frac{109.5 * 33.1 * e^{(0.41 * t)}}{109.5 + 33.1 [e^{(0.41 * t)} - 1]}$	1061.5	0	29.6
Richards	$L_t = \frac{109.7}{[1 + e^{(-0.39 * t + 0.19)}]^{1.65}}$	1063.5	2	10.4
AIC mín		1061.5	Suma	100

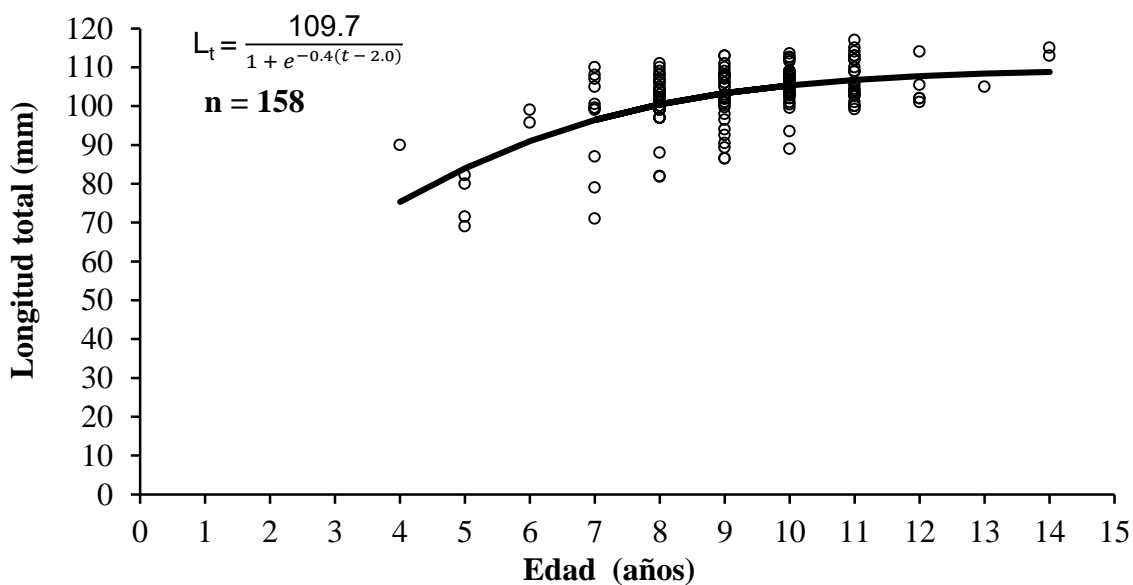


Figura 22. Curva de crecimiento del modelo logístico para hembras de *Pseudocarcharias kamoharai*, basada en las estimaciones de las edades.

Tabla VI. Modelos de crecimiento utilizados en la obtención de los parámetros para los machos de *P. kamoharai*.

Modelos candidatos	Modelos con parámetros	AIC _i	Δ _i	W _i (%)
MCVB	$L_t = 102.4 [1 - e^{-0.31(t-0.00)}]$	1064.5	8	0.9
MCVB (con L ₀)	$L_t = 112.9 - (112.9 - 50) * e^{(-0.14 * t)}$	1056.5	0	49.5
Gompertz	$L_t = 112.2 * e^{[-55.5 * e^{(-0.16 * t)}]}$	1058.3	2	20.1
Logístico	$L_t = \frac{110 * 57.3 * e^{(0.20 * t)}}{110 + 57.3 [e^{(0.20 * t)} - 1]}$	1058.1	2	21.6
Richards	$L_t = \frac{109.8}{[1 + e^{(-0.20 * t - 0.00)}]^{0.93}}$	1060.1	4	8.0
AIC mín		1056.5	Suma	100

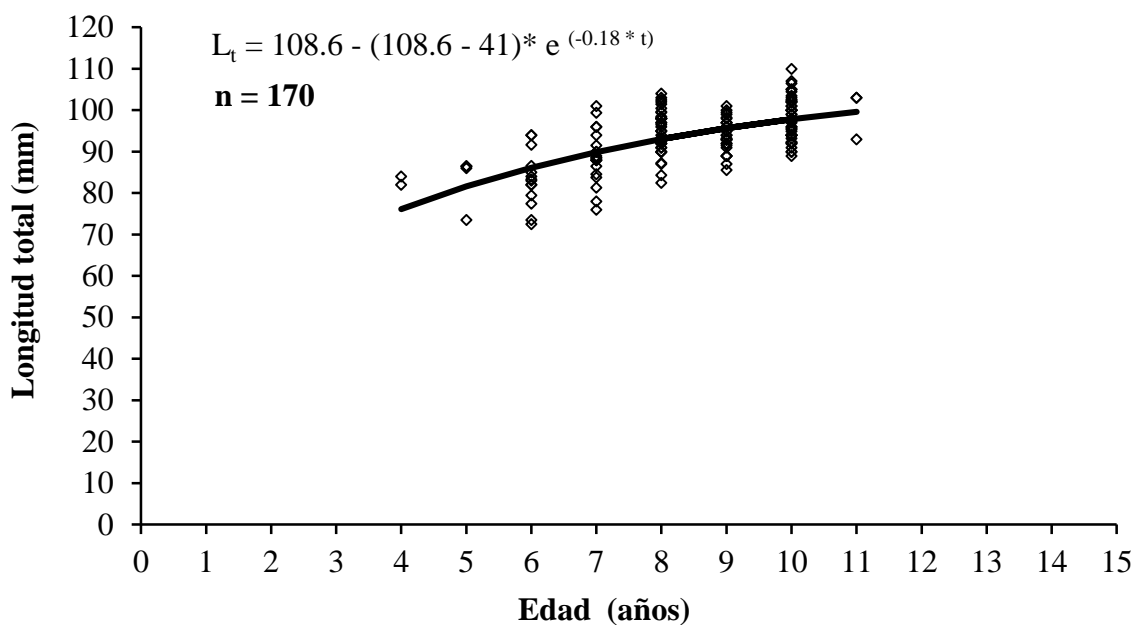


Figura 23. Curva de crecimiento del modelo de Von Bertalanffy con dos parámetros y L₀ fija para machos de *Pseudocarcharias kamoharai*.

Longevidad

La longevidad estimada para la especie fue mayor a la máxima edad observada, por lo que se estimaron 26 años para los sexos combinados, para las hembras fue de 21 y los machos de 24 años, según el método de Fabens. Éstos valores fueron mayores a los calculados para los de Taylor (tabla VII).

Tabla VII. Longevidades estimadas de acuerdo a dos modelos, Taylor (1962) y Fabens (1965), aplicados en *P. kamoharai*.

Categoría	Longevidad (t_{\max}, años, Taylor 1962)	Longevidad (t_{\max}, años, Fabens 1965)
Sexos combinados	10	26
Hembras	10	21
Machos	9	24

4.4 Discusiones

Las vértebras son las estructuras más empleadas en los estudios de edad y crecimiento debido a que en ellas se encuentran las bandas, pero no son muy fáciles de identificar, por lo que hay teñirlas o cortarlas para su posterior identificación y contaje. En el presente trabajo se realizaron un conjunto de procesos para estos fines, siendo el rojo de alizarina S y la eosina amarillenta, las que mejor permitieron sus lecturas. Lessa *et al.* (2015) utilizaron cortes longitudinales y Kindong *et al.* (2020) el rojo de alizarina S en el Océano Atlántico. Este último método demostró ser el más sencillo y eficiente, por lo que es una técnica que se podría aplicar a otros peces cartilagosos de tamaños pequeños (Kindong et al. 2020). La Marca (1966) demostró que existe afinidad de este reactivo por el calcio que formaba parte de las vértebras de *C. taurus* en el Océano Atlántico Noroccidental. Mientras que, la eosina amarillenta es un método que no se reportado antes y también debería ser considerado para su aplicación en peces cartilagosos epipelágicos y mesopelágicos debido a que dio buenos resultados para esta especie, además de ser un método de fácil uso y muy accesible.

La marca de pre-nacimiento fue observada en todas las vértebras de *P. kamoharai*. Esta marca fue también reportada para la especie por Lessa *et al.* (2015) y Kindong et al. (2020), así como en *C. taurus* (Branstetter y Musick 1994), *Isurus oxyrinchus* (Ribot-Carballal *et al.* 2005, Semba *et al.* 2009) y *C. carcharias* (Wintner y Cliff 1999). Lessa *et al.* (2015) proponen que esta marca se debe al periodo en el cual termina la alimentación con huevos no fertilizados para los fetos.

Edad

Las edades encontradas fueron de 4 a 14 años, pero no se registraron organismos de 1 a 3 años, siendo así una limitante en este trabajo, por lo que esta muestra no representó a la población de una forma adecuada. Sin embargo, se reporta por primera vez individuos de 14 años, ya que la máxima reportada había sido de 13. A nivel general, estas edades son similares a las halladas por otros autores. Lessa *et al.* (2015) hallaron especímenes de 1 a 13 años y Kindong *et al.* (2020) de 2 a 11 años, es decir, que incluyeron tiburones en estadios juveniles. La hipótesis planteada por Oliveira *et al.* (2010) con respecto a que no se encontraron organismos menores a 66 cm de LT (0 años) explica que es por la selectividad del arte de pesca haciendo que los neonatos y juveniles no sean vulnerables a la pesca.

La precisión de las lecturas estimadas por el IAPE y CV demostraron una alta reproducibilidad entre los lectores. Estos valores son ligeramente superiores a los criterios recomendados por Campana (2001) con un IAPE = 5.5% y CV = 7.6%, pero se encuentran dentro de un rango aceptable. Mientras, que el gráfico de sesgo demostró una alta consistencia en la asignación de las edades realizadas por los lectores. Por su parte, Lessa *et al.* (2015) reportó valores menores para el IAPE = 3.2% y Kindong *et al.* (2020) con un IAPE = 5.3% y CV = 6.9%; así también se evidenció una elevada consistencia en estas investigaciones por lo que las tres técnicas convergieron en ser las más adecuadas para evaluar la precisión de la edad en la especie en esta región del Pacífico.

La validación de este trabajo determinó la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento en abril y octubre, pero no se observó un 100% de las bandas opacas, sino un 83.3% en ese mes. En este sentido, Lessa *et al.* (2015) también encontraron la formación de una nueva banda de crecimiento durante los primeros 4 meses del año, sugiriendo una formación anual, lo que concuerda con lo observado en esta investigación donde la banda translúcida se formó en abril. Es importante resaltar que, en el Atlántico, estos autores consideraron que el análisis del borde del centro si permitió una evaluación adecuada para este fin, pero el análisis del incremento marginal no, ya que fue poco concluyente para dilucidar la periodicidad en la formación de las bandas. Así mismo, Lessa *et al.* (2006) mencionaron que hay factores que pueden incidir en esto, como los periodos de parto no definidos, lo que tiende a confundir el

análisis de incremento marginal ya que existen individuos de la misma cohorte que están naciendo en tiempos diferentes a lo largo del año. Todo esto concuerda con lo reportado para la especie ya que no existen periodos definidos para su nacimiento (Fujita 1981, White 2007, Oliveira *et al.* 2010, Wu *et al.* 2020).

La talla de nacimiento retro-calculada fue de 61.2 cm de LT, mayor a la registrada por Fujita (1981), White (2007), Oliveira *et al.* (2010), Lessa *et al.* (2015) y Wu *et al.* (2020) de 36 a 45.1 cm de LT. Si se considera que la talla máxima para la especie de 122 cm de LT (Oliveira *et al.* 2010), esta especie para esta región del Pacífico, nace aproximadamente con el 50% de su máxima longitud y alcanza su madurez sexual entre el 65 y 75% de ésta, se podría considerar una estrategia reproductiva que involucre pocos fetos (4) que nacen a una longitud grande, lo que les permita habituarse rápido a su entorno para la alimentación y aprovechamiento del hábitat. Sin embargo, hay que ser cautelosos con estos resultados ya que, el feto en fase final observado fue de 41 cm de LT, y el organismo más pequeño registrado fue de 50 cm de LT en el capítulo anterior, por lo que habría una diferencia de 11 cm con la longitud de nacimiento calculada.

Crecimiento

El modelo que mejor se ajustó a los datos, en términos generales, fue el Von Bertalanffy con L_0 fija incluyendo los machos y para las hembras fue el logístico. Así mismo, esta ecuación y el MCVB estándar fueron los que mejor describieron el crecimiento para la especie en el Atlántico (Lessa *et al.* 2015, Kindong *et al.* 2020). Cailliet y Goldman (2004) y, Cailliet *et al.* (2006). sostuvieron que los modelos más empleados para los condriictios fueron los de *MCVB* y Gompertz, de ahí que las implicaciones biológicas, la sencillez en la estimación de sus parámetros, así como su amplia aplicación en la dinámica poblacional y evaluación de stocks, son atributos que favorecen a estas ecuaciones. Además, el uso de la L_0 como un tercer parámetro fue propuesto por Cailliet *et al.* (1992) para reemplazar la t_0 , que es un parámetro que carece de sentido biológico, por la talla de nacimiento, con el objeto de darle un punto de referencia más acorde a la realidad a la curva de crecimiento. Cailliet y Goldman (2004), Cailliet *et al.* (2006), han recomendado ampliamente su uso por las razones citadas.

La ecuación de von Bertalanffy se basa en consideraciones bioenergéticas, por lo que el crecimiento de un organismo, en cualquier momento de su vida, es el resultado de procesos metabólicos, de ahí que la tasa de crecimiento de un animal es la diferencia entre las tasas del anabolismo y catabolismo. De esta manera, el crecimiento es el producto neto de la acumulación y destrucción de material celular. En primera instancia, existe una materia prima utilizada para la construcción de nuevos tejidos (anabolismo) y luego, se da el proceso de destrucción de material (catabolismo) por medio de la remoción de productos catabólicos, incluyendo la liberación de energía calórica (Ehrhardt 1981). Cabe resaltar que el *MCVB*, es el más utilizado para la determinación del crecimiento en poblaciones pesqueras, debido a que satisface los 2 criterios más como son que se ajusta fácilmente a los datos observados de crecimiento y puede integrarse a los modelos de evaluación de poblaciones (Everhart y Young 1981).

Uno de los parámetros de mayor importancia para la biología pesquera es el coeficiente de crecimiento (k). El k de Von Bertalanffy puede ser útil para evaluar los enfoques de gestión de la pesca ya que los peces con valores de k más bajos tienden a ser más vulnerables a la sobrepesca (Helfman *et al.* 2009). En este trabajo, el k indicó un crecimiento lento y moderado, lo cual coincide parcialmente con lo hallado en el Atlántico de $k = 0.14$ a 0.18 (Lessa *et al.* 2015, Kindong *et al.* 2020). Estos valores son propios de otras especies de tiburones Lamniformes cuyos valores fluctúan entre $k = 0.05$ y 0.40 (tabla VIII). Cailliet y Goldman (2004) reportaron valores de $k = 0.03$ a 1.34 para tiburones, desde $k = 0.02$ hasta 0.54 en rayas y entre $k = 0.05$ y 0.47 para quimeras.

El crecimiento en los peces es indeterminado, es decir, que continúa a lo largo de la vida de un individuo, aunque a un ritmo constantemente desacelerado. La relación entre la edad y el tamaño varía enormemente en los peces, ya sea comparado entre especies, poblaciones, individuos dentro de las poblaciones o individuos dentro de cohortes y grupos (Helfman *et al.* 2009). Esta diferencia puede deberse a las distintas tasas de crecimiento de las especies (Kindong *et al.* 2020). Y esto, a su vez, también se relaciona con la abundancia en la disponibilidad de alimentos y la temperatura dado a que estos 2 son factores muy importantes en la determinación de la tasa de crecimiento de los tiburones (Simpfendorfer *et al.* 2002).

Tabla VIII. Parámetros de crecimiento de algunas especies de tiburones del Orden Lamniformes (n = número; k = coeficiente de crecimiento y L_{∞} = longitud asintótica). El orden taxonómico está basado en Van der Laan et al. (2023). H = hembras, M = machos y SC = sexos combinados.

Especie	n	Sexo	k	L_{∞} (cm)	Área de estudio	Referencia
<i>Carcharias taurus</i>	96	H	0.11	295.8	Océano Atlántico	Goldman <i>et al.</i> (2006)
		M	0.16	249.5	Noroccidental, EE.UU.	
<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>	328	H	0.40	109.7	Océano Pacífico	Este estudio
		M	0.15	111.9	Suroriental	
<i>Alopias pelagicus</i>	158	H	0.12	328.1	Océano Índico Oriental,	Drew <i>et al.</i> (2015)
		M	0.20	316.9	Indonesia	
		H	0.09	389.2	Océano Pacífico	
		M	0.12	346.7	Noroccidental, Taiwán	
<i>Alopias superciliosus</i>	321	H	0.09	421.8	Océano Pacífico	Liu <i>et al.</i> (1998)
		M	0.09	402.2	Noroccidental, Taiwán	
<i>Alopias vulpinus</i>	308	H	0.09	499.3	Océano Atlántico	Gervelis y Natanson (2013)
		M	0.17	404.3	Noroccidental, EE.UU.	
<i>Carcharodon carcharias</i>	21	H	0.16	607.0	Océano Pacífico	Tanaka <i>et al.</i> (2011)
		M	0.20	455.0	Noroccidental, Japón	
<i>Isurus oxyrinchus</i>	109	SC	0.05	411	Océano Pacífico	Ribot-Carballal <i>et al.</i> (2005)
					Nororiental, México	
<i>Lamna ditropis</i>	182	H	0.17	253.7	Océano Pacífico	Goldman y Musick (2006)
		M	0.23	224.7	Nororiental, EE.UU.	
					Océano Atlántico	
<i>Lamna nasus</i>	578	SC	0.07	3255.9	Noroccidental, Canadá y EE.UU.	Natanson et al. (2002)

Longevidad

La longevidad estimada fue de 19 a 21 años, esto es, mayor a la calculada por Kindong *et al.* (2020) entre $t_{max} = 11$ y 13 años, debido a que en el presente trabajo se encontró una edad de 14 años en 2 hembras de 113 y 115 cm de LT. Existe una diferencia considerable en la estimación de este parámetro en los tiburones y se pueden encontrar longevidades de $t_{max} = 21$ años en

machos de *I. oxyrinchus* (Natanson *et al.*, 2006), 73 años en *C. carcharias* (Gervelis y Natanson 2013), 94 años en el tiburón ballena, *Rhincodon typus* (Hsu *et al.* 2013) y hasta más de 400 años en el tiburón de Groenlandia, *Somniosus microcephalus* (Nielsen *et al.* 2016). Cailliet y Goldman (2004) reportaron longevidades de $t_{max} = 4$ a 55 años para tiburones, desde 3 hasta 50 años en rayas y, entre 5 y 29 años en quimeras. Estos últimos autores señalan que existe una fuerte relación entre la longevidad y la edad de madurez.

Un punto importante a considerar en la estimación de longevidad, por medio de la determinación de la edad y el crecimiento, a partir del uso de las vértebras, es que algunos autores como Francis *et al.* (2007) discutieron los límites que tiene el uso de estas estructuras en el tiburón marrajo sardinero, *Lamna nasus*, donde señalaron la inconsistencia entre los contajes de bandas de edades conocidas y las bandas en individuos mayores, lo que afectaba la estimación de la longevidad. Además, Natanson *et al.* (2008) observaron una diferencia en los recuentos de bandas de crecimiento a lo largo de una columna vertebral individual en el tiburón peregrino, *Cetorhinus maximus*, un fenómeno que fue común en grandes tiburones y también afecta las estimaciones de este parámetro. Por lo tanto, las estimaciones de longevidad deben validarse utilizando técnicas como la bomba de radiocarbono y la captura, marcaje y re-captura (Smith *et al.* 2003, Francis *et al.* 2007, Kneebone *et al.* 2008).

Finalmente, Cailliet y Goldman (2004) resaltaron la importancia de que un mejor entendimiento de los estudios de edad y crecimiento permiten la estimación del potencial que tienen las comunidades de condriictios para crecer, especialmente como respuesta a las fuentes adicionales de mortalidad por pesca. De igual manera, el entendimiento de la edad de madurez y longevidad de estos organismos, ayudarán en la elaboración de estrategias de manejo pesquero más efectivas. Como ejemplo, se cita que aquellas especies que tienen altas tasas de crecimiento poblacional, a menudo también presentan edades de madurez bien tempranas y bajas longevidades, siendo así, pueden ser capaces de responder a la mortalidad por pesca de mejor forma que aquellas con tasas de crecimiento bajas, madurez tardía y alta longevidad.

4.5 Conclusiones

Las técnicas que ayudaron en el realce, identificación y contaje de las bandas de crecimiento en *P. kamoharai* fueron el rojo de alizarina S y la eosina amarillenta.

La composición de las edades fue similar en hembras y machos, sin embargo, se observaron diferencias por sexos.

Los parámetros de los modelos determinaron un crecimiento lento y moderado en la especie y se establecieron diferencias, que evidenciaron que las hembras crecían ligeramente más rápido que los machos, según el coeficiente de crecimiento.

La longevidad en las hembras y machos son similares, con una diferencia de un año.

CAPÍTULO 5. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

5.1 Introducción

Los estudios de biología reproductiva son importantes en la evaluación de las poblaciones, ya que requieren conocer las tasas reproductivas y de mortalidad, las mismas que son necesarias para las especies capturadas por la pesca. Dichas tasas de vida, también son útiles para los análisis de riesgo ecológico en el caso de aquellas que son aprovechadas por la pesca incidental. Todos estos parámetros biológicos y pesqueros permiten delinear la vulnerabilidad de las especies e identificar acciones para un manejo adecuado (Walker 2005).

Dentro de los cuatro componentes claves de la reproducción y que son indispensables para la evaluación de una población se encuentran los siguientes: (1) la proporción de sexos de los neonatos e individuos de vida libre; (2) fecundidad, en especial, la relación entre el número de crías y su talla maternal o edad de la progenitora; (3) ojiva de madurez, es decir, la biomasa de los organismos maduros o aquellos que se encuentran en estado reproductivo; (4) ojiva de maternidad, esto es, la proporción de hembras grávidas que contribuyen al reclutamiento anual y su relación con la talla o edad de éstas (Walker 2005). Además, hay otros factores importantes que se deben considerar para ese fin y que es el periodo de desove o parto, así como el reclutamiento, en especial la época del año en que estos eventos ocurren. De ahí que, la investigación pesquera está enfocada en estimar las tallas de reclutamiento, de primera captura y de madurez sexual (King 2007)

El entendimiento de la mayor cantidad de aspectos relacionados con la biología reproductiva de los elasmobranquios, es un factor importante en las iniciativas de manejo pesquero y conservación de la especie (Pratt y Casey 1990). Es indispensable conocer en detalle los parámetros reproductivos de las diferentes especies de condriictios, debido a que los modelos de manejo y conservación requieren de datos precisos para cada especie y no datos generalizados para aquellas relacionadas con la que sea de interés (Carrier *et al.* 2004).

Por su parte, los trabajos hechos en biología reproductiva de *P. kamoharai* son siete, de los cuales tres se llevaron a cabo en el océano Pacífico por Fujita (1981), Dai *et al.* (2012) y Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020); tres en el océano Atlántico por Oliveira *et al.* (2010), Kindong *et al.* (2020) y Wu *et al.* (2020), y uno en el océano Índico por White (2007).

Con base en estos estudios, se determinó que la especie es vivípara no placentaria y sus fetos se alimentan de ovocitos (ovofagia), hay 4 fetos por lo general, nacen entre los 36 y 49 cm de LT; alcanzan su madurez sexual a los 91 cm de LT, en el caso de las hembras y 80 cm de LT para los machos. No hay una estacionalidad definida para la copulación, gestación, ni parto ya que esta transcurre a lo largo del año, haciéndola una especie con una estrategia reproductiva de ciclo reproductivo continuo.

Con base en lo anterior, los estudios sobre la biología reproductiva en la especie están bien documentados a nivel mundial, sin embargo, las investigaciones sobre este aspecto para el Océano Pacífico Suroriental, Ecuador, son escasas. El estudio efectuado por Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020) se basó en un número limitado de muestras ($n = 59$), además, que no se revisó en detalle las características sexuales externas e internas de ambos sexos, así como tampoco se pudo estimar la talla de madurez sexual para las hembras ni se calculó la talla de nacimiento, por lo que los estudios sobre estos temas específicos de reproducción, son puntos claves para un manejo pesquero ordenado. *Pseudocarcharias kamoharai*, es una especie de la que no se conoce su estado poblacional actual, no hay registros de su desembarque y antiguamente, era descartada en las faenas de pesca debido a su poca o nula demanda en el mercado.

Además, de acuerdo a estas investigaciones, la captura estudiada estuvo compuesta en un 70% por machos maduros (Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña 2020) en el océano Pacífico; el 67% por hembras maduras y 92% por machos maduros (Oliveira *et al.* 2010) en el océano Atlántico, lo que constituye una amenaza para la productividad y estabilidad de las poblaciones que habitan allí. La hipótesis a contrastar en este capítulo era sí, la captura analizada presentaba organismos inmaduros y maduros en proporciones iguales para cada sexo.

De acuerdo a lo anterior, los objetivos de este capítulo fueron: (1) describir las características de la biología reproductiva (proporción sexual, estadios de madurez sexual, talla de madurez sexual, gestación, época y longitud de nacimiento, fecundidad) del tiburón cocodrilo, *Pseudocarcharias kamoharai*, desembarcado en Santa Rosa, Ecuador y (2) determinar la cantidad y porcentaje de organismos inmaduros y maduros que componen la captura en esta región del océano Pacífico. Dicha información será de gran relevancia para futuras evaluaciones

que permita el manejo adecuado de su pesquería.

5.2 Materiales y métodos

Fase de campo

Las muestras de *P. kamoharai* fueron tomadas en el puerto pesquero de Santa Rosa por dos años no consecutivos (junio de 2012-mayo de 2013 y junio de 2017-mayo de 2018), producto de los desembarques de la pesca artesanal, los mismos que fueron capturados con palangre superficial, redes de enmalle superficial y de arrastre (Martínez-Ortiz y García-Domínguez 2013). Se registraron los datos biométricos, como la longitud total (LT) en cm (± 0.1 cm), tanto de individuos libres como de fetos. También, se obtuvo la longitud furcal (LF) con fines comparativos para otros estudios detallados en la sección de discusiones.

La madurez sexual se examinó con base en los criterios propuestos por Clark y von Schmidt (1965), Stehmann (2002), Carrier et al. (2004), Conrath (2005) y Oliveira et al. (2010). En las hembras se observó la presencia de cicatrices de copula (marcas de cortejo) en las aletas o flancos. En el caso de los fetos, se les registró su sexo y LT. En los machos, se midió el largo del gonopterigio (LG) y su capacidad de rotación (360°), grado de calcificación y abertura del rifiodón (Natanson y Gervelis 2013). Asimismo, se observó la presencia o ausencia de semen en dicho canal. Luego, se colectó todo el sistema reproductivo, el cual fue etiquetado, colocado en bolsas plásticas con hielo y transportado al laboratorio para su congelación y posterior análisis.

Fase de laboratorio

El aparato reproductor se descongeló para ser examinado. El tamaño, forma y color de los órganos reproductores internos de ambos sexos fueron registrados. En las hembras, se observó si el ovario tenía ovocitos inmaduros (sin vitelo y de color blanco o crema) o maduros (con vitelo y color amarillo), así como la forma y el color de la glándula oviducal. También, se observó la presencia de cápsulas ovígeras y fetos en el útero. Cuando se observaron fetos, se describió su etapa de desarrollo. En los machos, se anotaron las características de los testículos, es decir, si tenían forma filiforme (organismos inmaduros) o reniforme (individuos maduros). Se registró la presencia o ausencia de semen en la vesícula seminal.

En las hembras, se midió el largo de los ovarios (LO) y su anchura (AO), ancho de la glándula oviducal (AGO); largo de los úteros (LU) y su anchura (AU). Mientras que, en machos, se midió el largo de los testículos (LTE) y su anchura (ATE), así como el largo de los conductos genitales (LCG) y el de la vesícula seminal (LVS) y su anchura (AVS) (Conrath 2005). Con base en las observaciones macroscópicas externas e internas del sistema reproductor en hembras y machos y, las mediciones de sus órganos, los individuos se clasificaron como inmaduros, en maduración y maduros. Y en el caso de las hembras, según si estaban con fetos o no, se las categorizaron como maduras grávidas y no grávidas.

Fase de análisis de datos

La proporción de sexos se estimó dividiendo el número de hembras y machos, tanto para los organismos de vida libre como para los fetos, y mediante una prueba de X^2 , se determinó si la proporción era distinta a la esperada (1:1) (Daniel 1991). De igual manera, se graficó la longitud de los individuos y las dimensiones de los órganos internos y externos, en hembras y machos, para observar el inicio de la madurez sexual y así describir el patrón de desarrollo al aproximarse a ésta (Natanson y Cailliet 1986a, Conrath 2005).

La talla de madurez sexual (L_{50}), fue definida como la longitud a la que el 50% de los individuos son sexualmente maduros en una población (Chen *et al.* 1997, Flammang *et al.* 2008), y se la calculó mediante el siguiente modelo logístico (King 2007):

$$PM = \frac{1}{1 + e^{-r(LT - L50)}}$$

dónde, PM = la proporción de individuos maduros a la longitud (LT) y r = la pendiente de la curva que describe la tasa de cambio de 0 (individuos inmaduros, incluyendo aquellos que estaban en maduración) a 1 (maduros). Este modelo logístico se ajustó a hembras y machos por separado, y se utilizó la función objetivo de la máxima verosimilitud, considerando la distribución binomial de los residuos, a través de la herramienta Solver de Microsoft Excel V. 2016. También, se estimaron los intervalos de confianza (IC 95%) de los parámetros.

Para la gestación, se observó la variación de la longitud mensual promedio de los fetos, como un indicador de su crecimiento, a través del tiempo. Se describió el desarrollo fetal, en cuanto

a su tamaño, masa total y morfología, durante todo el estudio; se clasificaron a los fetos en 3 fases de acuerdo a las características antes mencionadas: (i) *fase inicial*, (ii) *fase media*, y (iii) *fase avanzada o terminal*. Además, la longitud de nacimiento se obtuvo con el promedio entre el feto más grande y el organismo de vida libre más pequeño. También, la fecundidad fue estimada contando los fetos en el útero (Conrath 2005).

Además, la LF fue empleada para obtener la LT de *P. kamoharai* en otros estudios por medio de la siguiente ecuación:

$$LT = (1.1104 * LF) + 5.1680$$

Para los fines de comparación de los parámetros reproductivos con las otras especies de tiburones Lamniformes, las LTs fueron estimadas por medio de las fórmulas de Liu *et al.* (1999) para *A. pelagicus* con base en su longitud precaudal (LPC). En el caso de *A. vulpinus*, se utilizó el algoritmo modificado de Kohler *et al.* (1995) a partir de la LF y lo mismo para *Lamna nasus*, basada en la ecuación modificada de Natanson *et al.* (2002).

5.3 Resultados

Proporción sexual

La proporción sexual en *P. kamoharai* fue de 1H:1M y no reveló diferencias significativas con la proporción esperada, 1:1 ($\bar{\chi}^2 = 0.04$; $p > 0.05$). Así mismo, las proporciones sexuales para el primer (1.1H: 1M) y segundo año (de 0.9H: 1M) no mostraron diferencias significativas respecto a la proporción esperada ($\bar{\chi}^2 = 0.44$; $p > 0.05$ y $\bar{\chi}^2 = 0.55$; $p > 0.05$, respectivamente). De igual manera, en los fetos fue de 0.9H:1M, es decir, una hembra por cada macho, y no se encontró diferencia significativa ($\bar{\chi}^2 = 0.04$; $p > 0.05$) (tabla IX).

Con base en las proporciones sexuales mensuales, se observó que tampoco hubo diferencias significativas en las hembras de los dos años de estudio ($W = 133.00$; $p > 0.05$) ni tampoco para los machos ($W = 127.00$; $p > 0.05$), por lo que se agruparon los meses, independientemente del año. Además, desde diciembre hasta junio se observó segregación sexual, en julio no se dio la segregación, de agosto a septiembre si y, durante octubre-noviembre, no (tabla IX).

Tabla IX. Proporciones sexuales mensuales de *Pseudocarcharias kamoharai* en un año tipo en el océano Pacífico ecuatoriano, para individuos libres y fetos. Grados de libertad = 1.

Meses	Hembras	Machos	Suma	X^2	p
Enero	15	1	16	12.25	< 0.05*
Febrero	28	9	37	9.76	< 0.05*
Marzo	30	0	30	30.00	< 0.05*
Abril	0	5	5	5.00	< 0.05*
Mayo	18	5	23	7.35	< 0.05*
Junio	8	32	40	14.40	< 0.05*
Julio	21	25	46	0.35	> 0.05
Agosto	15	40	55	11.36	< 0.05*
Septiembre	13	50	63	21.73	< 0.05*
Octubre	7	15	22	2.91	> 0.05
Noviembre	28	22	50	0.72	> 0.05
Diciembre	19	2	21	13.76	< 0.05*
Total	202	206	408	0.04	> 0.05
Fetos	12	13	25	0.04	> 0.05

* diferencias significativas

Con relación a las tallas, no se registraron diferencias significativas entre las frecuencias de las hembras de los dos años de la investigación ($W = 47.00$; $p > 0.05$) ni en los machos ($W = 47.50$; $p > 0.05$). De ahí que, los individuos de tallas desde los 50 hasta 79 cm de LT, no mostraron segregación sexual y de 80 a 117 cm de LT, si lo hicieron (tabla X).

Tabla X. Proporciones sexuales de *Pseudocarcharias kamoharai* por tallas en el océano Pacífico Tropical Oriental. Grados de libertad = 1.

Intervalos de clases (cm de LT)	Hembras	Machos	n	X^2	p
50-59	1	0	1	1.00	> 0.05
60-69	2	0	2	2.00	> 0.05
70-79	3	8	11	2.27	> 0.05
80-89	10	44	54	21.41	< 0.05*
90-99	30	106	136	42.47	< 0.05*
100-109	124	47	171	34.67	< 0.05*
110-119	32	1	33	29.12	< 0.05*

* diferencias significativas

Estadios de madurez sexual

Las hembras fueron clasificadas, con base en sus características sexuales externas e internas, en cuatro categorías: inmaduras, en maduración, maduras no grávidas y maduras grávidas. Las hembras inmaduras (n = 10) tuvieron un intervalo de tallas de 50 a 102 cm de LT ($\bar{x} = 77.6; \pm 15.9$); no habían marcas de cortejos en sus cuerpos; el ancho del ovario era de 2.1 a 7.6 cm y de color rosado, con una masa de 12 g; la glándula oviducal de 0.3 a 1.4 cm de ancho; los úteros pequeños y con un ancho 0.5 a 3.1 cm. Las hembras en maduración (n = 15) con un intervalo de tallas de 79 a 107 cm de LT ($\bar{x} = 92.9; \pm 8.0$); algunas de ellas si tenían marcas de cortejo; el ancho del ovario tenía 2.9 a 9.2 cm y de color crema, con una masa de 3 a 15 g; la glándula oviducal de 0.7 a 1.8 cm de ancho; los úteros medianos y con una anchura de 0.8 a 4 cm (fig. 24).

Por su parte, las hembras maduras no grávidas (n = 170) presentaron un intervalo de 89-117 cm de LT ($\bar{x} = 104.9; \pm 5.2$), la mayoría con marcas de cortejo en sus cuerpos; el ovario tenía una anchura de 3 a 10.2 cm y de colores crema, amarillo y hasta anaranjado, con una masa de 10 a 44 g; la glándula oviducal de 0.8-2.1 cm de ancho; los úteros alargados y con un ancho de 0.9-6 cm; se observó la presencia de leche uterina o histotrofia de textura espesa y colores crema, café, rosado y rojo en 11 individuos de esta clasificación. Las hembras grávidas (n = 7) tuvieron un intervalo de tallas de 92.5 a 107.5 cm de LT ($\bar{x} = 101.1; \pm 5.1$); todas con marcas de cortejo en sus flancos; el ancho del ovario de 3.3 a 11.1 cm, de colores crema y amarillo, con una masa de 11 a 552 g; la glándula oviducal de 1 a 2.3 cm de ancho; los úteros grandes con un ancho de 7 a 10.3 cm; se constató la presencia de histotrofia espesa y color café en 4 hembras pertenecientes a esta categoría (fig. 24).

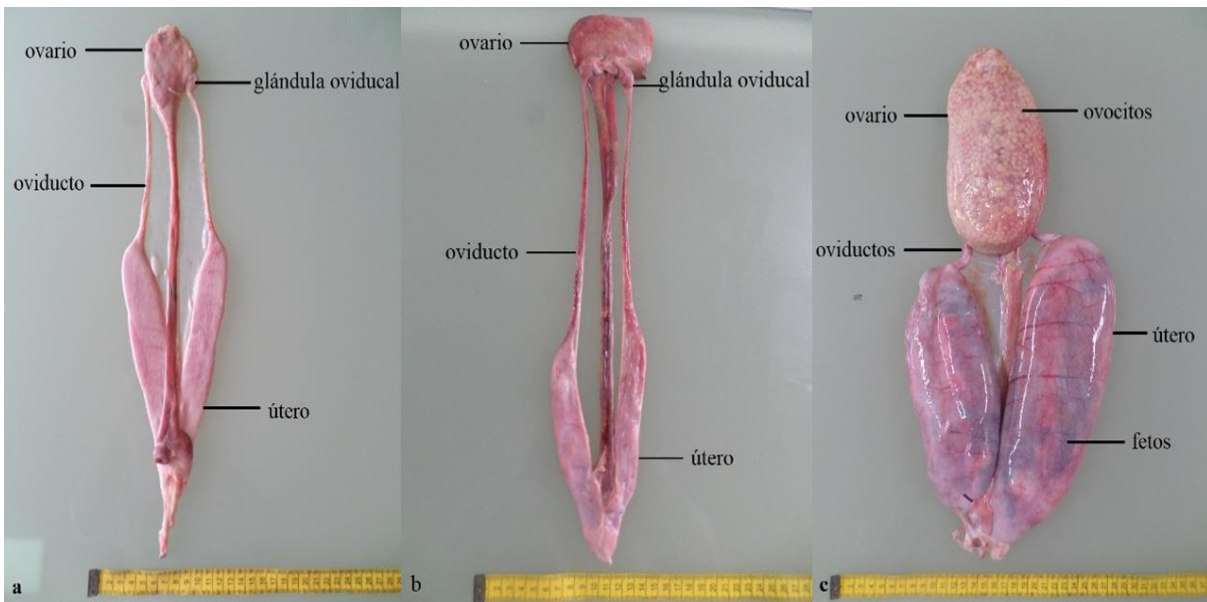


Figura 24. Sistemas reproductivos de hembras de *Pseudocarcharias kamoharai*, en diferentes estadios de madurez sexual; (a) inmaduras, (b) en maduración y (c) maduras grávidas.

Los machos fueron clasificados, con base en sus características sexuales externas e internas, en tres categorías: inmaduros, en maduración y maduros. Los machos inmaduros ($n = 7$) registraron un intervalo de tallas de 72.5 a 82 cm de LT ($\bar{x} = 77.0; \pm 3.3$); largo del gonopterigio de 4.2 a 9.2 cm, sin calcificación, rifiodón abierto y sin rotación; largo del testículo de 3.5 a 5.3 cm, forma filiforme y de color crema; vesícula seminal pequeña, de 1 cm de ancho. Los machos en maduración ($n = 25$) con un intervalo de tallas 73.5 a 93 cm de LT ($\bar{x} = 86.1; \pm 4.6$); largo del gonopterigio de 5.5 a 11 cm; con calcificación parcial, rifiodón cerrado, con rotación y semen; largo del testículo de 4 a 7.6 cm, forma ovalada, de color crema y rosado; vesícula seminal mediana, de 1.1 a 2 cm de ancho. Los machos maduros ($n = 174$) con un intervalo de tallas de 81.3 a 110 cm de LT ($\bar{x} = 95.8; \pm 5.6$); largo del gonopterigio de 6-12.5 cm; con calcificación total, rifiodón cerrado, rotación total y semen; largo del testículo de 4.5 a 14 cm, forma reniforme, de color amarillo y rojo; vesícula seminal grande, de 1.4-2.6 cm (fig. 25).

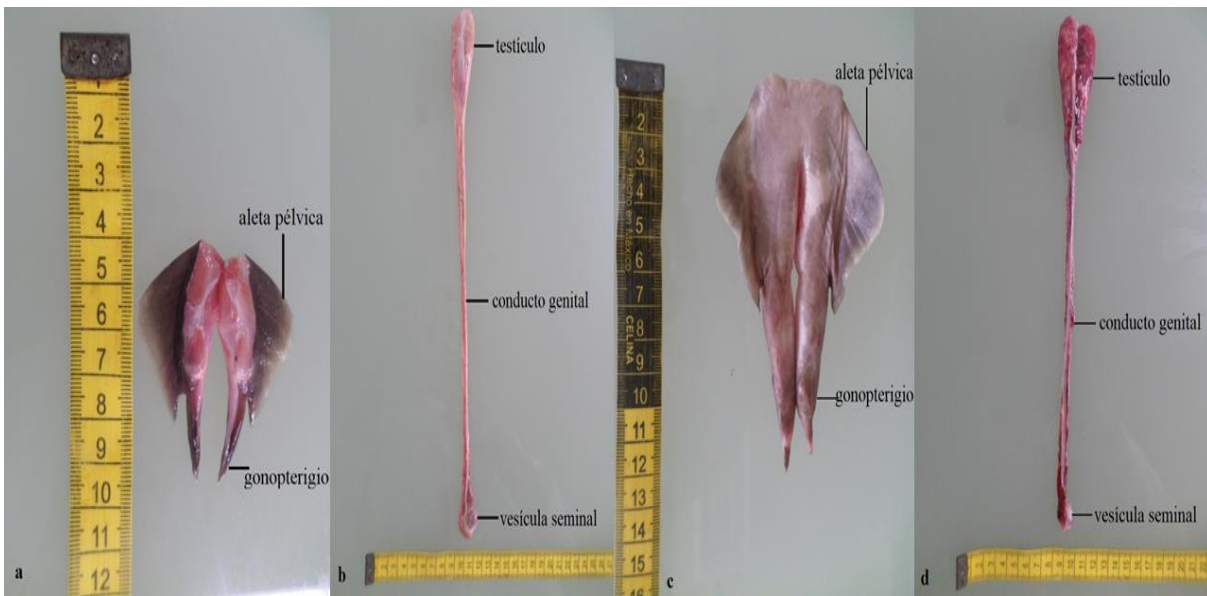


Figura 25. Sistemas reproductivos de machos de *Pseudocarcharias kamoharai*, en diferentes estadios de madurez sexual; (a-b) en maduración y (c-d) maduros.

Relación entre la talla y las dimensiones de los órganos reproductivos

El análisis de la regresión simple entre las tallas de los tiburones y sus estructuras reproductivas, indicó una baja correlación para todas las variables estudiadas, entre las que se pueden citar la longitud total y el largo del ovario ($n = 192$; $R^2 = 0.15$), LT y largo del útero ($n = 99$; $R^2 = 0.13$), entre otras, para las hembras. En el caso de los machos, también fueron bajas, *e.g.*, la LT y largo del gonopterigio ($n = 206$; $R^2 = 0.36$), LT y largo del testículo ($n = 183$; $R^2 = 0.19$).

Talla de madurez sexual

La hembra inmadura más grande midió 107 cm de TL y la hembra madura más pequeña, fue de 89 cm de LT. La talla de madurez sexual fue de $L_{50} = 91.2$ cm de TL (IC 95% = 88.8-93.5), $r = 0.3$, y de acuerdo a esta talla de madurez, 25 fueron inmaduras (incluyendo a las del estadio en maduración), es decir, un 12% de las capturas y 177 estaban maduras (grávidas y no grávidas), esto es, el 88%. Mientras que, el macho inmaduro más grande fue de 93 cm de LT y el maduro más pequeño fue de 79 cm de LT. La $L_{50} = 84.8$ cm de LT (IC 95% = 83.2-86.2), $r = 0.3$. Según esta talla estimada, los machos inmaduros (incluyendo a los del estadio en

maduración), $n = 32$, representaron el 16% de la captura analizada y los machos maduros, $n = 174$, el 84% (fig. 26).

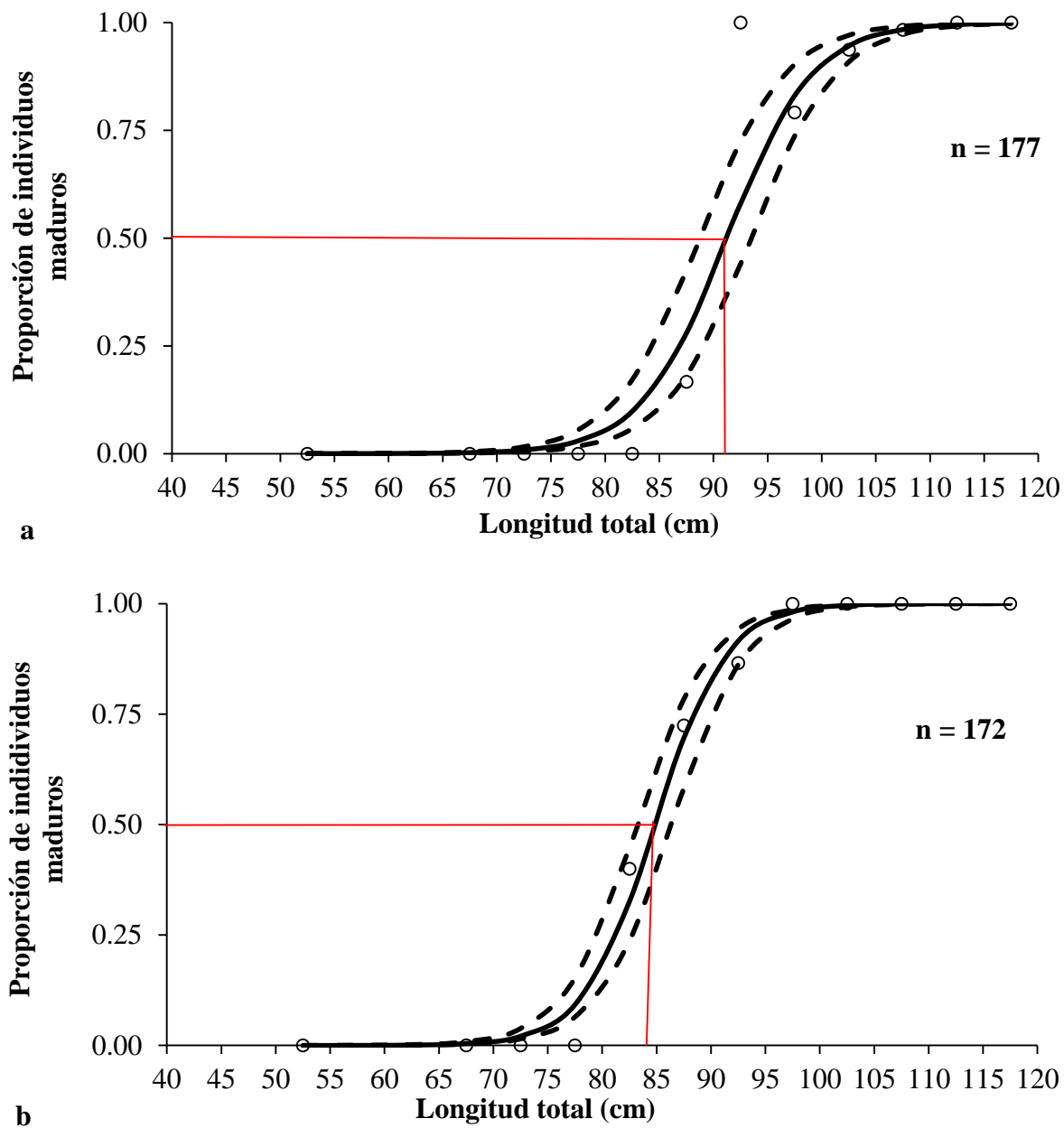


Figura 26. Talla media de madurez sexual por sexos de *Pseudocarcharias kamoharari* en el océano Pacífico ecuatoriano. (a) Hembras y (b) machos; círculos = datos observados, línea = modelo logístico y líneas punteadas = intervalos de confianza al 95%.

Gestación y época de nacimiento

Las hembras grávidas se observaron durante varios meses: febrero, mayo, junio, septiembre y noviembre, es decir, no hubo un periodo específico, sino que se presentaron a lo largo del año. Con base en lo anterior y debido a que no hubo un patrón de crecimiento marcado en los fetos ya que éste fue variable, no fue posible establecer una gestación definida para la especie y ni tampoco, una época de nacimiento (fig. 27).

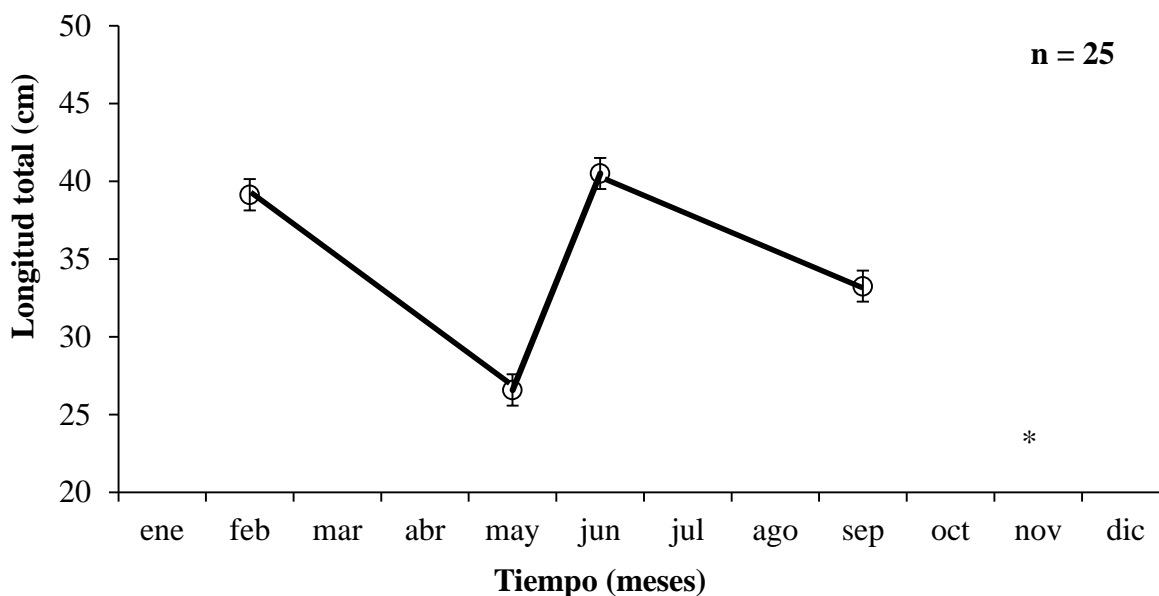


Figura 27. Variación mensual de las tallas promedio de los fetos de *Pseudocarcharias kamoharai* (círculos = promedio, barras de error = desviación estándar, * = feto macho no medido).

Desarrollo fetal, talla de nacimiento y fecundidad

Con respecto a los fetos, en total se registraron 25, con longitudes entre 26 y 41 cm de LT ($\bar{x} = 34.3; \pm 5.2$). De los 25, 12 fueron hembras con tallas de 27 a 41 cm de LT ($\bar{x} = 33.8; \pm 5.2$) y 12 eran machos, desde 26 hasta 41 cm de LT ($\bar{x} = 34.9; \pm 5.5$) y, un macho no se logró medir. No se registraron diferencias significativas entre las longitudes de los fetos por sexos ($W = 143.00; p > 0.05$).

Las características del desarrollo fetal, permitieron agruparlos sólo en dos fases: media y avanzada (terminal). Los fetos en fase media ($n = 12$) tenían tallas entre 26 y 33.7 cm de TL (\bar{x}

= 29.6; \pm 2.5); masas totales de 64 a 171 g (\bar{x} = 118.3; \pm 42.1); presentaron un color gris claro o púrpura en el dorso y blanco en el vientre; ojos prominentes; mancha blanca detrás de los ojos, entre la boca y las aberturas branquiales; aletas poco desarrolladas y flancos sin irrigación sanguínea. Mientras que, los fetos en fase avanzada (n = 12) con longitudes de 36 a 41 cm de TL (\bar{x} = 39; \pm 1.4); masas totales de 251 a 320 g (\bar{x} = 281.1; \pm 26.8); con un color gris oscuro en el dorso y blanco en el vientre; ojos bien desarrollados; dientes desarrollados, mancha blanca detrás de la boca; aletas muy desarrolladas y flancos con irrigación sanguínea (fig. 28).

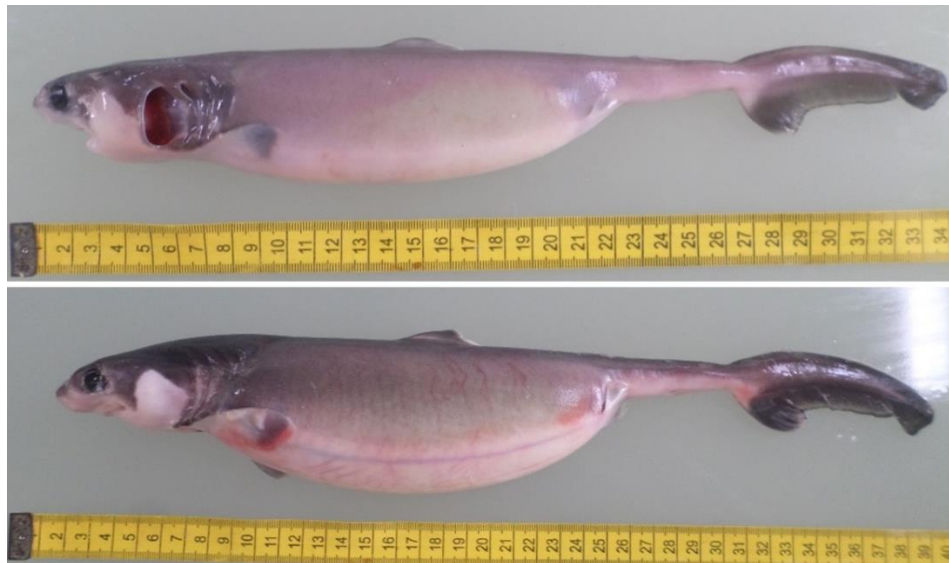


Figura 28. Fetos de *Pseudocarcharias kamoharari* en fase media de desarrollo, 33 cm de LT (arriba) y fase avanzada, 37 cm de LT (abajo).

El organismo de vida libre más pequeño registrado en esta investigación fue de 50 cm de LT en junio, mientras que, el feto más grande fue 41 cm de LT en ese mismo mes, por lo que se estimó que estos nacen a los 45.5 cm de TL. Y con respecto a la fecundidad de la especie, cada hembra contenía 4 fetos, esto es, 2 fetos en cada útero y un feto fue observado en una hembra preñada de 103 cm de LT durante noviembre. Con base en esto, se estimó una fecundidad promedio de 3.6 fetos por camada.

5.4 Discusiones

Proporción sexual

La proporción sexual de *P. kamoharai* hallada en esta investigación estuvo según lo esperado, una hembra por cada macho. Esta proporción fue distinta a lo hallado por otros autores, donde se puede constatar mayor frecuencia de hembras que de machos en las capturas, como en el caso de 1.6H:1M (Dai *et al.* 2012), 1.8H:1M (Oliveira *et al.* 2010), 2H:1M (Estupiñán-Montaña y Galván-Magaña 2020) y 2.5H:1M (White 2007). Mientras que, en otros casos la predominancia fue para los machos: 1H:2.7M (Fujita 1981), 1H:2.8M (Wu *et al.* 2020) y 1H:1.9M (Kindong *et al.* 2020). Dado que dichas proporciones fueron desequilibradas, esto indicaría una segregación sexual, lo cual podría ser por el sesgo producto de la pesca, ya sea por el área de captura de los organismos o por el arte de pesca empleado para la extracción de los tiburones (Oliveira *et al.* 2010). Además, Dai *et al.* (2012) sostienen que estas proporciones sexuales diferentes en las capturas, incrementaría el riesgo de la población a una sobreexplotación de la especie, ya que el esfuerzo pesquero estaría recayendo sobre un solo sexo.

Con relación a las tallas encontradas para *P. kamoharai*, donde se evidenció que a partir de los 80 cm de LT si mostraron segregación sexual, esto concuerda con las tallas de madurez sexual establecidas para las hembras de 91 cm de LT y de 80 cm de LT para los machos por Oliveira *et al.* (2010) en el océano Atlántico y, Estupiñán-Montaña y Galván-Magaña (2020) en el océano Pacífico. Este patrón también fue observado en *Isurus oxyrinchus* en el sur del océano Pacífico tanto por sexos, tallas y estaciones del año (Mucientes *et al.* 2009) y tiburón azul, *Prionace glauca*, en el Pacífico Nororiental, EE.UU. (Maxwell *et al.* 2019).

La segregación sexual es un comportamiento generalizado en el reino animal y puede darse dentro de una especie debido a las diferencias sexuales en tamaño corporal, actividad, comportamiento, requisitos nutricionales y/o selección de hábitat, entre otros factores (Wearmouth y Sims 2008). La segregación de hábitat por sexo parece ser común entre tiburones (Klimley 1987, Wearmouth y Sims 2008), donde las hembras y machos adultos de una especie usan diferentes hábitats ya sea dentro de la misma o en diferentes áreas (Sims 2005). Los

hábitats pueden ser seleccionados diferencialmente por sexos, ya sea por razones sociales, térmicas o relacionadas con el forrajeo (Wearmouth y Sims 2008).

Estadios de madurez sexual

Los estadios de madurez sexual en hembras de *P. kamoharai* fueron clasificados en inmaduros, en maduración, hembras grávidas y no grávidas. Existen algunas escalas de madurez sexual que se emplean para categorizar a la especie en mención, así como la de White (2007), que las agrupó con base en la presencia de fetos y su estado de desarrollo en 3 categorías: inmaduras, maduras no preñadas y maduras preñadas. En cambio, Oliveira *et al.* (2010) emplearon como criterios tanto los tamaños de los ovarios, de la glándula oviducal y del útero, así como la presencia y el desarrollo fetal, por lo que se valieron de seis categorías: juveniles, embarazo temprano I, embarazo temprano II, embarazo intermedio, embarazo tardío y en reposo. Por su parte, Wu *et al.* (2020) las clasificaron de acuerdo a los criterios del número de ovocitos en el ovario, huevos fecundados y presencia de fetos en el útero en 4 categorías: inmaduras y en maduración, maduras en fase de ovulación, maduras con fetos no pigmentados, maduras con fetos pigmentados. Entonces, la escala de madurez sexual más completa fue dada por Oliveira *et al.* (2010), sin embargo, para fines prácticos de una clasificación con un menor número de categorías, podría ser considerada la de White (2007). A pesar del detalle de cada uno de los estadios de la madurez sexual que se reportaron, es importante que las escalas presentadas en este trabajo y por los diferentes autores, sean validadas a través de análisis histológicos.

Uno de los detalles más destacables hallados en las hembras grávidas y no grávidas, es la presencia de la histotofia y trofonemata en el útero. Esta leche uterina no había sido detallada en estudios anteriores ni para el océano Pacífico ni el Atlántico para *P. kamoharai*, por lo que representa un aporte de los nutrientes de la progenitora a sus fetos, no sólo del saco vitelino, sino que también de las cápsulas ovígeras y además la histotrofia, para asegurar el éxito del desarrollo de los fetos. La histotrofia y trofonemata ya ha sido observada en otras especies de tiburones como *Carcharias taurus*, *Alopias superciliosus* y *Carcharodon carcharias* (Gilmore 1993, Chen *et al.* 1997, Snelson *et al.* 2008, Sato *et al.* 2016). En el caso de las rayas, este tipo de alimentación en el desarrollo embrionario se da para las del orden Myliobatiformes, como la mantarraya del Atlántico, *Hypanus sabinus*, raya látigo violeta, *Pteroplatytrygon violácea*,

mantarraya lobulada, *Urolophus lobatus*, entre otras especies (Snelson *et al.* 1988, White *et al.* 2001, Veras *et al.* 2001). La histotrofia es una secreción uterina (leche uterina) rica en proteínas y lípidos que ayuda al crecimiento y desarrollo de los fetos, una vez que ya se han acabado las reservas del saco vitelino y las cápsulas ovígeras, de ahí que también, la transferencia de nutrientes es mucho más eficiente por esta vía (Wourms 1981).

Por su parte, los machos de *P. kamoharai*, en la presente investigación, fueron clasificados en tres categorías: inmaduros, en maduración y maduros. Éstas son similares a las escalas empleadas por White (2007), Oliveira *et al.* (2010) y Wu *et al.* (2020), es decir, con base en los criterios del tamaño de los gonopterigios y su calcificación. Oliveira *et al.* (2010) los clasificaron en tres grupos: juveniles, en maduración y adultos. Mientras que, White *et al.* (2007), los agruparon en tres categorías: neonatos, juveniles y adultos. En cambio, Wu *et al.* (2020) sólo los categorizó en dos: inmaduros y maduros. Sí bien, los tres trabajos presentaron una escala de 2 o 3 categorías, las mismas que son similares en sus características para evaluar la madurez sexual, la de Oliveira *et al.* (2010) registró mayor detalle sobre las dimensiones del gonopterigio tanto externo como interno. De igual manera, se necesita una validación para todas estas escalas citadas, por medio de la histología de los órganos reproductivos.

Relación entre la talla y las dimensiones de los órganos reproductivos

El análisis de la regresión indicó que no hubo una correlación entre la talla del tiburón y sus órganos reproductivos. Sin embargo, *P. kamoharai*, sí mostró una correlación entre la LT y la masa del ovario, LT y masa de la glándula oviducal, LT y ancho del útero para las hembras. En el caso de los machos, la correlación se observó para la LT y el largo del gonopterigio, así como también para la LT y la masa de los testículos (Oliveira *et al.* 2010). Lo que indicó que el cambio abrupto en el incremento de dicha relación, sugiere el inicio del periodo reproductivo. Conrath (2005) sugiere que los dos métodos para evaluar la madurez sexual en peces cartilagosos son, primero, a través de la relación entre la longitud del cuerpo y las dimensiones de sus estructuras reproductivas. La segunda forma es, por medio de la cuantificación de la proporción de peces maduros en cada intervalo de tamaño predefinido.

Talla de madurez sexual

La talla de madurez sexual de *P. kamoharai* fue estimada en 91.2 cm de LT para las hembras. Esta talla se encuentra dentro de lo hallado por otros autores, quienes sostienen que las hembras alcanzan su madurez entre 87 y 99 cm de LT. Siendo así, las capturas analizadas en el océano Atlántico estuvieron compuestas por el 67% de hembras maduras (Oliveira *et al.* 2010, Wu *et al.* 2020). Mientras que, en los machos, se calculó que la madurez era obtenida a los 84.8 cm de LT, lo cual concuerda con otros estudios, en los que se estima que estaba entre 76 y 92 cm de LT. Con base en lo anterior, en las capturas estudiadas en esos lugares, se observó que de 70 a 92%, los machos eran maduros (Oliveira *et al.* 2010, Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña 2020, Wu *et al.* 2020). Además, debido a que hubo una proporción elevada de hembras maduras, incluido grávidas, y machos maduros en la pesca del Océano Atlántico, sugiere una necesidad de precaución por parte de las pesquerías de palangre ya que, podrían afectar la biomasa reproductora de la población y su reclutamiento (Dai *et al.* 2012). Lo mismo se sugiere para el océano Pacífico, con base en lo hallado en este trabajo, así como por Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020).

La talla máxima registrada para *P. kamoharai*, en esta investigación, fue de 117 cm de LT para las hembras, de ahí que, basados en esa longitud, se alcanzaría la talla de madurez sexual al 78% y para los machos fue de 110 cm de LT, es decir, al 77% con base en esa referencia. Si se considera la talla máxima registrada para el océano Atlántico por Oliveira *et al.* (2010), donde las hembras tuvieron una talla máxima de 122 cm de LT, éstas alcanzarían su madurez sexual al 75% y para los machos que era de 109 cm de LT, éstos obtendrían su madurez al 78%. Con respecto a la edad estimada en el capítulo anterior, las hembras alcanzarían su madurez sexual de 8 a 9 años y, los machos lo harían entre los 6 y 8 años. Esto es distinto a lo estimado para la talla de madurez calculada según Lessa *et al.* (2015) y Kindong *et al.* (2020), quienes estiman que las hembras obtendrían su madurez a los 5 años y de 3 a 4 años para los machos.

Es importante destacar que, dentro de las 16 especies de tiburones del orden Lamniformes (Van der Laan *et al.* 2023), hay especies que alcanzan su madurez sexual a altos porcentajes de su talla máxima conocida, *e.g.* *C. carcharias*, cuyas hembras maduran a los 450-500 cm de LT, es decir, el 75-83% de su longitud máxima, y los machos a los 360-380 cm de LT, esto es, entre

un 90 y 95%. Mientras que, otras especies obtienen su madurez a porcentajes más bajos como el tiburón marrajo carite, *Isurus paucus*, que madura a los 300 cm de LT (70% de su talla máxima registrada) y los machos a los 229 cm de LT (54%) (tabla X). De ahí que, el esfuerzo de cada especie para poder crecer y estar apta para su maduración y reproducción, varía.

Gestación y época de nacimiento

El periodo reproductivo no presentó una estacionalidad marcada y se extendió a lo largo del tiempo de estudio. Esto es similar a lo reportado en otros trabajos en los océanos Pacífico, Atlántico e Índico, basados en la frecuencia de ocurrencia de los diferentes estadios de madurez sexual, distintos tamaños de los fetos en estado terminal y neonatos encontrados en varios meses del año, es decir, no hubo un patrón temporal claro para su reproducción (Fujita 1981, White 2007, Oliveira *et al.* 2010, Wu *et al.* 2020). Esta especie podría tener de 12 a 15 meses o más de gestación y que, basados en su estrategia reproductiva, no se aparearían ni quedarían embarazadas cada año, sino que probablemente se saltarían años (Gilmore *et al.* 2005). Adicionalmente, se estableció que las hembras podrían necesitar una fase de descanso relativamente prolongada para acumular suficientes energías para volver a someterse a otro ciclo reproductivo (Oliveira *et al.* 2010).

Además, las gónadas de hembras y machos de la mayoría de especies marinas pueden tener una fase relativamente larga de inactividad o descanso, después que éstas crecen y maduran. En todo caso, para las investigaciones pesqueras, el evento de mayor interés dentro del ciclo reproductivo de una especie, es el parto o desove. Éste tipo de actos pueden extenderse ya sea desde un lapso corto hasta uno largo, y puede tener intervalos regulares o irregulares, pero en la mayoría de las especies marinas se da una vez por año (King 2007). De ahí que, los ciclos reproductivos pueden tener una duración de un año (ciclo anual), de dos años (ciclo bienal) y tres años (ciclo trienal). Para las especies de ciclo anual, se pueden citar al tiburón cazón picudo del Atlántico, *Rhizoprionodon terraenovae*; tiburón boca dulce, *Mustelus canis*, y la cornuda común, *Sphyrna lewini* (Conrath y Musick 2002, Carrier *et al.* 2004). De ciclo bienal, *e.g.*, la mielga, *Squalus acanthias*; tiburón macuira, *Carcharhinus limbatus* y tiburón dentiliso, *Carcharhinus isodon* (Castro 1996, Carrier *et al.* 2004). De ciclo trienal, como *C. taurus* (Castro 2009, Wyffels *et al.* 2022).

Con relación a la gestación, en el caso de las otras especies de Lamniformes, existen aquellas con una gestación prolongada como el *C. carcharias* e *I. oxyrinchus*, cuyo proceso dura entre 15 y 18 meses; otras con periodos más cortos como *A. pelagicus* y *L. nasus*, que van de 8 a 9 meses. Aunque, hay otras como *P. kamoharai*, donde la gestación no ha podido ser definida por sus ciclos reproductivos continuos, esto es, que se reproducen durante todo el año, y también para *I. paucus* (tabla XI).

Desarrollo fetal, talla de nacimiento y fecundidad

Los fetos se encontraron en dos fases de desarrollo (media y avanzada). Una de las limitantes en este trabajo, fue que no se encontraron en desarrollo embrionario inicial como lo descrito por Fujita (1981), donde se observaron fetos de 3 a 4 cm de LT, de color blanco amarillento, largos filamentos branquiales extendidos por fuera de los espiráculos y aberturas branquiales, dientes, sin escamas placoideas y con un pequeño saco vitelino. Sin embargo, si se observaron fetos en estado medio y avanzando, donde se pudo apreciar las características morfológicas y tamaño que van dándose en cada fase de su desarrollo hasta que adquiere la morfología propia de un adulto, previo al nacimiento. Otra de las limitantes de esta investigación, fue que no se tuvieron un número de fetos representativos por cada mes.

Tabla XI. Parámetros reproductivos de algunas especies de tiburones del orden Lamniformes. SC = sexos combinados, H = hembras y M = machos. El orden taxonómico está basado en Van der Laan *et al.* (2023).

Especie	Talla máxima (cm, LT)	Talla de nacimiento (cm, LT)	Porcentaje de la talla máxima al nacer	Talla de madurez sexual (cm, LT)	Porcentaje de la talla máxima al madurar	Gestación (meses)	Fecundidad	Lugar	Referencia
<i>Mitsukurina owstoni</i>	SC = 384	¿?	¿?	H = 335-373 M = 264-320	H = 87-97 M = 69-83	¿?	¿?	Océanos Pacífico, Atlántico e Índico	Compagno (2001)
<i>Carcharias taurus</i>	SC = 318	95-105	30-33	H = 220 M = 190-195	H = 69 M = 60-61	9-12	2	Océanos Pacífico, Atlántico e Índico	Compagno (2001)
<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>	H = 117 M = 110	45.5	H = 38 M = 41	H = 91.2 M = 84.8	H = 78 M = 77	Indefinida	4	Océano Pacífico Suroriental, Ecuador	Este estudio
<i>Alopias pelagicus</i>	H = 350 [£] M = 348 [£]	136-142	H = 39-41 M = 39-41	H = 295 [£] M = 275 [£]	H = 84 M = 79	9	2	Océano Pacífico Suroriental, Ecuador	Romero-Caicedo <i>et al.</i> (2014)
<i>Alopias superciliosus</i>	H = 402 M = 341	122	H = 30 M = 36	H = 315.7 M = 275.2	H = 79 M = 81	12	2	Océano Pacífico Suroriental, Ecuador	Calle-Morán <i>et al.</i> (2023)
<i>Alopias vulpulis</i>	H = 486* M = 420*	133*	H = 27 M = 32	H = 382* M = 330*	H = 79 M = 79	12	2-4	Océano Atlántico Noroccidental, Canadá y EE.UU.	Natanson y Gervelis (2013)
<i>Carcharodon carcharias</i>	H = 600 M = 400	120-150	H = 20-25 M = 30-38	H = 450-500 M = 360-380	H = 75-83 M = 90-95	18	2-17	Océano Pacífico, Atlántico e Índico	Bruce (2008)
<i>Isurus oxyrinchus</i>	H = 350 M = 207	70	H = 20 M = 34	H = 273-298 M = 180	H = 78-85 M = 87	15-18	4-25	Océano Pacífico, Atlántico e Índico	Mollet <i>et al.</i> (2000), Conde-Moreno y Galván-Magaña (2006)
<i>Isurus paucus</i>	SC = 427	97-120	23-28	H = 300 M = 229	H = 70 M = 54	Indefinida	2-8	Océanos Pacífico, Atlántico e Índico	Compagno (2001), Castro (2010)
<i>Lamna ditropis</i>	SC = 305	60	20	H = 221 M = 182	H = 72 M = 60	9-10	2-5	Océano Pacífico Nororiental y Noroccidental, desde Corea del Sur hasta EE.UU.	Tanaka (1980), Compagno (2001)

<i>Lamna nasus</i>	H = 324 [‡] M = 277 [‡]	60-80	H = 19-25 M = 22-29	H = 208 [‡] M = 166 [‡]	H = 64 M = 60	8-9	3-6	Océano Atlántico Noroccidental, Canadá y EE.UU.	Jensen <i>et al.</i> (2002)
--------------------	--	-------	------------------------	--	------------------	-----	-----	---	--------------------------------

[?] Desconocido

[£] LT calculada a partir de la LPC de acuerdo a la ecuación de Liu *et al.* (1999).

* LT estimada a partir de la LF según la fórmula de Kohler *et al.* (1995).

[‡] LT calculada a partir de la LF con base en el algoritmo de Natanson *et al.* (2002).

La talla de nacimiento fue de 45.5 cm de LT y sí se considera la talla máxima observada en este trabajo, *P. kamoharai* nace al 38% de su longitud en esta área del océano Pacífico. Esto es congruente con lo hallado en otras áreas de estudio, donde dicha talla fue estimada desde 36 hasta 49 cm de LT, es decir, entre 30 y 40 % de su talla máxima observada (White 2007, Oliveira *et al.* 2010, Wu *et al.* 2020). Oliveira *et al.* (2010) establecieron una ventaja y desventaja con respecto a las especies cuyos neonatos presentan tallas grandes. La ventaja radica en que ellos estarían mejor preparados para su estilo de vida de depredador, no solo porque pueden encontrar y cazar fácilmente presas grandes y veloces, sino también porque son menos vulnerables a la depredación de otros tiburones más grandes. Por otro lado, la desventaja demográfica de tal estrategia reproductiva es que, como la fecundidad de la especie es mucho menor al tener una fecundidad de 4 crías en cada ciclo reproductivo, la tasa intrínseca de crecimiento puede ser muy baja. Esto implica una menor resiliencia a la sobrepesca.

Por otro lado, *P. kamoharai* está dentro de los Lamniformes con el mayor porcentaje de su talla al nacer, sí se lo compara con su talla máxima, con un 38%, esto es similar a *A. pelagicus*, cuyas tallas de nacimiento están entre los 136 y 142 cm de LT (39-41%). Mientras que, para un porcentaje bajo, se observa en el tiburón marrajo salmón, *Lamna ditropis*, que nace a los 60 cm de LT, es decir al 20% de su máxima longitud (tabla X).

La fecundidad uterina fue de 4 por camada, pero en una ocasión se encontró un solo feto. Esto también se observó por otros autores donde generalmente hallaban 4 fetos y en ciertas excepciones, encontraron de 1 a 3 (Fujita 1981, White 2007, Oliveira *et al.* 2010, Dai *et al.* 2012, Wu *et al.* 2020). Oliveira *et al.* (2010) sostienen que una baja fecundidad es una ventaja ecológica debido a dos hipótesis: (1) las progenitoras son capaces de alimentar a sus pocos fetos a una tasa más rápida, lo que significa que éstos alcancen tallas mayores en cortos periodos; siendo así, esto constituiría una ventaja competitiva para la especie. (2) Como tienen pocas crías pueden contener a sus fetos hasta que ellos alcanzan mayores tamaños.

Es importante resaltar que los Lamniformes presentan una fecundidad baja, siendo entre ellos los más fecundos, *C. carcharias* con 2-17 fetos e *I. oxyrinchus* de 4 a 25. De ahí que los menos fecundos son: *C. taurus*, *A. pelagicus* y *A. superciliosus* con solo 2 fetos por camada para cada una de ellas (tabla X). A diferencia de *Rhincodon typus* (orden Orectolobiformes) es la especie

de tiburón con mayor fecundidad, con más de 300 fetos hallados en una hembra de aproximadamente 10.6 m de LT y 16 t de masa total en las costas de Taiwán, océano Pacífico Noroccidental (Joung *et al.* 1996).

5.5 Conclusiones

La proporción sexual de la muestra y fetos de *P. kamoharai* fue equilibrada, esto es, una hembra por cada macho, por lo que cada sexo aporta de forma de manera equilibrada al tamaño y la estructura de la población.

Los individuos en la población, según la escala de los estadios de madurez sexual, estuvieron conformados por inmaduros, en maduración y maduros. Para el caso de las hembras también se encontraron hembras grávidas y no grávidas.

La relación entre la talla del tiburón y sus órganos reproductivos fue baja o nula, por lo que no fueron indicativos del inicio del ciclo reproductivo.

Las hembras alcanzaron su talla de madurez sexual al 75% de la longitud máxima hallada y los machos, al 78%. La mayor parte de la captura estuvo compuesta por entre 88 y 84%, para hembras y machos maduros, respectivamente.

La gestación y la época de nacimiento no pudieron ser definidas debido a que se encontraron fetos a lo largo de todo el año y el patrón de crecimiento de estos, no fue marcado y hubo fluctuaciones en algunos meses.

La talla de nacimiento fue estimada en un 38% de la talla máxima registrada en este trabajo.

La fecundidad de la especie fue baja, propia de los tiburones del orden Lamniformes.

CAPÍTULO 6. DINÁMICA POBLACIONAL

6.1 Introducción

La dinámica poblacional trata de describir los cambios que se dan en la abundancia específica por cada cohorte en una población tanto a nivel espacial y temporal, como el resultado de varias fuentes de variabilidad (Cortés 2004). En términos generales las fuentes de variabilidad que gobiernan la dinámica de una población, son los procesos ecológicos y genéticos (Cortés 1999b). La abundancia específica por cada cohorte de individuos tanto en tiempo como en espacio, está determinada por tres tasas vitales básicas (nacimientos, crecimiento y muertes) y los procesos demográficos de emigración e inmigración, los cuales están sujetos a una estocasticidad genética, demográfica, ambiental, de muestreo e inducida la del hombre. El efecto que estas fuentes de variación tienen sobre las tasas vitales y los procesos demográficos finalmente son los que determinan el destino de una población. Idealmente, un modelo de dinámica poblacional debería capturar la interacción de las tasas vitales y los procesos demográficos con todas las fuentes de variabilidad para proporcionar el conocimiento sobre la abundancia de la población en el tiempo y espacio (Cortés 2004).

Una población es un conjunto de organismos que tienen características, atributos o propiedades tales como su tamaño, tasa de crecimiento, tasa de natalidad y mortalidad, tasas de inmigración y emigración, estructura de tallas y edades, y su distribución espacial (Haddon 2011). Otras propiedades principales de las poblaciones son la curva de supervivencia, densidad poblacional, potencial biótico, proporción de sexos (Smith y Smith 2007). El comportamiento dinámico de una población se lo relaciona con los cambios de estas propiedades a través del tiempo. Un objetivo de la modelación poblacional, es describir y tratar de explicar cómo cambian dichos atributos con el tiempo. Las poblaciones de peces sufren muchos cambios como respuesta a la pesca, estos incluyen variaciones en el número de individuos por edad, número de organismos por tallas, tamaño poblacional, biomasa total y su distribución espacial (Haddon 2011).

La mortalidad es un parámetro clave para entender la dinámica de cualquier población y sin el conocimiento de cuán rápido los individuos son removidos de ella, es imposible poder modelar la dinámica poblacional de los peces, estimar sus tasas de explotación sostenibles, o cualquier otro parámetro de manejo (Simpfendorfer *et al.* 2005). El interés por el estudio de las mortalidades, se centra en las tasas de cambio y, generalmente, es más conveniente utilizar las

tasas instantáneas de cambio, es decir, la tasa o velocidad a la cual los individuos disminuyen en la población (Gulland 1971, Ehrhardt 1981). La mortalidad mide el número de peces que mueren y esta ocurre en todos los estadios de los individuos en una población, y tiende a decrecer con la edad; las muertes pueden ocurrir por diversos factores como la contaminación, inanición, enfermedades y depredación (en stocks no explotados) y por la pesca (en aquellos explotados) (FAO 2014).

La tasa instantánea de mortalidad total está compuesta por las tasas instantáneas de mortalidad natural y la de mortalidad por pesca, esto es, la velocidad con la que los organismos mueren en una población, y la tasa anual de mortalidad total, es la fracción o porcentaje de individuos que mueren cada año (Aguirre-Enríquez 2012). La mortalidad natural se relaciona con el número de peces que mueren por causas naturales (Cushing 1968), de aquí que, hay que diferenciar la tasa instantánea de mortalidad natural y la tasa anual de mortalidad total. La mortalidad por pesca indica el número de peces que mueren por causa de la pesca (Csirke 1980), de igual manera, existe la tasa instantánea de mortalidad por pesca y la tasa anual de mortalidad por pesca.

Otro factor muy importante y que se deriva de las tasas de mortalidades, es la tasa de explotación, que es la relación entre el número de individuos capturados y el número de individuos que mueren, en un cierto período de tiempo. Así mismo, los puntos biológicos de referencia (PBR) son aquellos valores estimados de la biomasa de una población y de la tasa de mortalidad por pesca, que se utiliza en la gestión de una pesquería para que, bajo el enfoque de precaución, se consiga la mejor captura (Aguirre-Enríquez 2012). Los PBR son valores máximos de la mortalidad por pesca o valores mínimos de la biomasa, que no deben ser superados, en caso contrario, se considera que se pone en peligro la capacidad de autorenovación del stock (Cadima 2003).

Por otra parte, la carencia de estudios ecológicos relacionados con la dinámica de poblaciones en condrictios, específicamente para *P. kamoharai* en Ecuador impide la disponibilidad de información sobre las tasas de mortalidad y de explotación, así como los puntos biológicos de referencias que coadyuven en una línea base para la elaboración de planes de manejo pesquero

adecuados para la especie. Una de las razones por las que el estudio de la dinámica de las poblaciones de peces es importante, radica en que es indispensable entender cómo la mortalidad, el crecimiento y reclutamiento interactúan para afectar su abundancia, y toda esta información es requerida para un manejo pesquero adecuado (Allen y Hightower 2010).

Con base en los patrones de pesca observados para los tiburones en aguas de Ecuador y debido a que no hay estudios sobre la dinámica de sus poblaciones, la hipótesis a contrastar era de que, sí la tasa de explotación fue mayor (0.50) a lo recomendado, para mantener poblaciones en estado de equilibrio, previniendo de esta forma la sobrepesca. El objetivo de este capítulo fue determinar las tasas de mortalidad natural, pesca y total, y tasa de explotación de *Pseudocarcharias kamoharai* en el Pacífico ecuatoriano, así como puntos biológicos de referencia y tasa de remoción anual.

6.2 Materiales y métodos

Fase de análisis de datos

Debido a que no se contaban con datos de captura de la especie, se utilizaron los métodos empíricos de estimaciones de mortalidad. La tasa instantánea de mortalidad natural (M) se calculó con seis métodos comúnmente empleados para peces óseos y cartilaganis, por lo que se utilizaron las ecuaciones de Alverson y Carney (1975), Rikhter y Efanov (1976), Pauly (1980), y tres modelos de Jensen (1996). Con el fin de comparación, se aplicaron otras seis ecuaciones destinadas a condricios según Frisk *et al.* (2001), Then *et al.* (2015), Zhou *et al.* (2022) y de la literatura especializada.

El algoritmo de Alverson & Carney (1975) se basa en los parámetros de crecimiento del modelo de Von Bertalaffy y adiciona un elemento, la edad crítica (t^*), que es el tiempo (años) en el que los individuos de una población alcanzan su máxima biomasa. La t^* se la calculó con el algoritmo:

$$t^* = 0.75 * L_{\infty}$$

La razón entre la t^* y la L_{∞} ayudó a obtener el parámetro ω y así la M , mediante:

$$M = \frac{b * k(1 - \omega)}{\omega}$$

El valor de b (2.70) fue empleado de la relación talla-masa corporal estimado en el capítulo 2.

El método de Rickhter & Efanov (1976) expresa una relación entre la M y la edad media de madurez sexual (T_{mat} , criterio 50%):

$$M = \left(\frac{1.521}{T_{mat}^{0.72}} \right) - 0.155$$

Debido a que la talla de madurez sexual (L_{50}) fue obtenida en el capítulo anterior, se empleó un promedio de los dos sexos y se la verificó con la siguiente ecuación invertida del MCVB:

$$T_{mat} = t_0 - \frac{1}{k} * \ln \left(1 - \frac{L_{50}}{L_{\infty}} \right)$$

La ecuación de Pauly (1980) indica una relación entre la M , los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy (coeficiente de crecimiento, k y longitud máxima teórica, L_{∞}) y la temperatura anual promedio del hábitat (T , °C) sobre la base de datos compilados de 175 stocks de peces. Para aplicar este método se consideraron los parámetros de ambos sexos, y una temperatura promedio anual de 15 °C, teniendo en cuenta que es una especie epipelágica y mesopelágica cuya distribución va desde la superficie hasta los 590 m. La ecuación fue la siguiente:

$$\text{Log}_{10} (M) = -0.0066 - 0.2790 * \text{Log}_{10} (L_{\infty}) + 0.6543 * \text{Log}_{10} (k) + 0.4634 * \text{Log}_{10} (T)$$

La ecuación de Jensen (1996) sostiene una relación entre la M y los parámetros de historia de vida, según lo expuesto por Beverton y Holt, de ahí que usó las variables de compensación óptima entre la reproducción y la sobrevivencia, siendo las fórmulas las siguientes:

$$M = \left(\frac{1.65}{T_{mat}} \right)$$

De forma similar, Jensen indica una relación teórica simple entre la M y el parámetro k del modelo de crecimiento de Von Beralanffy:

$$M = 1.50 * k$$

Luego, el autor analizó los datos de la ecuación de Pauly (1980), por lo que hizo un reajuste y modificación en dicha ecuación:

$$M = 1.60 * k$$

Con el fin de comparar los métodos antes descritos comúnmente empleados en peces óseos y cartilagosos, se utilizaron modelos desarrollados de manera exclusiva para los condriictios, basados en modelos anteriores con algunas modificaciones para este grupo taxonómico. Los dos algoritmos de Frisk *et al.* (2001), quienes los obtuvieron por medio de las regresiones de los datos de 30 especies de elasmobranquios en nueve familias:

$$\ln(M) = 0.42 * \ln(k) - 0.83$$

$$M = \frac{1}{0.44 * t_{mat} + 1.87}$$

Otra forma más sencilla de obtener la M , es de la literatura especializada por lo que se empleó un promedio de las mortalidades naturales de especies del orden Lamniformes al no existir una específica para *P. kamoharai*. Mientras que, las fórmulas de Then *et al.* (2015) relacionan a la M con la longevidad y los parámetros del MCVB:

$$M = 4.899 * t_{max}^{-0.916}$$

$$M = 4.118 * k^{0.73} * L_{\infty}^{-0.33}$$

La ecuación de Zhou *et al.* (2022) es una modificación de la formula de Jensen (1996), la que a su vez tuvo como base la de Roff (1984), la misma que sostiene que la edad de madurez está altamente correlacionada con la edad en la que se da el punto de inflexión del MCVB en masa corporal total. En esta versión, también se incluyó el parámetro t_0 :

$$M = \frac{1.65}{t_{mat} + t_0}$$

De igual manera, se realizó la comparación entre los métodos tradicionales empleados para osteíctios y condricios por medio de una prueba estadística de Student (*t*).

La tasa instantánea de mortalidad total (*Z*) se estimó con cuatro métodos para fines comparativos: Beverton y Holt (1956, 1959), Ssentengo y Larkin (1973) y Hoenig (1983). La ecuación de Beverton y Holt (1956) indica una relación entre la *Z*, el parámetro *k* del MCVB y las tallas de los peces capturados, es decir, a partir de la talla media de las capturas, por medio de:

$$Z = \frac{k(L_{\infty} - \bar{L}_c)}{\bar{L}_c - L'}$$

Donde *L'* = longitud de los animales más pequeños que están plenamente representados en los muestreos de las capturas y \bar{L}_c = longitud media en la captura, estimada a partir de tallas mayores de *L'*.

La fórmula de Beverton y Holt (1959) es una modificación de la anterior ya que, reemplaza la *L'* por la longitud de primera captura (*L_c*). Dado que no existe una *L_c* para la especie se empleó una talla mayor a la *L₅₀* de las hembras y los machos (92 cm de LT):

$$Z = \frac{k(L_{\infty} - \bar{L}_c)}{\bar{L}_c - L_c}$$

El algoritmo de Ssentengo y Larkin (1973) considera que la *Z* proviene de la relación entre el número de organismos capturados, los parámetros del MCVB y las tallas medias como la \bar{L}_c y *L'*, de ahí que:

$$Z = \frac{n * k}{(n + 1) * \ln\left(\frac{L_{\infty} - L'}{L_{\infty} - \bar{L}_c}\right)}$$

La fórmula de Hoenig (1983) sugiere una relación entre la *Z* y la longevidad (*t_{max}*) dado que las especies más longevas mueren a una tasa más lenta que aquellas que viven periodos cortos. La ecuación se basa en la estimación de la *Z* de 84 stocks de osteíctios, sin embargo, también es empleada para los condricios:

$$\ln(Z) = 1.46 - 1.01 * \ln(t_{max})$$

La tasa instantánea de mortalidad por pesca (F) se calculó con el algoritmo de Pauly (1983), la cual señala que una vez determinada la M y Z , es fácil obtener por la diferencia de ambas a F :

$$F = Z - M$$

Las tasas anuales de mortalidad natural (H_M), mortalidad por pesca (H_F), y mortalidad total (H_Z) se estimaron para saber la fracción de la población que muere, mediante las ecuaciones de Ricker (1975):

$$H_M = 1 - e^{-M/año}$$

$$H_F = 1 - e^{-F/año}$$

$$H_Z = 1 - e^{-Z/año}$$

La tasa de explotación (E) se la calculó según los métodos de Beverton y Holt (1966), Gulland (1971) y Cushing (1981). La ecuación de Beverton y Holt (1966) que indica la proporción de una cohorte o población que murió por la presión pesquera:

$$E = \frac{F}{Z}$$

La fórmula de Gulland (1971) es igual a la anterior, sólo que se diferencia en el desglose de Z , con la adición de la M y F :

$$E = \frac{F}{F + M}$$

Aquí se establece sí, el recurso es objeto de sobrepesca o no, en la asunción de que el valor óptimo de E (E_{opt}) es igual a 0.50. La utilización de $E \approx 0.50$ como valor óptimo para la tasa de explotación se basa en que el rendimiento máximo sostenible se encuentra optimizado cuando $F \approx M$ (Gulland 1971).

El algoritmo de Cushing (1981) agrega un elemento más para la estimación de Z , ya que considera el producto con la diferencia de la supervivencia de la población:

$$E = \frac{F}{Z} * (1 - e^{-z})$$

Además, los puntos biológicos de referencia (PBR) se obtuvieron por medio de los métodos de Patterson (1992) y Zhou *et al.* (2012). La ecuación de Patterson (1992) permite estimar a la tasa de mortalidad por pesca de máximo rendimiento sostenible (F_{opt}) e indica una relación directa entre la F y la mitad del valor de M , y se la estima mediante la siguiente ecuación:

$$F_{opt} = 0.5 * M$$

De igual manera, se puede obtener la tasa de mortalidad por pesca límite (F_{lim}) y señala, en cambio, la relación con el 67% del valor de M , lo que constituye un rango de tolerancia entre la F_{opt} , y se la obtuvo así:

$$F_{lim} = \frac{2}{3} * M$$

El algoritmo de Zhou *et al.* (2012), también ayuda a calcular la F_{opt} basada en un meta-análisis de stocks de osteíctios y condriictios, donde luego de analizar la relación entre la F , los parámetros de crecimiento y M , concluyeron que esta última influye de manera significativa en la F . Para los peces cartilagosos es:

$$F_{opt} = 0.41 * M$$

La talla de rendimiento máximo sostenible (L_{opt}) se la estimó con dos técnicas, la de Beverton (1992) y Froese y Binohlan (2003). Beverton (1992) sostiene que la L_{opt} es la talla en la cual los individuos de una población no explotada, alcanzarán a obtener la máxima biomasa, lo cual es análogo a la t^* , descrita antes, y para este fin se empleó la L_{∞} :

$$L_{opt} = L_{\infty} * \left[\frac{b}{b + \left(\frac{M}{k}\right)} \right]$$

La fórmula de Froese y Binohlan (2003), en cambio aplica el logaritmo natural (base 10) y también emplea la L_{∞} :

$$\text{Log}_{10}(L_{opt}) = 1.0421 * \text{Log}_{10}(L_{\infty}) - 0.2742$$

La L_{opt} , L_{50} y L_{∞} se graficaron en el histograma de frecuencias de tallas por sexos combinados para tener una referencia de los organismos capturados con base en estos tres parámetros.

El porcentaje de remoción anual (R, %) fue estimado por medio de la ecuación de Ricker (1975):

$$R(\%) = \left[\frac{F}{Z} * (1 - e^{-z}) \right] * 100$$

6.3 Resultados

Tasas de mortalidad natural

Las estimaciones de M con base en los seis primeros modelos para condriictios y osteíctios fue de 0.14 a 0.28 ($\bar{x} = 0.24 \pm 0.05$), similar a los seis algoritmos diseñados para peces cartilaginosos, de 0.16 a 0.35 ($\bar{x} = 0.24 \pm 0.07$), por lo que se consideró que esta mortalidad fue baja. Los cálculos de H_M estuvieron entre 0.13 y 0.24 ($\bar{x} = 0.21 \pm 0.04$) para los métodos aplicados para ambos grupos taxonómicos, y estos fueron iguales a los destinados básicamente para los condriictios, que variaban desde 0.15 hasta 0.29 ($\bar{x} = 0.21 \pm 0.05$), es decir, un 21% de la población muere por causas naturales en cada año (figs. 29-30). Además, no se registraron diferencias significativas entre ambos conjuntos de estimaciones de M ($t = -0.05$; $p > 0.05$) y H_M ($t = -0.04$; $p > 0.05$) por lo que, se agruparon y trataron como uno sólo grupo (tabla XII).

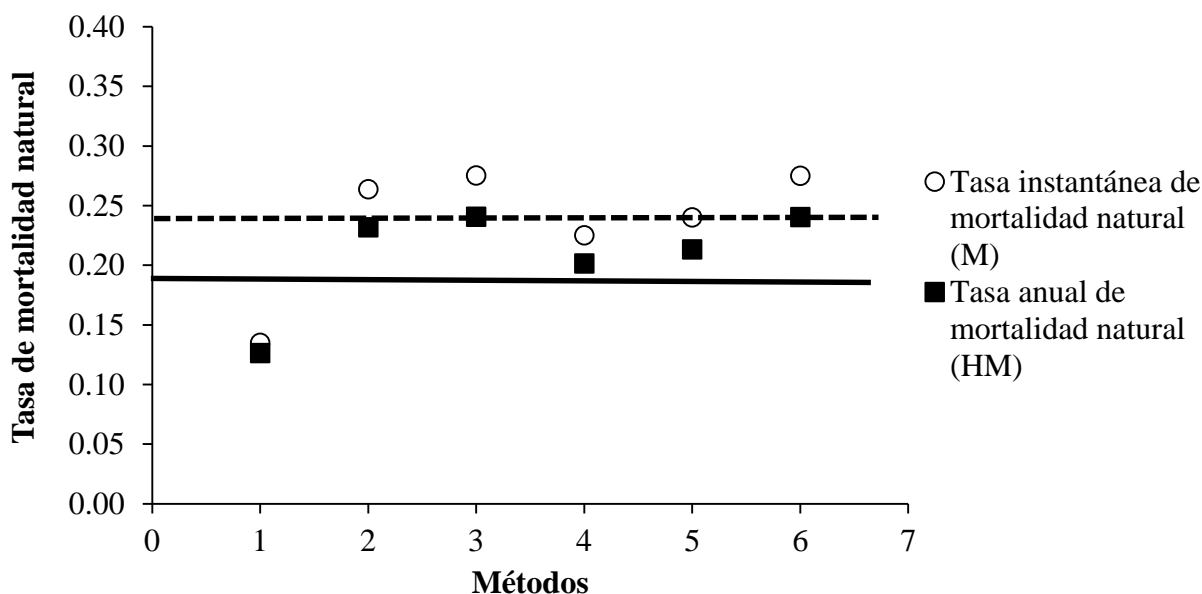


Figura 29. Valores de las tasas instantánea de mortalidad natural (M) y anual de mortalidad natural (H_M) de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas del Pacífico ecuatoriano, estimados con diferentes métodos empleados comúnmente en osteíctios y condriictios. (1) Alverson y Carney (1975); (2) Rickhter y Efanov (1976); (3) Pauly (1980), y (4-6) tres modelos de Jensen (1996). La línea cortada representa a la M promedio y la línea continua, a la H_M media.

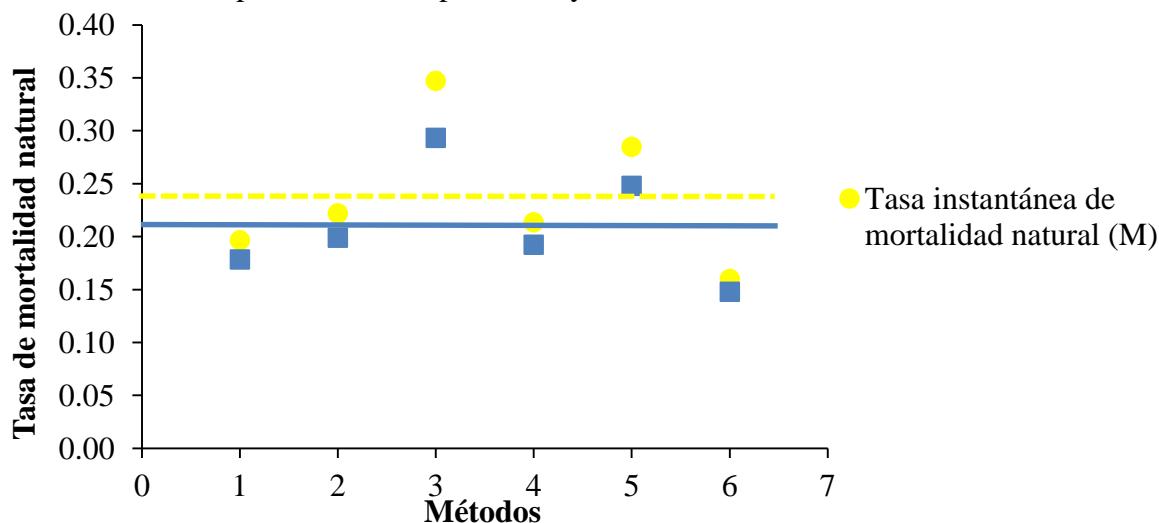


Figura 30. Estimaciones de las tasas instantánea de mortalidad natural (M) y anual de mortalidad natural (H_M) de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas de Ecuador, basados en distintos modelos utilizados específicamente para peces cartilaginosos. (1-2) Frisk *et al.* (2001); (3-4) Then *et al.* (2015); (5) Zhao *et al.* (2022) y (6) de la literatura relacionada con tiburones del orden Lamniformes. La línea cortada amarilla representa a la M promedio y la línea continua azul, a la H_M media.

Tabla XII. Valores agrupados de los métodos de estimación de las tasas instantánea de mortalidad natural (M) y anual de mortalidad natural (H_M) de *Pseudocarcharias kamoharai* en el océano Pacífico Tropical Oriental.

Métodos	Tasa instantánea de mortalidad natural (M)	Tasa anual de mortalidad natural (H _M)
Alverson y Carney (1975)	0.14	0.13
Rickhter & Efanov (1976)	0.26	0.23
Pauly (1980)	0.28	0.24
Jensen (1996)a	0.23	0.20
Jensen (1996)b	0.24	0.21
Jensen (1996)c	0.28	0.24
Frisk et al. (2001)a	0.20	0.18
Frisk et al. (2001)b	0.22	0.20
Then et al. (2015)a	0.35	0.29
Then et al. (2015)b	0.21	0.19
Zhao et al. (2022)	0.28	0.25
Literatura	0.16	0.15
Promedio	0.24	0.21
Desviación estándar	0.06	0.05

Tasas de mortalidad total

La Z presentó valores de 0.08 a 0.51 ($\bar{x} = 0.24 \pm 0.19$) y debido a que tres estimaciones fueron menores que la M , no se los consideraron y sólo se tomó en cuenta la del método de Beverton y Holt (1959) de $Z = 0.51$. De igual forma, dado que las cantidades estimadas de H_Z fueron entre 0.08 y 0.40 ($\bar{x} = 0.21 \pm 0.14$), no se consideraron tres y la misma ecuación anterior fue considerada ($H_Z = 0.40$), por lo que un 40% de la población muere en total por cada año, en esta región del océano Pacífico (tabla XIII).

Tasas de mortalidad por pesca

Debido a que la $Z = 0.51$ y la $M = 0.24$, por diferencia, se obtuvo una $F = 0.27$, una mortalidad por pesca baja, teniendo en consideración que no se disponían de los valores de captura. Esta F fue equivalente a la M . La $H_F = 0.24$, señala que un 24% de los tiburones cocodrilos muere por pesca en cada año.

Tabla XIII. Valores estimados de las tasas instantánea de mortalidad total (Z) y anual de mortalidad total (H_z) de *Pseudocarcharias kamoharai* en el Pacífico de Ecuador.

Métodos	Tasa instantánea de mortalidad total (Z)	Tasa anual de mortalidad total (H_z)
Beverton y Holt (1956)	0.08	0.08
Beverton y Holt (1959)	0.51	0.40
Ssentengo y Larkin (1973)	0.15	0.14
Hoenig (1983)	0.23	0.21
Promedio	0.24	0.21
Desviación estándar	0.19	0.14

Tasa de explotación

La E tuvo valores de 0.21 a 0.53 ($\bar{x} = 0.42 \pm 0.18$), lo que indica una explotación óptima como promedio de *P. kamoharai*, al no exceder el valor $E_{opt} = 0.50$, por lo que se observó un equilibrio entre la F y M en el máximo rendimiento sostenible (fig. 31).

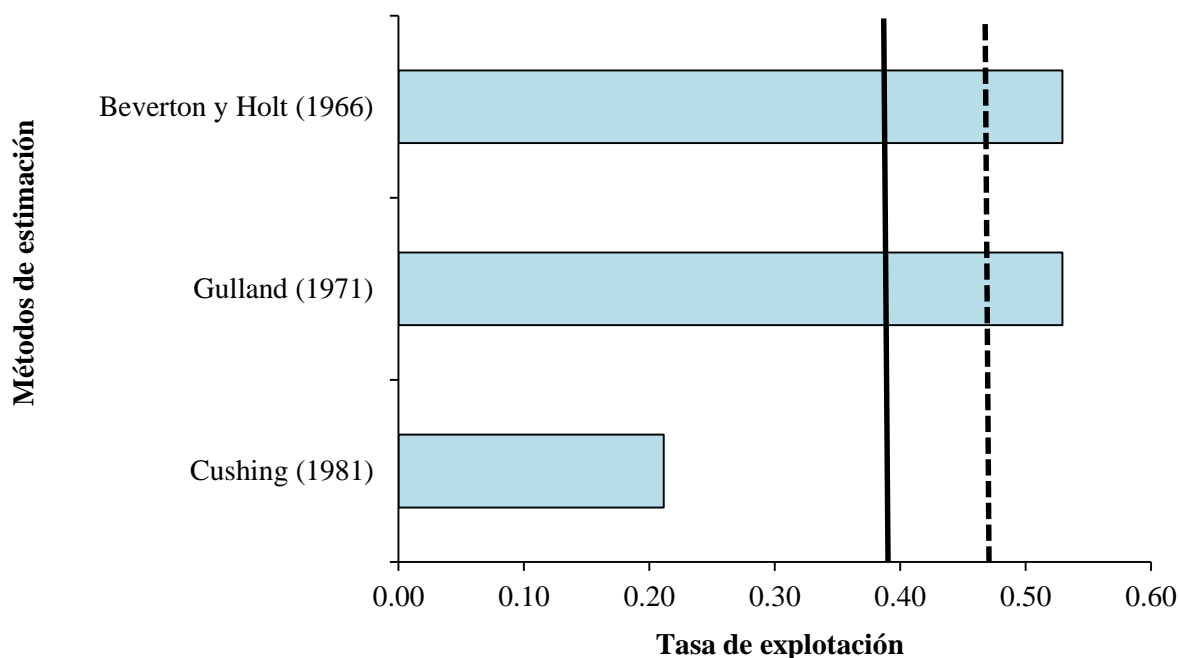


Figura 31. Estimaciones de la tasa de explotación de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas ecuatorianas, estimadas a través de tres métodos. La línea cortada representa a la tasa de explotación óptima según el rendimiento máximo sostenible y la línea continua, al promedio de los valores obtenidos para la especie.

Puntos biológicos de referencia

Los PBR obtenidos fueron $F_{opt} = 0.10$ y 0.12 ($\bar{X} = 0.11 \pm 0.01$), y la $F_{lim} = 0.16$, los cuales indican que, los niveles de pesca óptima (mejor captura posible) para lograr una explotación del stock sostenible a largo plazo, van de un 10 a 16% del esfuerzo pesquero aplicado para esta especie. Sin embargo, la $F = 0.27$ calculada excede a estos valores, lo que sugirió que si habría peligro en la capacidad de autorenovación del stock.

Por otra parte, las L_{opt} estimadas estuvieron entre 74.3 y 77 cm de LT ($\bar{X} = 75.7 \pm 1.9$), longitud en la cual la población alcanzó su máxima biomasa. Esta talla es menor a la talla de madurez establecida en capítulos anteriores, por lo que se tratarían de organismos inmaduros o juveniles (fig. 32).

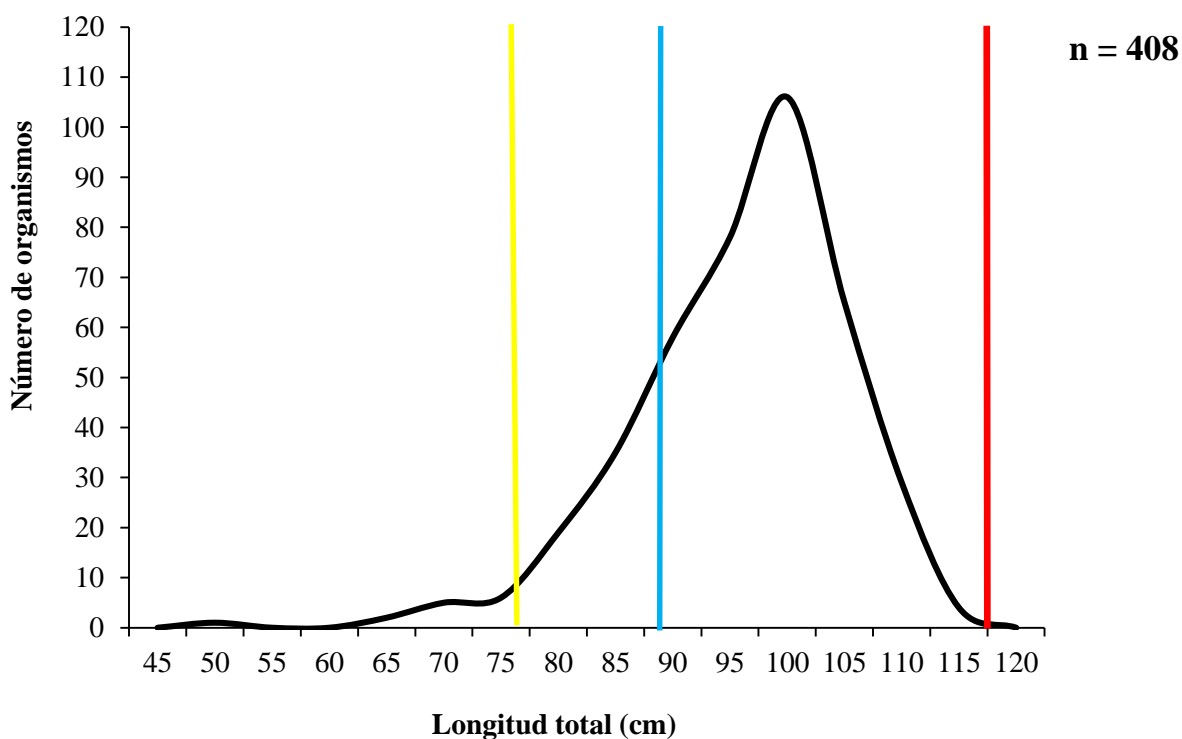


Figura 32. Distribución de frecuencias de longitudes de *Pseudocarcharias kamoharai*, y sus parámetros poblacionales de referencia. La línea amarilla representa a la talla óptima de captura promedio según el rendimiento máximo sostenible (L_{opt}); la línea azul, a la talla de madurez sexual poblacional y la línea roja, a la longitud asintótica de los individuos.

El porcentaje de remoción anual ($R = 21\%$) demostró que el 21% de la población está siendo removida.

6.4 Discusión

Tasas de mortalidad natural

La tasa de mortalidad natural de *P. kamoharai* obtenida a partir de los parámetros de la historia de vida, en esta investigación, fue baja. Esto concuerda, en cierto grado, con los patrones de las tasas vitales establecidos por Beverton y Holt (1959) y Hoenig (1983), que sostienen que las especies de peces de vida corta, poseen un coeficiente de crecimiento alto, longitud asintótica menor, longevidad corta y mortalidad natural mayor. Mientras que, las especies de vida larga, presentan una tasa de crecimiento baja, longitud asintótica mayor, longevidad extendida y mortalidad natural menor. De ahí que, esta especie de tiburón tendría características de historia de vida de ambos grupos.

La tasa de mortalidad natural obtenida por los métodos que originalmente fueron desarrollados para los peces óseos y luego aplicados para los peces cartilagosos, dieron los mismos resultados, por lo que fueron agrupados en uno solo. Esto es congruente con lo determinado por Dureuil *et al.* (2021) que estimaron que los métodos empleados en 16 especies de peces óseos y 2 de cartilagosos, no tuvieron diferencias de ahí que, era factible utilizar cualquier técnica. Sin embargo, esto difiere a lo propuesto por Zhou *et al.* (2022) que demostraron que los métodos desarrollados para osteíctios y que fueron aplicados para un grupo de 15 stocks pertenecientes a 13 especies de tiburones en el océano Pacífico Occidental (zonas norte, sur y centro), presentaban sesgos más grandes que aquellos que fueron implementados específicamente para elasmobranquios. También, estos últimos autores resaltan las bondades de los métodos empíricos ya que son fáciles de aplicar, no tienen costos y se adaptan a cualquier grupo de organismos. Así también, ellos recomiendan el uso de varios modelos para evaluar dichos parámetros poblacionales, ya que estos ayudan a disminuir el sesgo que pueda ocasionar el aplicar solo una técnica.

La tasa de mortalidad natural estimada para *P. kamoharai* fue baja, al igual que otras especies de peces cartilagosos en general. Estos valores obtenidos son mayores que los reportados para algunas especies de tiburones Lamniformes como *A. pelagicus*, *A. superciliosus*, *A. vulpinus*, *I.*

oxyrinchus y *L. nasus* ($M = 0.12-0.21$). Así mismo, la M de la especie en estudio, es similar a la del tiburón leopardo, *Trakis semifasciata*; algunos carcarrínidos y la raya guitarra trompa de pala, *Pseudobatos productus* ($M = 0.20-0.29$) (tabla XIV).

La M es uno de los principales parámetros en la historia de vida, el cual es derivado a su vez de otros, como la tasa de crecimiento, longitud asintótica, longevidad, talla y edad de madurez sexual, talla crítica, etc. La M es requerida por la mayoría de los métodos para el desarrollo de los puntos de referencia en el manejo pesquero, tales como la mortalidad por pesca y total, de ahí su importancia dentro de la dinámica de poblaciones de peces (Zhou *et al.* 2022).

Los valores de M de *P. kamoharari* fluctuaron entre 0.14 y 0.35. Esto es distinto con lo obtenido para otras especies como el tiburón arenoso, *Carcharhinus obscurus*, en aguas del suroccidente de Australia, donde se emplearon cinco algoritmos y se dieron resultados muy similares de 0.08 a 0.09 (Simpfendorfer 1999a). Mientras que, en el cazón picudo australiano, *Rhizoprionodon taylori*, en el norte de ese país, donde se aplicaron siete modelos y se obtuvo un rango de 0.56 a 1.65 (Simpfendorfer 1999b).

Tasas de mortalidad total

La Z estimada en este trabajo para *P. kamoharai* está dentro de los valores encontrados para otros condricios, siendo mayor al de varias especies de tiburones como *R. typus*, zorros, carcarrínidos, *G. cuvier* y la raya guitarra punetada, *P. glaucostigma* ($Z = 0.14-0.36$). En cambio, es menor a la del tiburón de Queensland, *Carcharhinus amblyrhynchoides*, en aguas del estrecho de Makassar, Indonesia ($Z = 0.63$) (Rapi *et al.* 2021) y *P. productus* en el golfo de California, Pacífico mexicano ($Z = 0.68$) (Abascal-Monroy *et al.* 2012) (tabla XIII). De hecho, la Z encontrada para *C. falciformis* en Indonesia (2.79–2.86) por Hidayattuloh (2017) y Chodrijah *et al.* (2018) fue cinco veces más alta que la hallada en esta investigación.

Tabla XIV. Valores estimados de las tasas instantánea de mortalidad natural (*M*), por pesca (*F*) y total (*Z*) de algunas especies de tiburones y rayas, incluyendo a *Pseudocarcharias kamoharai* del Pacífico ecuatorial. La *Z* fue estimada a partir de la sumatoria entre *M* y *F*. El arreglo taxonómico de las especies fue de acuerdo a Van der Laan *et al.* (2023).

Orden	Familia	Especie	<i>M</i>	<i>F</i>	<i>Z</i>	Lugar	Referencia
Orectolobiformes	Rhincodontidae	<i>Rhincodon typus</i>	0.09	0.05	0.14	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
Lamniformes	Pseudocarchariidae	<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>	0.24	0.27	0.51	Océano Pacífico Oriental Tropical	Este estudio
	Alopiidae	<i>Alopias pelagicus</i>	0.17	0.03	0.20	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Alopias superciliosus</i>	0.17	0.06	0.23	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Alopias vulpinus</i>	0.21	0.08	0.29	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
	Lamnidae	<i>Isurus oxyrinchus</i>	0.14	0.04	0.18	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Lamna nasus</i>	0.12	0.04	0.16	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
Carcharhiniformes	Triakidae	<i>Triakis megalopterus</i>	0.14	¿?	¿?	Océano Índico Occidental	Booth <i>et al.</i> (2011)
		<i>Triakis semifasciata</i>	0.24	0.08	0.32	Océano Pacífico Nororiental	Smith y Abramson (1990)
	Carcharhinidae	<i>Carcharhinus amblyrhynchoides</i>	0.26	0.37	0.63	Océano Pacífico Occidental y Central	Rapi <i>et al.</i> (2021)
		<i>Carcharhinus falciformis</i>	0.13	0.04	0.17	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Carcharhinus longimanus</i>	0.16	0.09	0.25	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Prionace glauca</i>	0.20	0.11	0.31	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
	Galeocerdonidae	<i>Galeocerdo cuvier</i>	0.16	0.17	0.33	Océano Índico Oriental	Jamitko y Nugroho (2020)
	Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i>	0.15	0.06	0.21	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Sphyrna mokarran</i>	0.14	0.08	0.22	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Sphyrna zygaena</i>	0.16	0.04	0.20	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
		<i>Eusphyrna blochii</i>	0.20	0.11	0.31	Océano Pacífico Occidental y Central	Zhou <i>et al.</i> (2022)
Rhinopristiformes	Rhinobatidae	<i>Pseudobatos glaucostigma</i>	0.17	0.19	0.36	Océano Pacífico Nororiental	Abascal-Monroy <i>et al.</i> (2012)
		<i>Pseudobatos productus</i>	0.29	0.39	0.68	Océano Pacífico Nororiental	Abascal-Monroy <i>et al.</i> (2012)

La información sobre el estado de las poblaciones de tiburones, rayas y quimeras, y cómo ellas responden al incremento de la mortalidad total, es indispensable para tomar las mejores decisiones de manejo ya sean para las especies capturadas o en peligro. De ahí que, la literatura especializada muestra mucha información sobre este tema. Además, las series de tiempo a largo plazo (capturas, esfuerzo pesquero, cambios en la abundancia) son requeridas para el desarrollo y aplicación de modelos pesqueros dinámicos que coadyuven en la implementación de manejos extensivos relacionados con la biología y ecología de las especies. Para el caso de los condrictios, esta información ha sido escasa dado que ciertas especies no tienen valor comercial o se descartan. De ahí que, los modelos poblacionales que dependen principalmente de los parámetros de la historia de la vida proveen información valiosa para un manejo adecuado (Simpfendorfer 2005).

Los modelos empleados para la obtención de Z , en el presente trabajo, fueron cuatro de entre ellos, el de Beverton y Holt (1959) que dio una mortalidad más confiable. Otros métodos que ayudan para este fin son, el de equilibrio de Brander, las curvas de capturas, marcaje y recaptura, telemetría, etc. La técnica de equilibrio de Brander (1981) ayuda a estimar si la Z de los segmentos de una población (proporción de juveniles y adultos) están por detrás de un nivel o umbral, el mismo que sugiere que dicho stock está al borde de un colapso. Esta proporción está basada en el número de crías que producen las hembras en cada año.

Tasas de mortalidad por pesca

La F de *P. kamoharai* estimada fue baja, pero equivalente a la M . Esta estimación es una limitante en este trabajo ya que, al no contar con datos de desembarques, este valor debe ser tomado con precaución, ya que no se precisa cuánto muere en realidad por este aspecto. A pesar de lo antes citado, este valor de F fue mayor al de otras especies de tiburones y rayas analizadas en los océanos Pacífico e Índico, pero fue menor a *C. amblyrhynchoides* y *P. productus* (tabla XIV). Así mismo, la F hallada para *C. falciformmis* en Indonesia fue de 1.83–2.30 (Hidayattuloh 2017, Chodrijah *et al.* 2018,), esto es, entre 8 y 10 veces mayor que la de este estudio.

Por una parte, la M puede considerarse siempre como un factor constante que afecta por igual y en forma permanente a todos los peces, en cambio, la F es un factor variable, debido a que el

esfuerzo pesquero puede ser mayor en un año determinado y menor en el otro; así como la talla de captura que se desea aprovechar, la zona de pesca, entre otros factores. En todo caso, las circunstancias bajo las cuales la F puede variar, deben ser tomadas en consideración al estudiar la dinámica de las poblaciones de peces, porque el régimen de pesca no solamente afecta a las capturas, sino que también a la población. De acuerdo con dicho régimen que se adopte, la población de peces puede sufrir cambios mayores o menores en el número y biomasa total de sus integrantes, en su estructura por edad o por tamaños, en su velocidad de crecimiento e inclusive en su capacidad de reproducción, *e.g.*, uno de los efectos más fáciles de observar es la reducción del tamaño o edad promedio de los peces en la captura y población (Csirke 1980).

Un aspecto muy importante para el manejo pesquero fue citado por Cailliet (1992), que recomienda que la F debe ser reducida a la mitad del valor de la M y que, la talla de captura debería ser incrementada para evitar la declinación de las poblaciones de peces cartilagosos. Sin embargo, en las estimaciones de mortalidad realizadas en el tollo dentado, *Triakis megalopterus*, en la costa suroriental de Sudáfrica, se señala que los niveles de pesca deben ser mucho menores a los previamente citados, es decir, a $0.02M$ para que pueda soportar niveles moderados de captura a largo plazo (Booth *et al.* 2011).

Tasa de explotación

La E tuvo valores que indicó una sobreexplotación de *P. kamoharai*, de acuerdo al máximo rendimiento sostenible. Sí el nivel de explotación de la especie está muy próximo o excede el punto de referencia límite ($E = 0.50$), significa que se está extrayendo más del 50% de la biomasa existente, pero para que $F = M$, la E_{opt} debe ser 0.33 (Gulland 1983). En este caso, E obtenido para la especie de estudio, indicó que sobreexcedió el de E_{opt} .

La E de *P. kamoharai* fue menor a lo hallado para *C. amblyrhynchoides* con 0.59 y *C. falciformis* con 0.64 y 0.82 (Hidayattuloh 2017, Chodrijah *et al.* 2018, Rapi *et al.* 2021). La variabilidad de los resultados hallados para la M , F y Z en ésta última especie, se debe probablemente a las condiciones oceanográficas de cada sitio de muestreo (Damora *et al.* 2018) ya que, cada ambiente tiene sus propias características, por lo que hay hábitats diferentes y los organismos desarrollan distintas formas de cuerpos y tamaños. A pesar de las diferencias en las estimaciones, F fue mayor a M en todos los casos, y la tasa de explotación también alta, por lo

que, según el criterio de Sparre y Venema (1997), el valor de $E = 0.50$ indica la utilización del stock en un máximo nivel y dado que $E > 0.50$, entonces el stock está siendo sobreexplotado, que es el caso de estas dos especies de carcarrínidos (Rapi *et al.* 2021).

Además, la información sobre los patrones de historia de vida puede proporcionar una visión considerable de la respuesta que dan las poblaciones de tiburones a la explotación de dichos recursos. Por ejemplo, diferentes estrategias de historia de vida dan lugar a respuestas muy disitintas a la pesca en dos especies de tiburones de tamaño similar en la familia Triakidae, la musola austral, *Mustelus antarticus*, y el tiburón aceitoso, *Galeorhinus galeus*, que son pesca objetivo en Australia. La primera especie, madura relativamente temprano, vive 16 años y, en consecuencia, tiene una tasa muy alta de crecimiento poblacional. La pesquería para esta especie ha sido evaluada como sostenible. En contraste, la segunda especie, madura más tarde, crece lentamente, vive 60 años y tiene una tasa de crecimiento poblacional mucho más baja. Esta especie había sido sobreexplotada constantemente, a pesar de estar sujeta a una presión pesquera similar (Stevens 1999, Dulvy y Forrest 2010).

Puntos biológicos de referencia

Los PBR de *P. kamoharai* indicaron que las F_{opt} y F_{lim} iban del 10 al 16% y dado que la $F = 0.27$, habría peligro de que no renueve el stock, es decir, serían vulnerables a la sobrepesca de seguir con este ritmo de explotación del recurso. Cabe resaltar, que debido a que no se conoce las capturas para los dos años de estudio, este valor de F debe ser considerado con cautela.

Los PBR son valores límites, orientados principalmente a la conservación de los stocks y por ello, son también llamados puntos de referencia para la conservación (Cadima 2003). El criterio de precaución, propuesto por la FAO en el Código de Conducta para la Pesca Responsable, establece que la falta de información científica adecuada no debería utilizarse como razón para aplazar o dejar de tomar las medidas de conservación y gestión necesarias (FAO 1995). Asimismo, establece que, sí un evento natural tiene efectos perjudiciales sobre el estado de los recursos y/o cuando la actividad pesquera plantee una seria amenaza a su sostenibilidad, los estados deberían adoptar medidas de conservación y gestión de emergencia (Cadima 2003). El criterio de precaución, sugiere que los resultados de la investigación pesquera sean tomados en consideración por la gestión a la hora de formular medidas de reglamentación y que estas

también tomen en consideración las condiciones socio-económicas y técnicas de la pesca (FAO 1997).

En años recientes, los enfoques a las pesquerías con datos limitados han atraído el interés de las evaluaciones pesqueras. Un enfoque de investigación particular ha sido el desarrollo de puntos de referencia de gestión basados en la información de los patrones de historia de vida. Por lo general, hay dos tipos de puntos de referencias: aquellos basados en la biomasa y que sirven para determinar si un stock ha sido sobrepescado o no, y aquellos basados en la F , que ayudan a determinar si está ocurriendo la sobrepesca. El propósito de los puntos de referencia es actuar como componentes de un sistema de gestión de pesca (Zhou *et al.* 2022).

El propósito de los PBR es actuar como componentes de un sistema de gestión de la pesca. Para aplicarlos en las decisiones de gestión pesquera, se necesita un indicador correspondiente estimado del stock, para los fines de comparación. Por lo tanto, los PBR basados en la pesca, como la F_{opt} , solo son útiles cuando la F está disponible. Cabe señalar que, debido a la carencia de series de tiempos de capturas confiables, se ha obstaculizado el empleo de modelos de evaluación de stocks tradicionales para estimar la F , haciendo de esta manera que los enfoques de manejo con datos limitados sean más empleados para los análisis en elasmobranchios (Zhou *et al.* 2022).

En síntesis, *P. kamoharai*, es una especie con patrones de historia de vida (tasa de crecimiento lento y moderado, madurez sexual moderada, poca fecundidad y periodo de gestación largo) de lo que se derivan longevidades cortas y con tasas de mortalidad bajas y moderadas, lo que la hace vulnerable a la pesca sin que pueda resistir a los niveles altos de esta.

6.5 Conclusiones

La tasa instantánea de mortalidad natural de *P. kamoharai* fue baja y la fracción de individuos que mueren cada año es del 21%.

La tasa instantánea de mortalidad por pesca fue igual que la natural, así como el porcentaje de individuos que mueren cada año es del 24% por esta actividad.

La tasa instantánea de mortalidad total fue moderada y la fracción de individuos que mueren cada año en la población, es del 40%.

La tasa de explotación excedió el doble de la mortalidad natural, y se encontraba en nivel de sobreexplotación, de acuerdo al máximo rendimiento sostenible.

Los puntos biológicos de referencia como la tasa de mortalidad por pesca y por pesca límite, según el de máximo rendimiento sostenible, determinaron que entre un 10 y 16% era lo que se podía aplicar como esfuerzo pesquero, sin embargo, la tasa de mortalidad por pesca estimada, excedía dichos límites.

CAPÍTULO 7. DEMOGRAFÍA

7.1 Introducción

La demografía es la rama de la ecología que se encarga de las poblaciones, incluyendo sus tamaños, composición, características, distribución, densidad, crecimiento y otras características, así como las causas y consecuencias de los cambios en estos factores (modificado de Thomas 2018). La demografía analiza la productividad de una población capturada y también caracteriza su vulnerabilidad ante la explotación pesquera (Cortés 2007). Los estudios de demografía son útiles debido a que determinan si una población incrementará o disminuirá en tamaño, así como también ayudan a diagnosticar cuán susceptible podría ser debido a la explotación (Caughley 1977, Hoenig y Gruber 1990). La importancia de los estudios de demografía radica en que al estar basados en los parámetros de historia de vida pueden ser muy útiles para un manejo pesquero (Simpfendorfer 2005).

Los análisis demográficos se hicieron más populares para los estudios de los stocks de las poblaciones de tiburones en la década de 1990 (Hoenig y Gruber 1990, Cailliet 1992, Cortés 1995, Simpfendorfer 1999a, b). De acuerdo a Simpfendorfer (2005), entre las técnicas más comunes empleadas para los estudios demográficos están las tablas de vida y los modelos matriciales. Ambas tienen como objetivo estimar el principal parámetro que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), la cual es una medida del potencial de la tasa de crecimiento de una población.

Las tablas de vida son registros de datos de supervivencia (mortalidad) y fecundidad de una cohorte de una población, a una edad específica (Ebert 1999, Krebs 2014). Una cohorte podría incluir la población entera, o solo hembras o solo individuos nacidos en un año determinado (Krebs 2014). Estas técnicas son una forma de hacer un seguimiento de las tasas de reproducción y mortalidad, así como estimar la r .

Los modelos matriciales son una familia de modelos poblacionales basados en estimaciones con álgebra matricial, los mismos que consisten en registros de tasas reproductivas y mortalidad de los individuos de una población en una matriz, donde se predicen los cambios a futuro que se

pueden dar (Krebs 2014). El objetivo principal de este método es calcular la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) (Simpfendorfer 2005).

Por otro lado, la problemática radica en que *Pseudocarcharias kamoharai* es una especie de importancia comercial con escasa información sobre biología y ecología, en específico de su demografía, lo cual no permite que haya información disponible relacionada con la supervivencia, con el crecimiento del tamaño poblacional, el tiempo que transcurre para que se de una generación nueva, entre otros. La justificación de este trabajo se basa en la caracterización de su productividad biológica (abundancia) y su resiliencia (resistencia) a la explotación pesquera, lo que constituye un hito necesario para proveer información sobre un plan de ordenamiento pesquero que permita la conservación del tiburón cocodrilo.

Con base en los patrones de pesca observados en *P. kamoharai* y la información recabada en capítulos anteriores, como por ejemplo, la tasa de crecimiento individual moderada en las hembras, menor longevidad, madurez sexual tardía, baja fecundidad y mortalidad natural, se establecieron las siguientes hipótesis: (1) los patrones de historia de vida de la especie coadyuvan a que el crecimiento poblacional sea estable y, (2) la baja productividad biológica de *P. kamoharai* no puede soportar niveles medios de pesca. Los objetivos de este capítulo fueron determinar los parámetros demográficos de la especie, tales como la tasa neta reproductiva, tiempo generacional, tiempo de duplicidad y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional del tiburón cocodrilo. Así mismo, estimar la respuesta de la especie con base en distintos escenarios de mortalidad (natural y por pesca).

7.2 Materiales y métodos

Los parámetros de historia de vida fueron tomados de los capítulos anteriores de edad y crecimiento, biología reproductiva y dinámica de poblaciones. La edad en años de 4 a 14, longevidad fue de 16 años, edad de madurez sexual 9 de años, fecundidad de cuatro fetos y mortalidad natural de 0.24. Todos estos valores fueron considerados como referencias para las estimaciones de los parámetros poblacionales.

Las dos técnicas que se aplicaron fueron las tablas de vida y los modelos matriciales de Leslie. Las tablas de vida están basadas en la ecuación de Euler-Lotka (Lotka 1907, 1913):

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

donde, l_x = tasa de supervivencia a la edad x , m_x = fecundidad a la edad x (crías hembras por hembra), α = edad de madurez sexual y w = edad reproductiva máxima.

Para la construcción de la tabla de vida se utilizaron la edad, tasa de supervivencia, fecundidad y tasa reproductiva parcial, con el fin de obtener los parámetros poblacionales como la tasa reproductiva neta, el tiempo generacional, capacidad innata para incrementar en condiciones ambientales particulares, tasa de duplicidad poblacional, tasa de crecimiento poblacional intrínseca, tasa de crecimiento poblacional finita, distribución de edades estables de la población, el valor reproductivo, esperanza de vida y potencial de rebote.

La tasa de supervivencia (l_x) es la proporción de individuos que sobreviven a las diversas causas de mortalidad durante un intervalo de tiempo (Krebs 1972, Aguirre-Enriquez 2012). La tasa de supervivencia se la estima por medio de la ecuación (Krebs 1972):

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

donde, l_{x-1} = tasa de supervivencia en el año anterior y Z = mortalidad total ($Z = 0.51$).

La fecundidad (m_x), es el número promedio de fetos o crías por camada o también, el tamaño promedio de la camada (Cortés y Parsons 1996). En este caso, debido a que la fecundidad de la especie es de 4 embriones por camada como promedio y la proporción sexual fue 1H:1M, se empleó la fecundidad parcial de $m_x = 2$.

La tasa reproductiva parcial ($l_x m_x$), es el producto de la tasa de supervivencia por la fecundidad y ayuda como base para estimar la tasa reproductiva neta. La tasa reproductiva neta (R_0), es el número total de crías hembras, producidas por un individuo en una sola cohorte (Simpfendorfer 2005). La fórmula es (Krebs 1972):

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

Sí, $R_0 < 1$, señala que la población decrece; $R_0 = 1$, la población se mantiene en su número y, $R_0 > 1$, la población crece.

El tiempo generacional o la generación (G), es el tiempo promedio que transcurre entre el nacimiento de la progenitora y el de su descendencia (Simpfendorfer 2005). El algoritmo es (Dublin y Lotka 1925):

$$G = \frac{\sum_{x=\alpha}^w lx * mx * x}{R_0}$$

La capacidad innata para incrementar la población en condiciones ambientales particulares (r_m), es un valor relacionado con la r y se lo utiliza como un valor semilla para el proceso interactivo de estimación de r . Se lo calcula según el siguiente algoritmo (Krebs 1985):

$$r_m = \frac{\ln(R_0)}{G}$$

La tasa de crecimiento poblacional intrínseca (r), es el potencial que tiene una población para aumentar o disminuir su tamaño, es decir, el número de individuos promedio que producirá un organismo de la población en un tiempo determinado (Krebs 1985, Lemos-Espinal *et al.* 2005). Se la estimó por medio de la r_m (valor semilla) a través de un proceso interactivo (rutina) con la herramienta solver de Microsoft Excel y se lo estableció cuando el valor de la ecuación de Euler-Lotka fue igual a 1 (Simpfendorfer 2005). Sí, $r < 0$, indica que la población disminuye ya que, el número de nacimientos, es menor al de las muertes; $r = 0$, la población se mantiene debido a que el número de nacimientos es igual al de las muertes y, $r > 0$, la población aumenta, puesto que el número de nacimientos es mayor al de las muertes. Es necesario enfatizar que la r tiene por unidades el número de individuos que producirá un individuo de la población en cada unidad de tiempo, de manera que permite calcular el tamaño de la población en cualquier momento en el tiempo. Por esta razón, esta es una tasa de cambio continua a lo largo del tiempo (Lemos-Espinal *et al.* 2005).

La r es una tasa instantánea y puede ser convertida a una finita más familiar como la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), y se la calcula mediante (Carey 1995):

$$\lambda = e^r$$

Sí, $\lambda < 1$, sugiere que la población decrece; $\lambda = 1$, la población está estable y $\lambda > 1$, la población incrementa. La λ es una tasa que explica el crecimiento poblacional como una proporción o porcentaje y como una función del tiempo absoluto. Cabe destacar que la λ no tiene unidades, esto es, es una tasa adimensional que explica la tasa de multiplicación a la que crecerá la población, una vez transcurrido un tiempo determinado. Por esta razón esta es una tasa de cambio discontinuo a lo largo del tiempo que explica el crecimiento de la población en unidades discretas de tiempo, por ejemplo, de un año a otro (Lemos-Espinal *et al.* 2005).

La tasa de duplicidad poblacional (t_{x2}), es el tiempo que le tomará a una población para que aumente dos veces su tamaño poblacional actual (Caswell 1989). La ecuación es:

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

La distribución de edades estables de la población (C_x), es la proporción de individuos que quedan vivos en cada clase de edad en una población y fue calculada por medio de (Simpfendorfer 2005):

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

El valor reproductivo (V_x), es el número de crías hembras que se esperaría que nazcan de las hembras de una edad determinada (Cortés y Parsons 1996). También, es la contribución que una hembra hará a la población en un futuro (Krebs 2014). Se la estableció por medio de:

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

La esperanza de vida específica para una edad (e_x), es el número promedio de años, que vivirán en un futuro, los individuos de cierta edad en una población desde su nacimiento (Smith y Smith 2007). Se la estimó por medio de:

$$Lx = \frac{lx + (lx + 1)}{2}$$

$$Tx = Lx0 + Lx1 + Lx2 + \dots Lxn$$

$$ex = \frac{Tx}{lx}$$

donde, L_x = tasa de supervivencia promedio durante el intervalo de la edad x a $x+1$; T_x = total de años vividos hacia el futuro por los individuos de una clase x en la población (Smith y Smith 2007).

El potencial de rebote (r_{2m}), es una medida de cuán rápido una población se recuperará después de que la mortalidad por pesca ha removido una parte de ella. La ecuación es (Au y Smith 1997):

$$e^{-(Z+r)} = 1$$

La modelación de escenarios demográficos se hizo con base en cinco condiciones: Escenario 1: mortalidad natural (M) de 0.24 y sin mortalidad por pesca ($F = 0.00$). Escenario 2: $M = 0.24$ y $F = 0.25$. Escenario 3: $M = 0.24$ y $F = 0.50$. Escenario 4: $M = 0.24$ y $F = 0.75$. Escenario 5: $M = 0.24$ y $F = 1.00$.

7.3 Resultados

Escenario con mortalidad natural

La tabla de vida construida para *P. kamoharai*, con base en el escenario 1, indicó que la población estaba en disminución en cuanto a su tamaño (tabla XV). La tasa de supervivencia fue del 79% (alta) en el primer año, del 62% en el segundo año (media), pero bajó a menos de la mitad en el tercer año, 49% (fig. 33). La tasa reproductiva neta fue de 0.92 crías hembras por generación lo que sugirió que la población disminuyó su tamaño. La generación fue de $G = 11.31$ años, esto es, que deben transcurrir 11 años desde que nace la progenitora hasta que lo hagan sus crías. La tasa de crecimiento poblacional intrínseca fue de $r = -0.03$, de ahí que, la población decreció ligeramente en un 3% su tamaño por año. La tasa de crecimiento poblacional finita se estimó en $\lambda = 0.97$, por lo que su población está decayendo en un 3% comúnmente. La

tasa de duplicidad poblacional se calculó en $t_{x2} = -24.59$, por lo que, le tomará alrededor de 24 años a esta población para que aumente al doble de su tamaño poblacional actual.

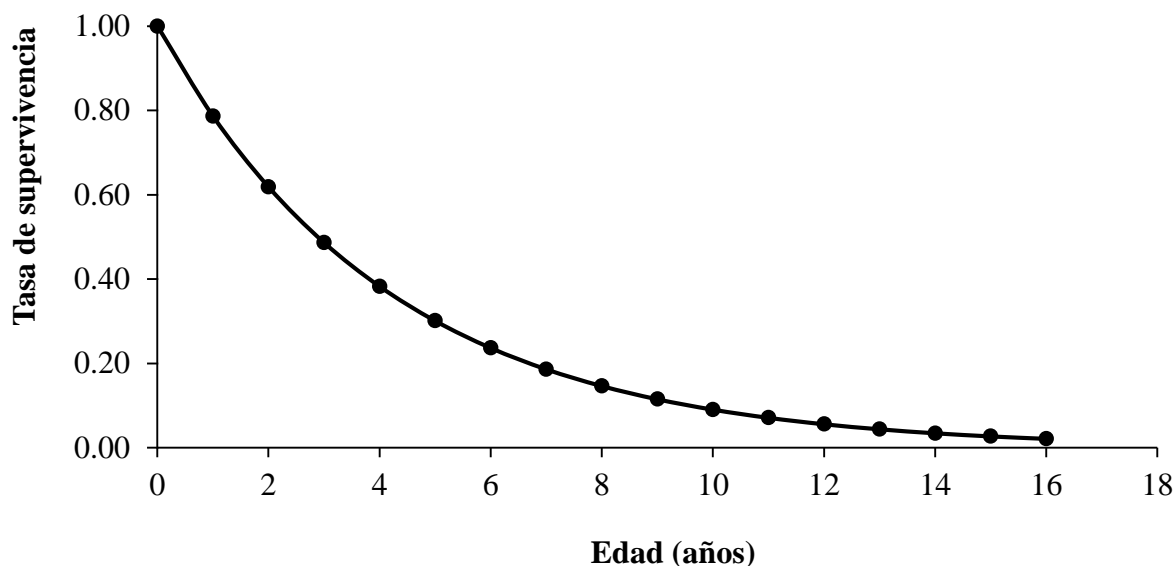


Figura 33. Tasa de supervivencia de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas del Pacífico ecuatoriano, teniendo en cuenta la mortalidad natural.

Tabla XV. Tabla de historia de vida de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas de Ecuador, considerando solo la mortalidad natural.

Edad (x)	Tasa de supervivencia (l_x)	Fecundidad específica para la edad (m_x)	Tasa reproductiva parcial ($l_x * m_x$)	Tasa reproductiva a la edad específica ($l_x * m_x * x$)
0	1.00			
1	0.79			
2	0.62			
3	0.49			
4	0.38			
5	0.30			
6	0.24			
7	0.19			
8	0.15			
9	0.12	2	0.23	2.08
10	0.09	2	0.18	1.81
11	0.07	2	0.14	1.57

12	0.06	2	0.11	1.35
13	0.04	2	0.09	1.15
14	0.03	2	0.07	0.97
15	0.03	2	0.05	0.82
16	0.02	2	0.04	0.69

La composición de edades estables de la población, estuvo dominada por las cuatro primeras edades, la de 0 año con $C_x = 20\%$, la edad 1 con $C_x = 16\%$, edad 2 con $C_x = 13\%$ y edad 3 con $C_x = 10\%$ esto significa que, alrededor del 60% de la población, está compuesta por neonatos y juveniles. Cabe destacar que, menos del 10%, se estimaron para organismos de los 4 a 12 años, mientras que, menos del 1% de tiburones componían las edades de 13 a 16 (fig. 34).

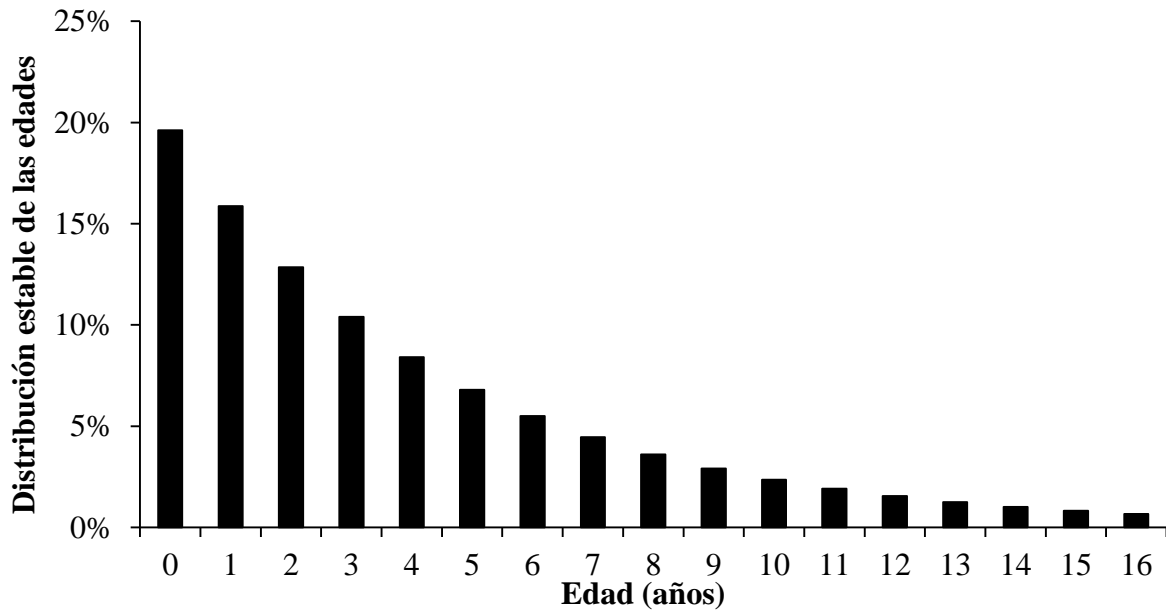


Figura 34. Distribución estable de la edad de *Pseudocarcharias kamoharai*, calculada a partir de los parámetros de la tabla de historia de vida, sin mortalidad por pesca.

El valor reproductivo estuvo entre $(V_x) = 1$ y 7 crías, siendo las de mayor predominio, las de la clase de edad de 9 y 10 años con siete crías, seguido de las de 8, 11 y 12 años con seis crías. Se observó que, conforme aumentaba la edad, lo hacía el V_x , llegando a un punto máximo de fertilidad a los 9 y 10 años y luego, este decrecía hasta llegar a una sola cría (fig. 35).

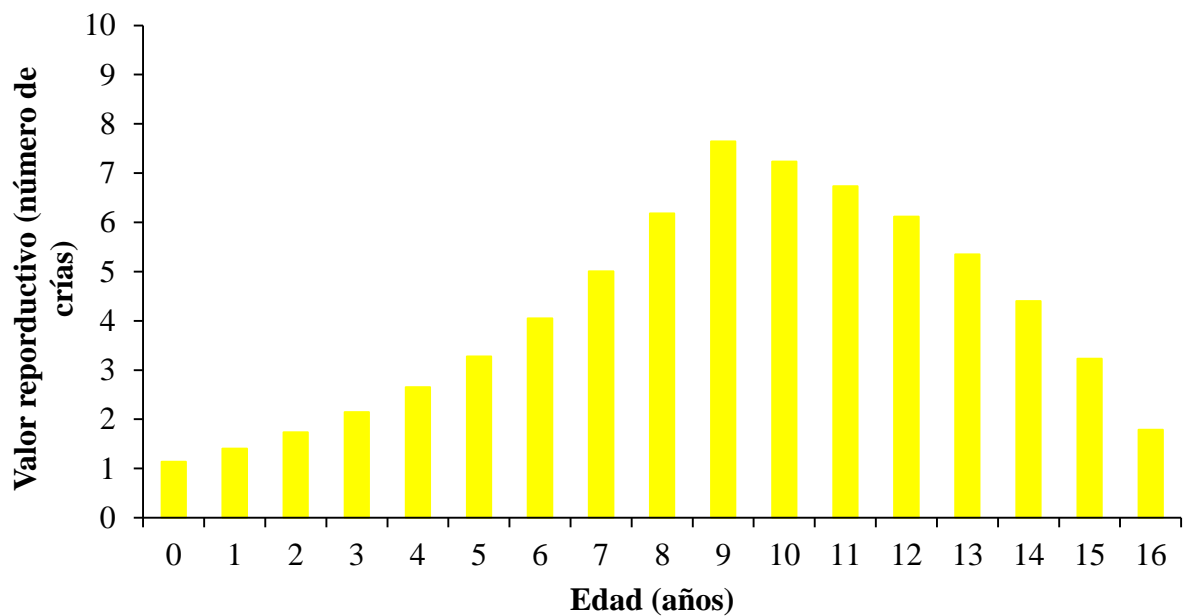


Figura 35. Valor reproductivo de *Pseudocarcharias kamoharai*, estimado con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, considerando la mortalidad natural.

La esperanza de vida fluctuó entre los 1 y 4 años, siendo las primeras clases (0-3 años de edad) las que tenían los valores mayores con 4 años, seguidos de las 4 a 11 años con 3 como proyección. Se evidenció que conforme se incrementaba la edad, la esperanza de vivir de los tiburones iba disminuyendo por cada grupo de edad (fig. 36).

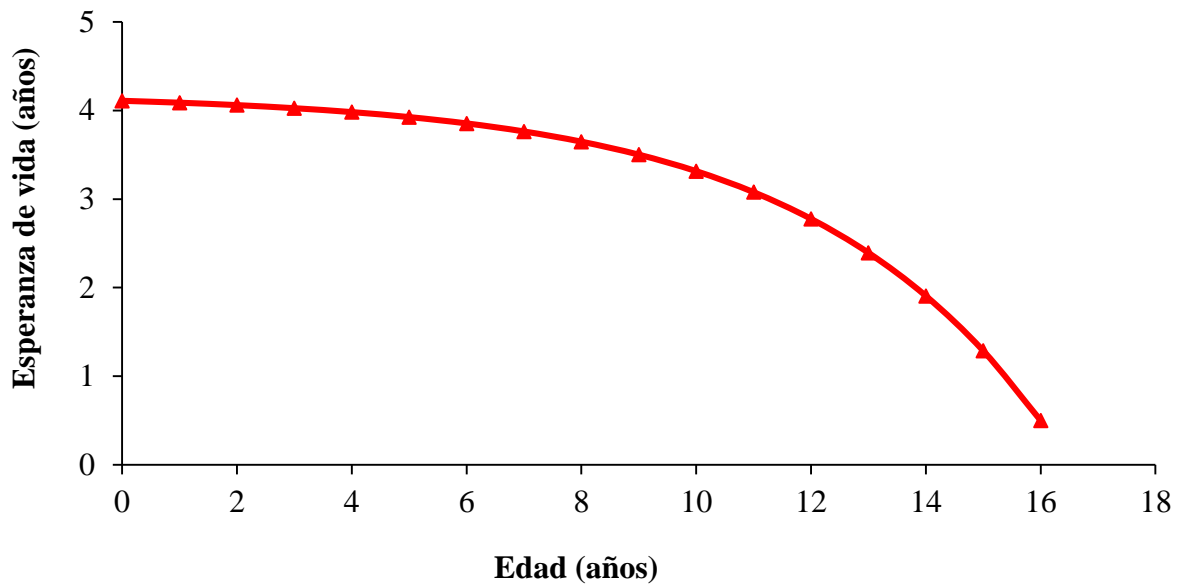


Figura 36. Esperanza de vida de *Pseudocarcharias kamoharai*, con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, teniendo en cuenta solo la mortalidad natural.

El potencial de rebote para *P. kamoharai* fue de $r_{2m} = 0.81$, esto es, que la población se va a recuperar a una tasa alta, considerando solamente la mortalidad natural.

Escenario con mortalidades natural y con pesca

La tabla de vida para *P. kamoharai*, con base en los escenarios del 2 al 5, indicó que el tamaño de la población disminuyó drásticamente. La tasa de supervivencia fue del 79% (alta) en el primer año, del 62% en el segundo año (media), pero bajó a menos de la mitad en el tercer año (49%). Sin embargo, en el cuarto año fue de 30% con una $F = 0.25$; 23% con una $F = 0.50$; 18% para una $F = 0.75$ y un 14% con una $F = 1.00$. Este patrón de disminución del tamaño poblacional fue mayor conforme avanzaba la edad. Durante los 5 años de edad, para la $F = 0.25$ se estimó una tasa de supervivencia del 18%; con una $F = 0.50$, fue del 11%; para una $F = 0.75$ tuvo una tasa de apenas el 7% y con la $F = 1.00$, no hubo sobrevivientes (0%). Para la edad de madurez sexual (9 años) fue del 3% con una $F = 0.25$, del 1% para una $F = 0.50$ y del 0% para las $F = 0.75$ y 1.00 (fig. 37). La tasa de supervivencia se vio afectada en un alto porcentaje al

aumentar la mortalidad por pesca, haciendo que, dentro de los 10 primeros años, no hubiera sobrevivientes (tablas XVI-XIX).

Tabla XVI. Tabla de historia de vida de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas de Ecuador, con base en la mortalidad natural y la mortalidad por pesca de 0.25.

Mortalidad por pesca (F_x)	Edad (x)	Tasa de supervivencia (l_x)	Fecundidad específica para la edad (m_x)	Tasa reproductiva parcial (l_x*m_x)	Tasa reproductiva a la edad específica (l_x*m_x*x)
0.00	0	1.00			
0.00	1	0.79			
0.00	2	0.62			
0.00	3	0.49			
0.25	4	0.30			
0.25	5	0.18			
0.25	6	0.11			
0.25	7	0.07			
0.25	8	0.04			
0.25	9	0.03	2	0.05	0.46
0.25	10	0.02	2	0.03	0.32
0.25	11	0.01	2	0.02	0.21
0.25	12	0.01	2	0.01	0.14
0.25	13	0.00	2	0.01	0.09
0.25	14	0.00	2	0.00	0.06
0.25	15	0.00	2	0.00	0.04
0.25	16	0.00	2	0.00	0.03

Tabla XVII. Tabla de historia de vida de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas de Ecuador, basada en la mortalidad natural y la mortalidad por pesca de 0.50.

Mortalidad por pesca (F_x)	Edad (x)	Tasa de supervivencia (l_x)	Fecundidad específica para la edad (m_x)	Tasa reproductiva parcial (l_x*m_x)	Tasa reproductiva a la edad específica (l_x*m_x*x)
0.00	0	1.00			
0.00	1	0.79			
0.00	2	0.62			
0.00	3	0.49			
0.50	4	0.23			
0.50	5	0.11			

0.50	6	0.05			
0.50	7	0.03			
0.50	8	0.01			
0.50	9	0.01	2	0.01	0.10
0.50	10	0.00	2	0.01	0.05
0.50	11	0.00	2	0.00	0.03
0.50	12	0.00	2	0.00	0.01
0.50	13	0.00	2	0.00	0.01
0.50	14	0.00	2	0.00	0.00
0.50	15	0.00	2	0.00	0.00
0.50	16	0.00	2	0.00	0.00

Tabla XVIII. Tabla de historia de vida de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas de Ecuador, proyectada con valores de la mortalidad natural y mortalidad por pesca de 0.75.

Mortalidad por pesca (F_x)	Edad (x)	Tasa de supervivencia (l_x)	Fecundidad específica para la edad (m_x)	Tasa reproductiva parcial (l_x*m_x)	Tasa reproductiva a la edad específica (l_x*m_x*x)
0.00	0	1.00			
0.00	1	0.79			
0.00	2	0.62			
0.00	3	0.49			
0.75	4	0.18			
0.75	5	0.07			
0.75	6	0.02			
0.75	7	0.01			
0.75	8	0.00			
0.75	9	0.00	2	0.00	0.02
0.75	10	0.00	2	0.00	0.01
0.75	11	0.00	2	0.00	0.00
0.75	12	0.00	2	0.00	0.00
0.75	13	0.00	2	0.00	0.00
0.75	14	0.00	2	0.00	0.00
0.75	15	0.00	2	0.00	0.00
0.75	16	0.00	2	0.00	0.00

Tabla XIX. Tabla de historia de vida de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas de Ecuador, estimada con la mortalidad natural y mortalidad por pesca de 1.00.

Mortalidad por pesca (F_x)	Edad (x)	Tasa de supervivencia (l_x)	Fecundidad específica para la edad (m_x)	Tasa reproductiva parcial ($l_x * m_x$)	Tasa reproductiva a la edad específica ($l_x * m_x * x$)
0.00	0	1.00			
0.00	1	0.79			
0.00	2	0.62			
0.00	3	0.49			
1.00	4	0.14			
1.00	5	0.04			
1.00	6	0.01			
1.00	7	0.00			
1.00	8	0.00			
1.00	9	0.00	2	0.00	0.01
1.00	10	0.00	2	0.00	0.00
1.00	11	0.00	2	0.00	0.00
1.00	12	0.00	2	0.00	0.00
1.00	13	0.00	2	0.00	0.00
1.00	14	0.00	2	0.00	0.00
1.00	15	0.00	2	0.00	0.00
1.00	16	0.00	2	0.00	0.00

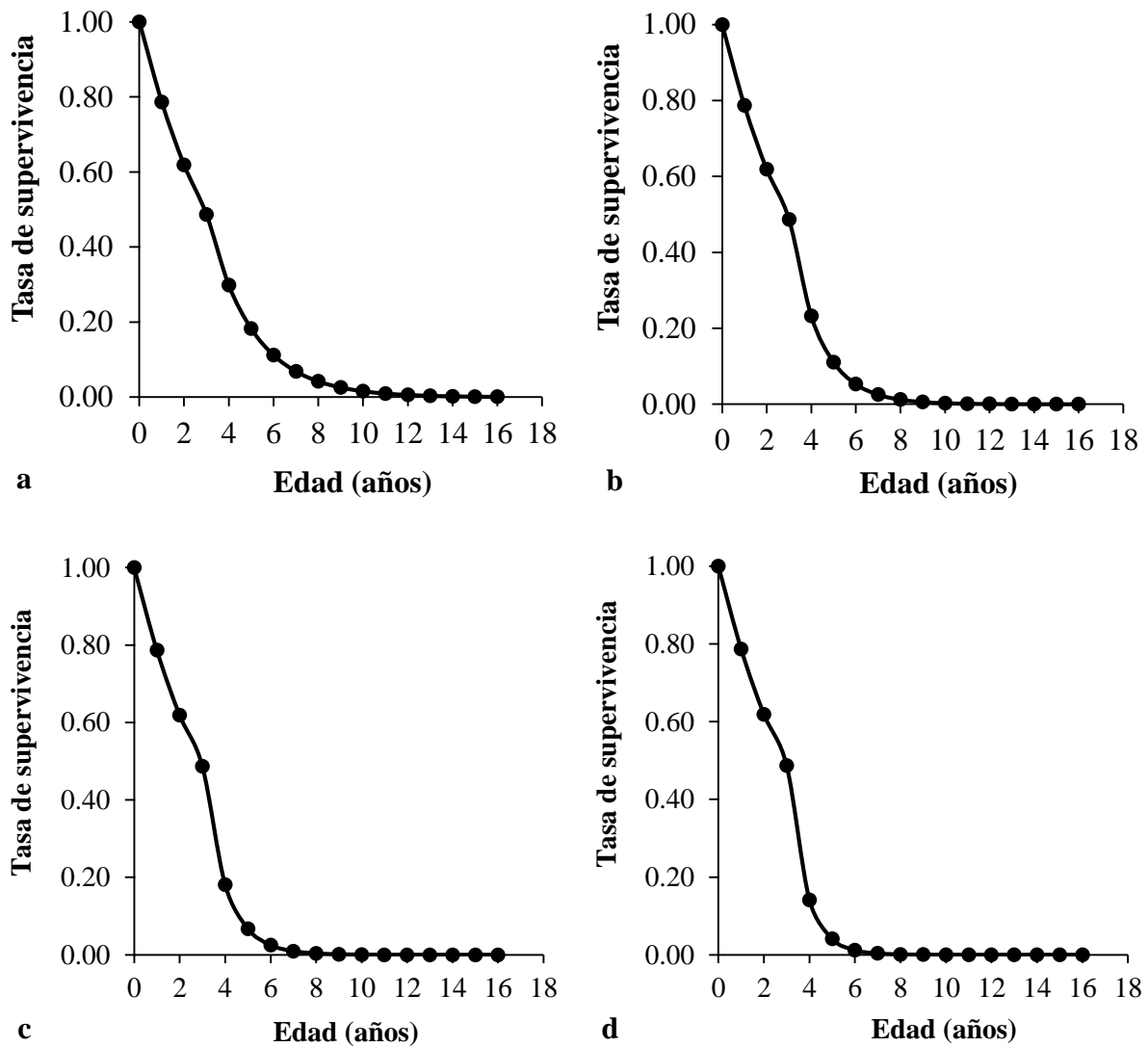


Figura 37. Tasas de supervivencia de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas del Pacífico ecuatoriano, con diferentes escenarios de pesca. (a) Mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca del $F = 0.25$, (b) mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca de $F = 0.50$, (c) mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca de $F = 0.75$, (d) mortalidad natural de $M = 0.24$ y por pesca de $F = 1.00$.

Para el escenario 2, la tasa reproductiva neta disminuyó siete veces con respecto a la anterior, con un $R_0 = 0.13$ crías hembras por generación. Debido a que su tasa fue $R_0 = 0.13$, esto sugirió que, decreció su tamaño poblacional. Caso similar ocurrió para el escenario 3, con una $R_0 = 0.02$ crías hembras por generación. Lo mismo sucedió para el escenario 4, con una $R_0 = 0.00$ crías hembras por generación y en el escenario 5 con una $R_0 = 0.00$ crías hembras por

generación. Así mismo, conforme iba incrementando la tasa de mortalidad por pesca, disminuía su tiempo generacional. En el escenario 2, la generación fue de $G = 10.42$ años, esto es, que deben transcurrir 10 años desde que nace la progenitora hasta nazcan sus crías. En los siguientes escenarios 3, 4 y 5 fue de $G = 9$ años (tabla XX).

La tasa de crecimiento poblacional intrínseca fue de $r = -0.19$, de ahí que, la población disminuyó en un 19% su tamaño por cada año para una $F = 0.25$. Lo mismo aconteció para la $F = 0.50$, con una $r = -0.37$ donde se notó el doble, es decir, que decreció en un 37% su tamaño poblacional. Tres veces disminuyó su tamaño $r = -0.55$ al tener una $F = 0.75$ y cuatro veces decreció su tamaño poblacional, $r = -0.73$, con una $F = 1.00$. La tasa de crecimiento poblacional finita se calculó en $\lambda = 0.83$, por lo que su población disminuyó en un 17% para el escenario 2. Este mismo patrón de reducción de su tamaño poblacional se observó para el resto de los escenarios 3, 4 y 5, pero con distintos porcentajes (tabla XX).

Tabla XX. Parámetros demográficos estimados de la tabla de historia de vida de *Pseudocarcharias kamoharai* en aguas de Ecuador, con base en la mortalidad natural de $M = 0.24$ y distintas intensidades de mortalidad por pesca.

Tasa de mortalidad por pesca (F)	Tasa reproductiva neta (R_0 , número de crías)	Generación (G, años)	Tasa de crecimiento poblacional intrínseca (r)	Tasa de crecimiento poblacional finita (λ)	Tasa de duplicidad poblacional (t_{x2} , años)
0.25	1.84	10.42	-0.19	0.83	-3.64
0.50	0.13	9.89	-0.37	0.69	-1.87
0.75	0.02	9.59	-0.55	0.58	-1.26
1.00	0.00	9.42	-0.73	0.48	-0.95

La composición de edades estables de la población para el escenario 2, estuvo dominada por las cinco primeras edades con valores similares, la de 0 y 1 años con $C_x = 16\%$ cada una, la edad de 2 años con $C_x = 15\%$, edad de 3 con $C_x = 14\%$ y edad de 4 con $C_x = 10\%$ esto significa que, el 71% de la población, predominaban los neonatos y juveniles. Cabe destacar que, menos del 10% de en cada clase de edad, se estimaron para organismos de los 5 a 14 años, mientras que, menos del 1% de tiburones componían las edades de 15 a 16. Para el escenario 3, los mismos grupos de edad presentaron valores similares del 12 al 18%, dando como resultado que un 72% de la población esté formada por neonatos y juveniles. Mientras que, para el escenario

4, la clase de edad más predominante fue la de 3 años con el 22%, seguida de tiburones de 2 años con el 16%, de 4 años con el 14% y de 1 año con el 12%. Así mismo, se observó de forma muy similar para el escenario 5, donde la clase de edad de 3 años, predominaba con el 27%, seguida de las de 2 y 4 años de edad con 16% para cada una y, la de 1 año con el 10% (fig. 38).

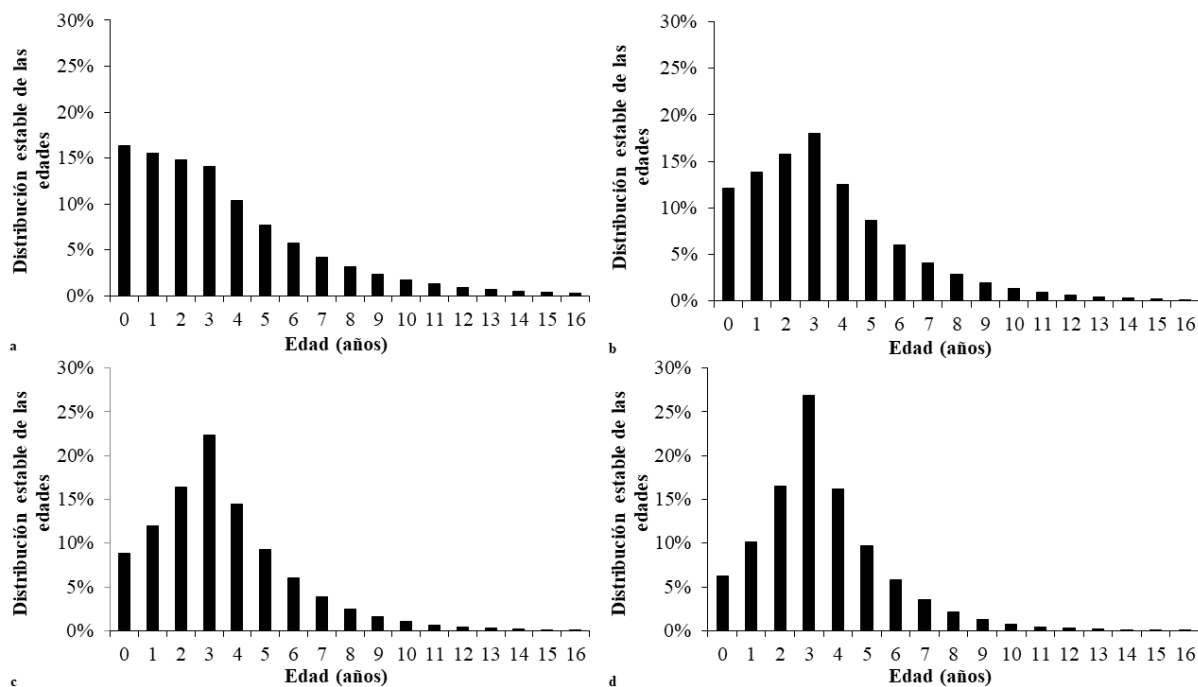


Figura 38. Distribución estable de la edad de *Pseudocarcharias kamoharai*, estimada a partir de los parámetros de la tabla de historia de vida, con mortalidad natural y con diferentes tasas de mortalidad por pesca (F): (a) $F = 0.25$, (b) $F = 0.50$, (c) $F = 0.75$ y (d) $F = 1.00$.

El valor reproductivo estuvo entre $V_x = 1$ y 7 crías, para el escenario 2, siendo las de la clase de edad de 9 años que predominaban con siete crías, seguida de las de 10, 11 y 12 años con seis crías cada una. Se observó que, conforme aumentaba la edad, lo hacía el V_x , llegando a un punto máximo de fertilidad a los 9 años y luego, este decrecía hasta llegar a dos crías. En escenario 3, el número de crías tuvo un rango menor al anterior, $V_x = 0-6$ crías. Las que más aportaron al crecimiento poblacional fueron las de 9 y 10 años con seis crías cada una, seguidas de las de 11 a 13 años con cinco crías cada una. Cabe resaltar que, desde 1 hasta 4 años, no aportaron con ningún individuo para la población. En el escenario 4, continuó la reducción del aporte que hacen las hembras al tamaño poblacional y este fue de $V_x = 0$ a 5 crías. Las hembras de 5 a 9

años tuvieron $V_x = 5$ crías por cada clase, seguidas de las de 13 y 14 años con cuatro crías y las de 1 a 5 años, no tuvieron descendencia. Esta tendencia de reducción del aporte de tiburones a la población también se observó en el escenario 5, con un $V_x = 0-4$ crías. Las hebras de 9 a 13 años, mostraron un aporte de crías en cada grupo de edad, seguidas de las 14 a 15 años con tres crías, en cambio, las de 1 a 5 años, no tuvieron descendientes (fig. 39).

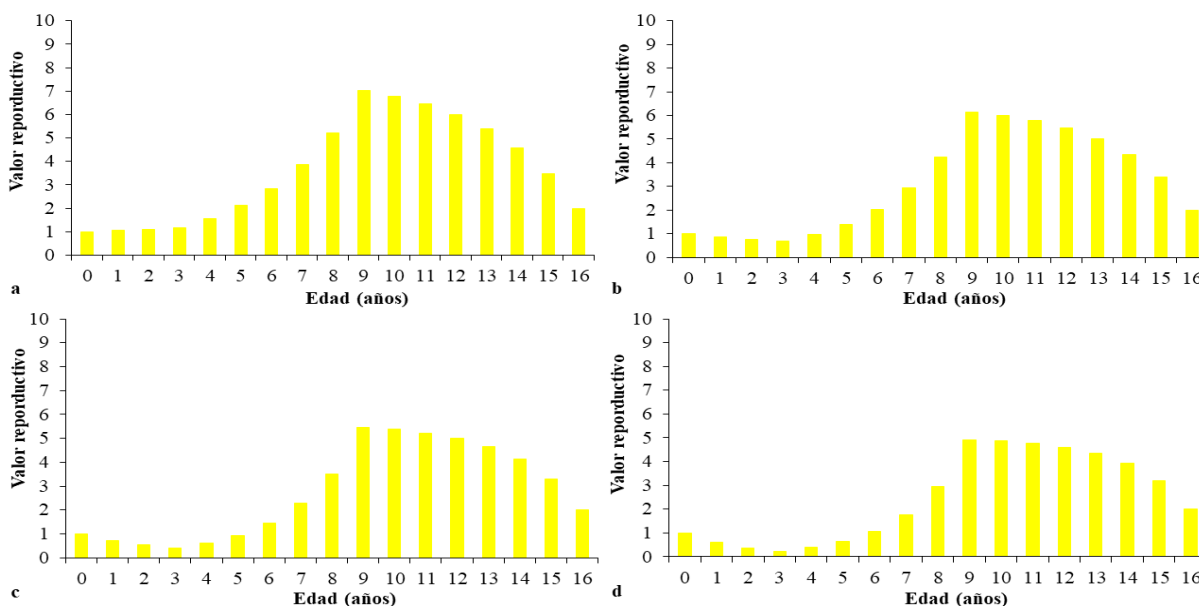


Figura 39. Valores reproductivos de *Pseudocarcharias kamoharai*, con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, considerando la mortalidad natural ($M = 0.24$) y diferentes escenarios de mortalidad por pesca (F): $F = 0.25$, $F = 0.50$, $F = 0.75$ y $F = 1.00$.

La esperanza de vida fluctuó entre $e_x = 1$ y 3 años, para el escenario 2, siendo la primera clase, de 0 año de edad las que tenían los valores mayores con tres años, seguidos de las 1 a 10 años con 2 como proyección. Se evidenció que conforme se incrementaba la edad, la esperanza de vivir de los tiburones iba disminuyendo por cada grupo de edad. Para el escenario 3, se notó una reducción en la esperanza de vida se redujo a $e_x = 1-2$ años, por lo que las primeras clases de edad (de 0 a 2 años), obtuvieron los valores mayores de dos años, seguidas de las de 3 a 13 años con solo 1 año. Un cambio más fuerte fue observado para los tiburones en el escenario 4, donde los organismos de 0 a 1 año proyectaron una $e_x = 2$ años y los de 2 a 14 años con solo un año de edad. De forma drástica, en el escenario 5, los de 0 a 1 años de edad, mostraron una e_x

= 2 años, los de 2 años con un solo año y el resto de clases, no tuvieron ninguna esperanza de vida (fig. 40).

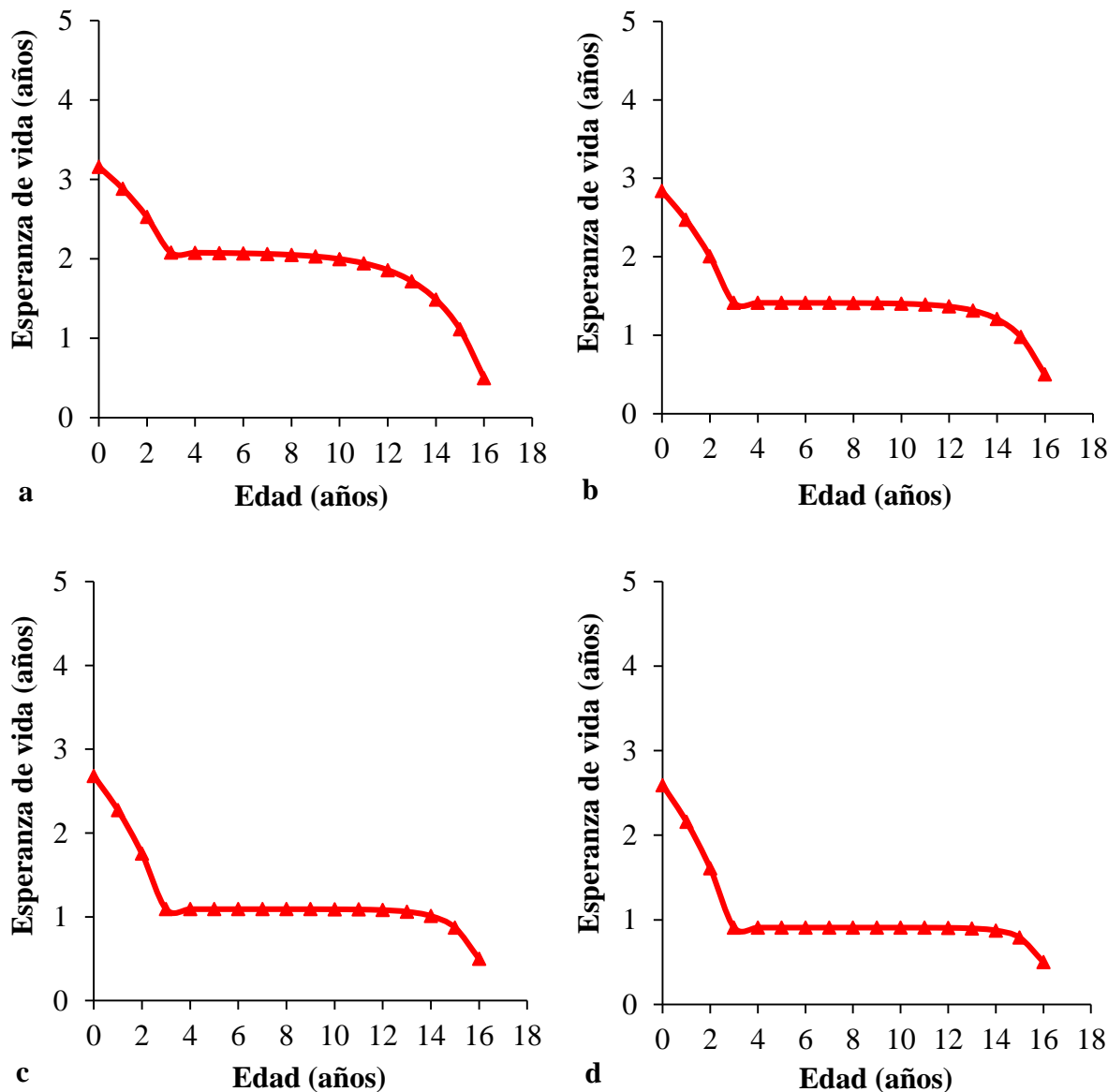


Figura 40. Esperanza de vida de *Pseudocarcharias kamoharai*, estimada con base en los parámetros de la tabla de historia de vida, teniendo en cuenta la mortalidad natural ($M = 0.24$) y cuatro escenarios de mortalidad por pesca (F): $F = 0.25$, $F = 0.50$, $F = 0.75$ y $F = 1.00$.

El potencial de rebote para la especie, en el escenario 2, fue de $r_{2m} = 0.74$, es decir, que la población se va a recuperar con tasa alta considerando la mortalidad natural y por pesca al 25%.

Mientras que, para el escenario 3, la $r_{2m} = 0.69$ sugirió que la población se recuperaría con una tasa media. Lo mismo se observó con el escenario 4 ($r_{2m} = 0.64$) y 5 ($r_{2m} = 0.60$).

7.4 Discusiones

Pseudocarcharias kamoharai es una especie oceánica y esporádicamente costera, de interés comercial que es explotada a nivel mundial (Hazin *et al.* 1990; Compagno 2001; FAO 2021) y en Ecuador, su captura es dirigida e incidental tanto a nivel artesanal como industrial (Martínez-Ortiz y García-Domínguez 2013). De ahí que, existe una gran necesidad de emplear medidas de manejo pesquero basadas en parámetros de historias de vida locales (Grant *et al.*, 2018; Santander-Neto *et al.* 2021). El análisis demográfico de este capítulo demostró que la especie, en condiciones de mortalidad natural solamente, se encuentra decayendo en un $r = -0.03$ por cada año y un $\lambda = 0.97$, en términos generales. Además, no soporta los niveles de pesquerías actuales, ni en sus umbrales mínimos ni máximos, por lo que es vulnerable a la explotación pesquera. Estos parámetros son menores a los estimados en el trabajo demográfico de *C. falciformis* en Jalisco y Colima, Pacífico mexicano, donde se determinó una $r = 0.06$ al año (6%) y $\lambda = 1.06$ por lo que el aumento del tamaño poblacional fue mínimo o bajo (Mondragón-Sánchez 2015). Al igual que para *I. oxyrinchus* hecho en aguas de Taiwán, Pacífico Noroccidental, el cual produjo una media de $\lambda = 1.08$ (8%) para la especie si se consideraba que su ciclo reproductivo era de 2 años y un promedio de $\lambda = 1.05$ (5%) sí se tenía en cuenta el ciclo reproductivo de 3 años, de ahí que, su crecimiento poblacional era entre 5 y 8%, lo que implica que la abundancia de la especie en esta región del océano Pacífico se está reduciendo bajo estas circunstancias de pesca (Tsai *et al.* 2014). Así mismo, para las cuatro especies de condrictios analizadas en los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa y Nayarit, Pacífico mexicano, la $\lambda = 1.33$ para la musola gris de California, *Mustelus californicus*; $\lambda = 1.25$ en la musola parda, *Mustelus henlei*; $\lambda = 1.14$ en la guitarra viola, *Pseudobatos productus*, y raya de California, *Caliraja inornata*; se observó que todos los valores indicaban que todas las especies experimentaron un incremento en sus tamaños poblacionales (Fajardo-Yamamoto 2014). Al igual que, en *P. glauca* en aguas estadounidenses, Atlántico noroccidental, con un $\lambda = 1.23$ (Aires-da-Silva y Gallucci 2007). Con base en lo anterior, las especies marinas más longevas con características de historias de vida cuyas $\lambda = < 10\%$ son particularmente vulnerables a incrementar sus tamaños poblacionales frente a la

mortalidad (Musick 1999). Las λ bajas son representativas de especies con un crecimiento individual bajo, de madurez sexual tardía, de larga vida relativamente y con baja fecundidad (Tsai *et al.* 2014). Dichas especies tienden a exhibir rendimientos pesqueros de bajo potencial, recuperación lenta de la mortalidad inducida por la pesca y mayores riesgos de extinción (Stevens *et al.* 2000).

Los parámetros demográficos para el escenario donde solo se consideraba la mortalidad natural, señalaron a *P. kamoharai* como una especie con una supervivencia que en los primeros años de vida caía a menos de la mitad, así como una R_0 de menos de un organismo por año, su G fue de más de 10 años y sus tasas de crecimiento poblacionales (r y λ) demostraron que su tamaño poblacional decayó en un 3% anualmente. El análisis demográfico indicó que esta especie es bastante susceptible a la explotación pesquera, especialmente en sus primeros años de vida. Esto se debe a que alcanzan su madurez sexual a los 91 cm de LT las hembras (9 años de edad) y los machos a los 84 cm de LT (8 años de edad) y, tienen poca progenie (4 crías por camada). Esto es distinto a lo observado para el tiburón leopardo, *Triakis semifasciata*, donde el estudio demográfico demostró que las poblaciones que habitan en aguas de California, Pacífico estadounidense, son saludables y tienden a aumentar en su tamaño ya que, su $R_0 = 4.47$, es decir, cuatro crías por generación, $G = 22.35$ años y $r = 0.03$, lo que señala que esta población tiende a aumentar alrededor del 7% por año en condiciones naturales (sin pesca) y puede doblar su tamaño (t_{x2}) en 10 años (Cailliet, 1992a). Esto también se dio para el tiburón ángel del Pacífico, *Squatina californica*, en esta misma región del Pacífico, donde se obtuvo $R_0 = 2.25$ crías, $G = 14.50$ años y $r = 0.06$ por año (Cailliet *et al.* 1992). De igual manera, para las dos poblaciones de tiburón cornuda de corona, *Sphyrna tiburo*, del suroeste de Florida, Atlántico estadounidense, se establecieron $R_0 = 1.04$ – 3.61 crías, $G = 4.00$ – 5.10 años y $r = 0.01$ – 0.28 (Cortés y Parsons 1996). Estas tres especies presentaron parámetros demográficos que indicaban que tienden a presentar un incremento en sus tamaños poblacionales, en ausencia de la pesca.

Uno de los parámetros poblacionales de mayor relevancia es la fecundidad y en el caso de *P. kamoharai* es baja (4 crías) y nacen a los 45.5 cm de LT, esto es, a un 39% de 117 cm de LT, por lo que sus crías son pocas en número y de tallas grandes. Esto también se da para las

poblaciones de *S. tiburo* que habitan en aguas de Florida, donde el número de sus crías son moderadas (21), pero de tallas grandes al nacer ($\bar{x} = 27.5$ cm de LT), lo que representa el 24% de la talla máxima registrada en esa zona, la misma que es de 116 cm de LT (Parsons 1993b). Esto se relaciona con la supervivencia debido a que, los neonatos que sean más pequeños y de menor crecimiento son más vulnerables a los depredadores que aquellos que, presentan un tamaño mayor y de rápido crecimiento (Cortés y Parsons 1996).

Otro parámetro poblacional de importancia en la demografía es la longevidad, pieza clave en las tablas de vidas. La longevidad en *P. kamoharai* fue de $t_{max} = 16$ años para las hembras y $t_{max} = 14$ para los machos. Esto es similar a la de *S. tiburo* ($t_{max} = 12$ años para las hembras) (Cortés y Parsons 1996), pero mayor a la de *R. terraenovae*, con una $t_{max} = 8-10$ años (Branstetter 1987). En general, los tiburones de aguas de aguas tropicales tienden a vivir menos años que aquellos que son de aguas frías como *S. acanthias* ($t_{max} = 70$ años o más) (Jones y Geen 1977; Saunders y McFarlane 1993) y *Somniosus microcephalus* que vive alrededor de 400 años (Nielsen *et al.* 2016).

La supervivencia de *P. kamoharari*, fluctuó del 79% (alta) al 49% (moderada) en los tres primeros años de vida y cuando alcanzó su madurez sexual fue baja, del 15% para los machos y 12% para las hembras. Un patrón similar a lo observado en *Triakis semifasciata* donde se determinó un rango de 76–57% y al alcanzar su madurez sexual, 11–21 años, fue de 19-5% para las hembras (Cailliet 1992; Kusher *et al.* 1992). Sin embargo, esto es mayor a lo obtenido en *R. terraenovae* en el golfo de México, Atlántico noroccidental, donde su supervivencia fue del 51% en su primer año de vida (Cortés 1995), así como en *S. tiburo*, donde durante el primer año, era del 48% al igual que en el tiburón limón, *Negaprion brevirostris*, en la isla Bimini, Bahamas, Atlántico noroccidental (Manire y Gruber 1993). De acuerdo a Cortés y Parsons (1996), esto se debe a que la talla de nacimiento y el hábitat en el que se desarrollan estas especies, son fundamentales ya que, si nacen de tallas pequeñas, pero viven en bahías cerradas o semicerradas, la presencia de depredadores es mínima asegurándoles una supervivencia hasta alcanzar su madurez sexual y habitar en sitios alejados de la costa, con mayores oportunidades para cazar y evitar ser presas de otras especies de mayor tamaño. Por el contrario, si las especies tienen tallas de nacimientos más grandes, aunque viven en lugares abiertos como los oceánicos,

con mayor número de depredadores, van a presentar mayor capacidad de natación, evitando ser presas de otras especies y también, poder capturar presas para su alimentación.

La distribución de edades de *P. kamoharai* estuvo dominada por las cuatro primeras edades (0–3 años), es decir, que el 60% de la población la constituyeron neonatos y juveniles. De forma similar, en *T. semifasciata* la composición estable de edades estuvo dominada por las cinco clases, de 0 a 4 años, donde los neonatos obtuvieron más del $C_x = 20\%$, de 1 a 4 años su $C_x = 45\%$, fracción no explotada, y un $C_x = 35\%$ para la parte de la población capturada (Cailliet 1992). Así mismo, para *S. tiburo*, donde los neonatos representaban más del $C_x = 50\%$ de la población, los tiburones de 1 año de edad el $C_x = > 20\%$ y los de 2 años con $C_x = > 10\%$, es decir, que más del 80% de la población estaba compuesta por neonatos y juveniles (Cortés y Parsons 1996). De igual manera, para *P. glauca*, donde se observe la dominancia de neonatos y juveniles (0–4 años) con $C_x = 91\%$ de la población, de las cuales los de edad 0, representaban el $C_x = 41\%$; mientras que, las clases de edad mayores a 10 años tuvieron un $C_x = < 1\%$ (Aires-da-Silva y Gallucci 2007). También, para el tollo dentado, *Triakis megalopterus*, en aguas de Sudáfrica, océano Índico occidental, donde más del 50% de la población para hembras lo constituían individuos menores a 4 años y apenas el 8% eran sexualmente maduros (≥ 15 años) (Booth *et al.* 2011). Cailliet (1992) sostiene que esto se debe a que, comúnmente para las especies de tiburones de tallas menores, la captura está compuesta por organismos inmaduros basado en la curva de captura de *T. semifasciata* en la bahía de san Francisco, California Pacífico estadounidense estimada por Smith y Abramson (1990). En el caso del tiburón cocodrilo, de acuerdo a su talla de madurez sexual, 88% de las hembras eran maduras y un 84% de los machos estaban maduros por lo que, el porcentaje de organismos que quedaban vivos oscilaba alrededor del 10%, en ambos sexos.

Los valores reproductivos de *P. kamoharai* estaba entre $V_x = 1$ y 7 crías. La fecundidad se incrementaba con base en el aumento de la edad y luego, estos decrecían hasta llegar a una sola cría. Este patrón también se dio en el caso de *S. tiburo* donde a la edad de 3 años, alcanza su auge en la fecundidad con $V_x = 8-10$ crías, esta se mantiene hasta los 9 años y luego decae conforme avanza la edad hasta los 12 años (Cortés y Parsons 1996). Un V_x mayor asegura que, en el caso de continuar con los niveles de pesca comúnmente, esto no afectaría el crecimiento

poblacional como en el caso de *S. tiburo* en el golfo de México, *P. glauca* y *P. productus* en el Pacífico mexicano (Márquez-Farías *et al.* 1998; Guerrero-Maldonado 2005; Downton-Hoffman 2007).

La esperanza de vida de *P. kamoharai*, varió de 1 a 4 años, siendo las primeras clases de edad las que presentaron valores mayores de $e_x = 4$ años, los grupos de 4 a 11 años con $e_x = 3$. Al aumentar la edad, la esperanza de vivir de los tiburones iba decayendo. Estos valores son mayores a los 8 primeros años de vida de *S. tiburo* con $e_x = 2$ años, y luego esta decae a $e_x = 1$ año para las clases etarias de 9 a 11 (Cortés y Parsons 1996). Sin embargo, son menores a los hallados para el tiburón arenoso, *Carcharhinus obscurus*, en aguas de Florida y el mar Caribe, Atlántico noroeste, con una $e_x = 11$ años a nivel poblacional (Romine *et al.* 2009). La esperanza de vida para *C. taurus* en aguas de Estados Unidos, Atlántico noroccidental y de Sudáfrica, Índico suroccidental, donde las hembras tenían una $e_x = 40$ años y los machos de $e_x = 34$ años, para dichas poblaciones (Passerotti *et al.* 2014). Los organismos con estrategia de historia de vida r son comúnmente de tallas pequeñas, madurez sexual temprana, mucha descendencia y baja esperanza de vida; mientras que, los de estrategia k , tienen tallas corporales grandes, madurez sexual tardía, poca progenie y alta esperanza de vida (Krebs 2014). En el tiburón cocodrilo se observó que presentaban tallas menores, en comparación con el tamaño corporal del resto de tiburones Lamniformes; madurez tardía, pocas crías y baja esperanza de vida.

Los parámetros demográficos de *P. kamoharai* en los cuatro escenarios con M y F , tuvieron valores que iban disminuyendo conforme aumentaba el esfuerzo pesquero por lo que, la especie es vulnerable a la explotación pesquera. Esto es similar a lo estudiado en las poblaciones de *T. semifaciata*, la cual con una $F_{\bar{x}} = 0.08$ empleada en los últimos 10 años e iniciando la pesca a diferentes edades (4–21 años), la $R_0 = 0.99–3.80$, $r = 0.00–0.06$ y la $\lambda = 1.00–1.06$, se redujeron notablemente, mientras que la $G = 21.34$ se mantuvo igual en todos los escenarios, de ahí que sí se inicia la pesca a edades tempranas, la población no se reemplazara debido a que los juveniles no tendrán oportunidad de madurar sexualmente ni reproducirse (Cailliet 1992). Así mismo, las poblaciones de *C. falciformis* en aguas de Brasil, Atlántico suroccidental, donde se observó que dicha especie tenía baja resistencia a los niveles de pesca empleados por lo que, medidas de conservación debían ser aplicadas para restablecer sus poblaciones en niveles

seguros en esta región del planeta (Santander-Neto *et al.* 2021). La demografía de *C. obscurus* con un rango de pesca de $F = 0.07-0.21/\text{año}$, determinaron un $r = -9.7\%$ to $6.4\%/\text{año}$, haciéndola vulnerable a la pesca, de ahí que, medidas rigurosas de manejo son requeridas para recuperar sus poblaciones colapsadas (Romine 2009).

Con relación a los análisis demográficos, Chen y Yuan (2006) sostienen que deben ser utilizados para tener un criterio del grado de desarrollo de las poblaciones. La r disminuye en cuanto la F aumenta. Cuando la r es cercana a 0, quiere decir que la población está ligeramente desarrollada; sí la r presenta un valor positivo, la población se ha desarrollado a plenitud con ese nivel de pesca actual (rendimiento máximo sostenible) y, sí la r tiene un valor negativo, indica que la población ha sido sobreexplotada. En el caso, de *P. kamoharai*, los niveles de pesca comúnmente empleados para esta zona del Pacífico, indicaron que es una especie sobreexplotada.

7.5 Conclusiones

Los patrones de historia de vida de *P. kamoharai* determinaron que es una especie con una tasa de crecimiento individual moderada en las hembras y baja en machos, longevidad menor, madurez sexual tardía, fecundidad y mortalidad natural bajas, por lo que su productividad biológica es menor.

Los parámetros demográficos de *P. kamoharai* establecieron que es una especie con baja productividad y que, en ausencia de la mortalidad por pesca, las poblaciones tienden a no recuperarse, es decir, su tamaño poblacional disminuye, por lo que se hace vulnerable a cualquier tipo de perturbación.

La supervivencia fue decayendo con relación al aumento edad, de ahí que, al llegar a los 3 años de edad, fue del 49%. La distribución estable de edades evidenció que el 60% de la población estaba constituida por los neonatos y juveniles. Los valores reproductivos oscilaron entre 1 y 7 crías y cuando tenían entre 9 y 10 años, mayor era el número de crías que aportaban a la población. La esperanza de vida fluctuó entre los 1 y 4 años, siendo las primeras clases (0-3 años de edad) las que tenían los valores mayores con 4 años. El potencial de rebote fue de 81%, esto es, que la población se iba a recuperar con a una tasa alta.

El estudio demográfico, bajo distintos tipos de presión pesquera, demostró que su tamaño poblacional disminuía conforme aumentaba el esfuerzo pesquero. La tasa reproductiva neta fue de 0 a 1 cría, tiempo generacional fue de 9 a 10 años, tasa de crecimiento poblacional intrínseca fue netiva, desde -19 hasta -73%, al igual que la tasa de crecimiento poblacional finita de 48–83%.

8. LITERATURA CITADA

- Abascal-Monroy, I.M., J. López-Martínez, E. Herrera-Valdivia¹, J.E. Valdez-Holguín y C. Cervantes-Valle. 2012. Dinámica poblacional del pez guitarra (*Rhinobatos* spp), componente de la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón en el Golfo de California, p. 169-186. *En* López-Martínez J. y E. Morales-Bojórquez (eds.). Efectos de la pesca de arrastre en el Golfo de California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste y Fundación Produce Sonora, Sonora, México. 466 pp.
- Aguilar, F. 1999. La pesquería de peces pelágicos pequeños en el Ecuador entre 1981 y 1998. *Bol. Cient. Tec.*, XVII (14): 1-19.
- Aguilar, F., X. Chalén, y C. Villón. 2005. Plan de acción nacional de tiburones. Instituto Nacional de Pesca (INP). Guayaquil, Guayas, Ecuador. 23 p.
- Aguirre-Enríquez, P. 2012. Manual de Biología pesquera. España. 583 p.
- Aires-da-Silva, A.M. and V.F. Gallucci. 2007. Demographic and risk analyses applied to management and conservation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Mar. Freshw. Res.*, 58: 570-580. <https://doi.org/10.1071/MF06156>.
- Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. *In*: B.N. Petrov and F. Csaksi (editors). 2nd International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest, Hungary. pp. 199-213.
- Akhilesh, K.V., K.K. Bineesh, A. Gopalakrishnan, J.K. Jena, V.S. Basheer and N.G.K. Pillai. 2014. Checklist of Chondrichthyans in Indian waters. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 56 (1): 109–120.
- Akhilesh, K.V., K.K. Bineesh, U. Ganga y N.G.K. Pillai. 2013. Report of crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai* (Pseudocarchariidae) from deep waters off the south-west coast of India. *Mar. Biodivers. Rec.*, 6: 1-3.
- Allan, J.D. y M.M. Castillo. 2007. Stream Ecology: structure and function of running waters (2nd ed). Springer, New York, New York, EE.UU. 436 pp.
- Allen, M.S. y J.E. Hightower. 2010. Fish population dynamics: mortality, growth, and recruitment, p. 43-79. *En* Hubert, W.A. y M.C. Quist, (eds). Inland Fisheries Management in North America. American Fisheries Society. 736 pp.

- Alverson, D.L. y M.J. Carney. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts. *Journal du Conseil*, 36:133-143.
- American Meteorological Society. 2012. Glossary of Meteorology. Boston, Massachusetts, USA. (Consultado 1 julio 2021, www.glossary.ametsoc.org/wiki/Equatorial_upwelling).
- Australian Fisheries Management Authority. 2014. AFMA submission for Reassessment of the Eastern Tuna and Billfish Fishery 2014. Australian Government, Canberra, Australia.
- Avsar, D. 2001. Age, growth, reproduction and feeding of the spurdog (*Squalus acanthias* Linnaeus, 1758) in the Southeastern Black Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 52: 269-278.
- Bagenal, T.B. 1978. Aspects of fish fecundity. *En: Ecology of freshwater fish production*. E. Shelby and D. Gerking (editors). Backwell Scientific Publications, Oxford, England. pp. 75 – 101.
- Bass, A.J., J.D. D'Aubrey and N. Kistnasamy. 1975. Sharks of the east coast of southern Africa. IV. The families Odontaspidae, Scapanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae and Rhinodontidae. Investigational Report Oceanographic Research Institute No. 39, Durban, South Africa. 102 p.
- Baum, J. K., R. A. Myers, D.G. Kehler, B. Worm, S.J. Harley and P.A. Doherty. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science*, 299 (5605): 389–392.
- Beamish, R.J. and D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 (8): 982–983.
- Béarez P., M. Zambrano et H. Treviño. 2001. Premier signalement pour le Pérou de trois poissons océaniques: *Pseudocarcharias kamoharai* (Chondrichthyes, Pseudocarchariidae), *Alepisaurus ferox* (Osteichthyes, Alepisauridae) et *Pteraclis velifera* (Osteichthyes: Bramidae). *Cybium*, 25 (2): 181-184.
- Bello G., R. Zupa and A. Corriero. 2015. Ontogenetic change in the body length–mass relationship concomitant to the onset of vitellogenesis in female blackmouth catshark *Galeus melastomus* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae). *Ital. J. Zool.* 82: 358-365.
- Beverton, R.J.H. 1992. Patterns of reproductive strategy parameters in some marine teleost fishes. *J. Fish Biol.*, 41(sb): 137–160.

- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*, 140:67-83.
- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fishes in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics, p 142-179. *En* Wolstenholme, C.E.W. y M. O'Connor. (Eds.). *Ciba Foundation Colloquia on Ageing*, J and A Churchill Ltd., London, United Kingdom.
- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt. 1966. *Manual of methods for fish stock assessment. Part 2. Tables of yield functions.* FAO Fish. Tech. Pap., 38. FAO, Rome, Italy. 67 pp.
- Bishop, S.D.H., M.P. Francis, C. Duffy and J.C. Montgomery. 2006. Age, growth, maturity longevity and natural mortality of the shortfin shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zealand waters. *Mar. Freshwater Res.* 57: 143-154.
- Bolger T. and P.L. Connolly. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.* 34: 171-182.
- Bone Q. and B.L. Roberts. 1969. The density of elasmobranchs. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 49: 913-937.
- Bonfil R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 341. FAO, Roma, Italy. 119 p.
- Booth, A.J., A.J. Foulis y M.J. Smale. 2011. Age validation, growth, mortality, and demographic modeling of spotted gully shark (*Triakis megalopterus*) from the southeast coast of South Africa. *Fish. Bull.* 109:101–112.
- Brander, K. 1981. Disappearance of common skate, *Raia batis*, from Irish Sea. *Nature*, 290: 48-49.
- Branstetter, S. 1987. Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia*, 1987(2): 291–300.

- Branstetter, S. y J.A. Musick, J. 1994. Age and growth estimates for the sand tiger in the Northwestern Atlantic Ocean. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 123 (2): 242–254.
- Brown, S.C., J.J. Bizzarro, G.M. Cailliet y D.A. Ebert. 2011. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate, *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ. Biol. Fishes*, 95:3–20.
- Bruce B.D. 2008. The biology and ecology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, p. 69-81. En M.D. Camhi, E.K. Pikitch and E.A. Babcock (eds.). *Sharks of the Open Ocean: Biology, fisheries and conservation sharks*. Blackwell Publishing, Oxford, England, United Kingdom. 502.
- Brunnschweiler J., H. Baensch, S. Pierce and D. Sims. 2009. Deep-diving behaviour of a whale shark, *Rhincodon typus*, during long-distance movement in the Western Indian Ocean. *J. Fish Biol.* 74: 706-714.
- Burnham K.P. y D.R. Anderson. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *J. Wildlife Manag.*, 66 (3): 912–918.
- Buskirk, S.W. y J.J. Millspaugh. 2006. Metrics for studies of resource selection. *J. Wildl. Manage.*, 70, 358–366.
- Cadima, E.L. 2003. Manual de evaluación de recursos pesqueros FAO Documento Técnico de Pesca. No. 393. FAO, Roma, Lacio, Italia. 162 pp.
- Cailliet, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification; an updated review, p. 157-165. En Pratt, H.L.Jr., S.H. Gruber y T. Taniuchi (eds.). *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report, NMFS 90. NOAA, Washington, USA. pp.
- Cailliet, G.M. 1992. Demography of the central California population of the leopard shark (*Triakis semifasciatus*). *Aust. J. Mar Freshw. Res.*, 43:183–193.
- Cailliet, G.M. and K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. In: J.C. Carrier, J.A. Musick and M.R. Heithaus (editors). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp. 399-447.

- Cailliet, G.M. H.F. Mollet, G.G. Pittenger, D. Bedford and L.J. Natanson. 1992. Growth and demography of the pacific angel shark (*Squatina californica*), based upon tag returns off California. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 43 (5):1313–1330.
- Cailliet, G.M., L.K. Martin, J.T. Harvey, D. Kusher, and B.A. Welden. 1983. Preliminary studies on the age and growth of blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. In: Prince, E.D. and L.M. Pulos (eds.), Proceedings of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks. USDOC Tech. Rep. NMFS 8. NOAA, USA. pp. 179-188.
- Cailliet, G.M., M.S. Love and A.W. Ebeling. 1986b. Fishes: A field and laboratory manual on their structure, identification and Natural History. Waveland Press, Illinois (USA). 194 p.
- Cailliet, G.M., R.L. Radtke and B.A. Welden. 1986a. Elasmobranch age determination and verification: a review. In: T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuura (eds.). Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo, Japan. pp. 345–359.
- Cailliet, G.M., W.D. Smith, H.F. Mollet and KJ. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ. Biol. Fish*, 77: 211–228.
- Calle-Morán, M.D. y F. Galván-Magaña. 2020. Diet composition and feeding habits of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus*, in Eastern Central Pacific Ocean, Ecuadorian waters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 100(5):837 – 845.
- Calle-Morán, M.D. y P. Béarez. 2020. Updated checklist of marine cartilaginous fishes from continental and insular Ecuador (Tropical Eastern Pacific Ocean). *Cybium*, 44 (3): 239-250.
- Calle-Morán, M.D., M.P. Fogacho-Guingla, A.R. Hernández-Téllez y F. Galván-Magaña. 2023. Reproductive biology of the bigeye thresher, *Alopias superciliosus*, in the Tropical Eastern Pacific Ocean. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 61, 102867.
- Cámara Nacional de Pesquería. 2021. Revista Ecuador Pesquero, diciembre 2020 – febrero 2021. Cámara Nacional de Pesquería. Guayaquil, Guayas, Ecuador. 43 pp.

- Camhi, M., Fowler S., Musick J., Bräutigam A. and S. Fordham S. 1998. Sharks and their relatives: ecology and conservation. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission Occas. Pap. No. 20. IUCN. Oxford, England, United Kingdom. 39 p.
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish Biol.*, 59 (2):197-242.
- Campana, S.E., M.C. Annand y J.I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 124 (1):131–138.
- Canales, C.M., V. Jurado, M. Peralta, D. Chicaiza, E. Elías y A. Romero. 2020. Evaluación del stock de recursos pelágicos pequeños del Ecuador. Informe técnico Instituto Nacional de Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 103 pp.
- Carlson, J.K., E. Cortés y D.M. Bethea. 2003. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 101:281–292.
- Carrier, C., H.L. Pratt and J.I. Castro. 2004. Reproductive biology of elasmobranch. In: Carrier, C., J.A. Musick and M.R. Heithaus (eds.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp. 269–284.
- Casey, J.M. and R.A. Myers. 1998. Near extinction of a large, widely distributed fish. *Science*, 281 (5377): 690–692.
- Castellanos-Vidal, C.M. 2017. Biología reproductiva de tiburón perro *Heterodontus francisci* en la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. Tesis de maestría, CICESE, Ensenada, México. 50 pp.
- Castro, J.I. 1996. Biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. *Bull. Mar. Sci.* 59: 508–522.
- Castro, J.I. 2009. Observations on the reproductive cycles of some viviparous North American sharks. *Aqua Int. J. Ichthyol.* 15: 205–222.
- Castro, J.I. 2010. *The sharks of North America*. Oxford University Press, USA. 640 pp.
- Caughley, G. 1977. *Analysis of vertebrate populations*. Wiley, New York. 234 pp.
- Celis-De la Rosa, A.J. y Labrada-Martagón V. 2014. *Bioestadística*. 3° edición. Editorial El Manual Moderno, Ciudad de México, México. 338 pp.

- Chang, W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 39 (8): 1208–1210.
- Chen, C.T., K.M. Liu and Y.C. Chang. 1997. Reproductive biology of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) (Chondrichthyes: Alopiidae), in the Northwestern Pacific. *Ichthyol. Res.* 44: 227-235.
- Chen, P. y W. Yuan. 2006. Demographic analysis based on the growth parameter of sharks. *Fish. Res.*, 78(2-3): 374–379.
- Chen, S., y S. Watanabe. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish populations dynamics. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55(2): 205-208.
- Chen, Y., D.A. Jackson and H.H. Harvey. 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial function in modeling fish growth data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1228-1235.
- Chodrijah, U., I. Jatmiko, y A.A. Sentosa. 2018. Population parameter of kejen shark (*Carcharhinus falciformis*) in southern west Nusa Tenggara. *BAWAL Widya Riset Perikanan Tangkap*, 9(3):175–183.
- Clark, E. y K. Von Schmidt. 1965. Sharks of the Central Gulf Coast of Florida. *Bull. Mar. Sci.* 15: 13-83.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18(1):117–143.
- Clarke, M. 1986. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, California, USA. 273 pp.
- Cliff, G., S.F.J. Dudley and B. Davis. 1989. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 2. The great white shark, *Carcharodon carcharias* (Linnaeus). *S. Afr. J. Mar. Sci.* 8:131-144.
- Clothier, C. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. Fishery Bulletin no. 79. Bureau of Marine Fisheries, California, USA.
- Clothier, C. y J. Baxter. 1969. Vertebral characters of some Californian fishes with notes on other Eastern Pacific species. The Resources Agency, California, USA. 83 pp.

- Coello, D., Herrera M. and Zambrano R. 2020. Length-weight relationship of 74 fish species caught in the continental coast of Ecuador. *J. Appl. Ichthyol.*, 37 (1): 129–134.
- Colwell, R.K. 2019. Estatistical estimation of species richness and shared species from samples EstimateS V. 9.1.0 University of Conneticut, Storrs, USA. (Consultado 2 junio 2021, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>).
- Compagno, L.J.V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environ. Biol. Fish*, 28: 33–75.
- Compagno, L.J.V. 2001. Sharks of the World. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). An annotated and illustrated catalogue of the shark species known to date. FAO Species Catalogue for Fisheries Purposes No. 1, Vol. 2. FAO, Rome, Lazio, Italy. 269 pp.
- Compagno, L.J.V., Dando M. and Fowler S.L. 2005. A field Guide to the Sharks of the World. Collins, London, Englnd, United Kingdom. 368 pp.
- Conde-Moreno, M. y F. Galván-Magaña. 2006. Reproductive biology of the mako shark, *Isurus oxyrinchus*, on the south-western coast of Baja California. *Cybiu*m, 30(4): 75-83.
- Conrath, C.L. 2005. Reproductive Biology, p. 133-164. En Musick, J.A. y R. Bonfil (eds.). Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. FAO, Rome, Lazio, Italy. 251pp.
- Conrath, C.L. 2005. Reproductive biology. In Musick, J.A. and R. Bonfil (eds.). Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper. FAO, Rome, Italy. pp. 133-164.
- Conrath, C.L. and J.A. Musick. 2002. Reproductive biology of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, in the northwest Atlantic Ocean. *Environ. Biol. Fish.* 64: 367–377.
- Cortes, E. and G.R. Parsons 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53:709-718.
- Córdova-Zavaleta, F., J. Mendo, S.A. Briones-Hernández, N. Acuña-Perales, A. González-Pestana, J. Alfaro-Shigueto y J.C. Mangel. 2018. Food habits of the blue shark, *Prionace glauca* (Linnaeus 1758), in waters off northern Peru. *Fish. Bull.*, 116(3-4):310–322.

- Cortés, E. 1997. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fish. Res.*, 39 (2): 199–208.
- Cortés, E. 1999a. Standardized diet composition and trophic level in sharks. *ICES J. Mar. Sci.*, 56(5):707-717.
- Cortés, E. 1999b. A stochastic stage-based population model of the sandbar shark in the Western North Atlantic, p. 115-136. *En* Musick, J.A. (ed.). Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Maryland. 260 pp.
- Cortés, E. 1999b. A stochastic stage-based population model of the sandbar shark in the Western North Atlantic, p. 115-136. *En* Musick, J.A. (ed.). Life in the slow lane. Ecology and conservation of long-lived marine animals. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Maryland, USA. 260 pp.
- Cortés, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Rev. Fish. Sci. Aquac.*, 8 (4): 299-344.
- Cortés, E. 2004. Life history patterns, demography, and population dynamics, 449-470 pp. *En* Carrier, J.C., J.A. Musick y M.R. Heithaus (eds.). Biology of sharks and their relatives. CRC Press. Boca Raton, Florida, USA. 596 pp.
- Cortés, E. 2007. Chondrichthyan demographic modelling: an essay on its use, abuse and future. *Mar. Freshwater Res.*, 58 (1): 4–6.
- Cortés, E., F. Arocha, L. Beerkircher, F. Carvalho, A. Domingo, M. Heupel, H. Holtzhausen, M.N. Santos, M. Ribera y C. Simpfendorfer. 2010. Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquat. Living Resour.*, 23 (1): 25-34.
- Cruz, M., N. Gaybor, E. Mora, R. Jiménez y J. Mair. 2003. The known and unknown about marine biodiversity in Ecuador (Continental and Insular). *Gayana*, 67 (2): 232-260.
- Csirke, J. 1980. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. FAO Documento Técnica de Pesca No. 192. Callao, Perú. 82 pp.
- Cucalón, E. 1986. Variabilidad oceanográfica frente a la costa del Ecuador durante el período 1981-1986. *Boletín Erfen*, 19: 11-26.

- Cushing, D.H. 1968. A study in population dynamics. The University of Wisconsin Press, Madison, USA. 200 p.
- Cushing, D.H. 1968. Fisheries biology: a study in population dynamics. University of Wisconsin Press, Madison, USA. 200 pp.
- Cushing, D.H. 1981. Fisheries biology, a study in population dynamics. University of Wisconsin Press, Madison, USA. 295 pp.
- Dai, X.K., J.F. Zhu, X.J. Chen, L.X. Xu and Y. Chen Y. 2012. Biological observations on the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*. *J. Fish Biol.* 8 (5): 1207-1212.
- Damora A. y R.R. Yuneni. 2015. Estimation of growth, mortality and exploitation of the kejen shark (*Carcharhinus falciformis*) on a landing basis in Banyuwangi, East Java. Proceedings of the Symposium on Sharks and Rays in Indonesia, Indonesia. 8 pp.
- Daniel, WW. 1991. Bioestadística, base para el análisis de las Ciencias de la Salud. 4 edición. Editorial Limusa, Ciudad de México, México. 667 pp.
- De Vries, D.R. and R.V. Frie. 1996. Determination of age and growth. *In*: B.R. Murphy and D.W. Willis (eds.). Fisheries techniques, second edition. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA. pp. 483-512.
- Del Raye, G., S.J. Jorgensen, K. Krumhansl, J.M. Ezcurra and B.A. Block. 2013. Travelling light: white sharks (*Carcharodon carcharias*) rely on body lipid stores to power ocean-basin scale migration. *Proc. R. Soc. B* 280: 20130836.
- Del Valle, E., A.J. Figueredo, H.L. Espinoza y E.J. Ron. 2016. Acerca de la presencia de *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936) (Lamniformes: Pseudocarchariidae) en aguas al suroeste de la Isla de Margarita, Estado de Nueva Esparta, Venezuela. *Bol. Investig. Mar. Cost.* 45 (2): 335-344.
- Downton-Hoffmann, C.A. 2007. Biología del pez guitarra, *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856) en Baja California Sur, México. Tesis de Ph.D. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. La Paz, Baja California Sur, México. 215 pp.
- Drew, M., W.T. White, Dharmadi, A.V. Harry y C. Huveneers. 2015. Age, growth and maturity of the pelagic thresher, *Alopias pelagicus*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*. *J. Fish Biol.*, 86 (1): 333-354.

- Dulvy, N.K. and J.D. Reynolds. 1997. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264 (1386): 1309–1315.
- Dulvy, N.V. and R.E. Forrest. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans. *In*: J.C. Carrier, J.A. Musick, M.R. Heithaus. Sharks and their relatives II, biodiversity, adaptive physiology, and conservation. CRC Press, Boca Ratón, Florida, USA. pp. 639-679.
- Dulvy, N.K. y R.E. Forrest. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans, p. 639-679. *En* Carrier, J.C., J.A. Musick y M.R. Heithaus (eds.). Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation. CRC Press, Boca Ratón, Florida, USA. 711 pp.
- Dureuil, M., W.H. Aeberhard, K.A. Burnett, R.E. Hueter, J.P. Tyminski y B. Worm. 2021. Unified natural mortality estimation for teleosts and elasmobranchs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 667:113-129.
- Ebert, D.A. 2016. Deep-sea cartilaginous fishes of the southeastern Pacific Ocean. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 10. FAO, Rome, Lazio, Italy. 241 p.
- Ebert, D.A. 2016. Deep-sea cartilaginous fishes of the southeastern Pacific Ocean. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 10. FAO, Rome, Lazio, Italy. 241 pp.
- Ehrhardt, N.M. 1981. Curso sobre Métodos en Dinámica de Poblaciones. Primera parte: estimación de parámetros poblacionales. FAO-INP, Ciudad de México, México. 133 pp.
- Elías, E. y C. Cabanilla. 2020. Reporte biológico-pesquero de peces pelágicos grandes, mayo 2019. Instituto Público de Investigación de Acuicultura y Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 2 pp.
- Elías, E. y M. Díaz. 2019. Reporte biológico-pesquero de tiburones, mayo 2019. Instituto Nacional de Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 1 pp.
- Elías, E., L. Pacheco y C. Cabanilla. 2011. Desembarque de la pesca artesanal de pelágicos grandes en la costa ecuatoriana durante el 2010. Instituto Nacional de Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 19 pp.

- Espino-Barr, E., A. González-Vega, H. Santana-Hernández y H. González-Vega. 2008. Manual de Biología Pesquera. Instituto Nacional de la Pesca y Acuicultura y, Universidad Autónoma de Nayarit. 131 p.
- Estupiñán-Montaño, C. and F. Galván-Magaña. 2020. First insight into the biological aspects of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, in the eastern Pacific Ocean. *Int. J. Mar. Sci.*, 37: 229–233.
- Estupiñán-Montaño, C., L. Cedeño-Figueroa, J.F. Estupiñán-Ortiz, F. Galván-Magaña, A. Sandoval-Londoño, D. Castañeda-Suárez y C.J. Polo-Silva. 2019. Feeding habits and trophic level of the smooth hammerhead shark, *Sphyrna zygaena* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), off Ecuador. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 99(3):673–680.
- Everhart, W.H. y W.D. Youngs. 1981. Principles of Fishery Science. Second Edition. Cornell University Press, London, England, United Kingdom. 350 pp.
- Fabens, A.J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29 (3): 265–289.
- Fajardo-Yamamoto, A. 2014. Análisis demográfico de cuatro especies de elasmobranquios del Pacífico Noroeste mexicano. Tesis de M.Sc. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California, México. 68 pp.
- FAO. 1995. Código de conducta para la pesca responsable. FAO, Roma, Lacio, Italia. 47 pp.
- FAO. 1997. Enfoque precautorio para la pesca de captura y las introducciones de especies. Orientaciones técnicas para la pesca responsable. FAO, Roma, Lacio, Italia. 47 pp.
- FAO. 2014. Glosario de pesca. Roma, Lacio, Italia. (Consultado 24 junio 2023, <https://www.fao.org/faoterm/collection/fisheries/es>).
- FAO. 2015. La FAO y los 17 Objetivos de Desarrollo Sostenible. FAO, Roma, Lacio, Italia. 8 p.
- FAO. 2021. *Pseudocarcharias kamoharai*. FAO, Rome, Lazio, Italy. [Consultado 16 June 2021, www.fao.org/fishery/species/14647/en].
- Ferrette, B.L., F.F. Mendonça, R. Coelho, P.G.V. De Oliveira, F.H.V. Hazin, E.V. Romanov, C. Oliveira, M.N. Santos and F. Foresti. 2015. High connectivity of the crocodile shark

- between the Atlantic and Southwest Indian Oceans: Highlights for conservation. *Plos One*, 10 (2): 1-10.
- Filiz, H. and S. Mater. 2002. A preliminary study on length-weight relationships for seven elasmobranch species from north Aegean Sea, Turkey. *EgeJFAS*. 19: 401-409.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter y V. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental. Vol. 2-3. Vertebrados. partes 1 y 2. FAO, Roma; Lazio. 647-1813 pp.
- Flammang, K., D. Ebert, y G. Cailliet. 2008. Reproductive biology of deep-sea catsharks (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) in the Eastern North Pacific. *Environ. Biol. Fishes*. 81: 35-49.
- Francis, M.P., S.E. Campana y C.M. Jones. 2007. Age underestimation in New Zealand porbeagle sharks (*Lamna nasus*): is there an upper limit to ages that can be determined from shark vertebrae? *Mar. Freshw. Res.*, 58: 10–23.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, 36 (6): 883–902.
- Fricke, R., W.N. Eschmeyer y J.D. Fong. 2022. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera/Species by Family/Subfamily. California Academy of Sciences, San Francisco, California, USA. (Consultado 13 julio 2022, <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>).
- Frisk, M.G., T. J. Miller y M.J. Fogarty. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58(5): 969–981.
- Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.*, 22 (4): 241–253.
- Froese, R. y C. Binohlan. 2003. Simple methods to obtain preliminary growth estimates for fishes. *J. Appl. Ichthyol.* 19(6): 376-379.
- Froese, R. y D. Pauly. 2021. FishBase. (Consultado 10 junio 2021, www.fishbase.org. version).

- Froese, R., A.C. Tsikliras and K.I. Stergiou. 2011. Editorial note on weight–length relations of fishes. *Acta Ichthyol. Piscat.*, 41 (4): 261–263.
- Fujita, K. 1981. Oviphagous embryos of the pseudocarchariid shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, from the central Pacific. *J. Ichthyol.*, 28 (1): 37–44.
- Gallagher, M. and C.P. Nolan. 1999. A novel method for the estimation of age and growth in rajids using caudal thorns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56 (9): 1590–1599.
- García, C.B., J.O. Duarte, N. Sandoval, D. Von-Schiller, G. Melo and P. Navajas P. 1998. Length-weight relationships of demersal fishes from the Gulf of Salamanca, Colombia. *NAGA ICLARM Quart.* 21: 30-32.
- García-Godos, I. 2001. Patrones morfológicos del otolito *sagitta* de algunos peces óseos del mar peruano. Vol. 20 (1-2). Instituto del Mar de Perú (IMARPE), Callao. 83 pp.
- Gervelis, B.J. y L.J. Natanson. 2013. Age and growth of the common thresher shark in the western North Atlantic Ocean. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 142 (6): 1535–1545.
- Gilmore, R.G. 1993. Reproductive biology of lamnoid sharks. *Environ. Biol. Fishes.* 38: 95-114.
- Gilmore, R.G., O. Putz and J.W. Dodrill. 2005. Oophagy, intrauterine cannibalism and reproductive strategy in lamnoid sharks. In: Hamlett, W.C. (ed.). *Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, USA, pp: 435-462.
- Gobierno Autónomo Descentralizado Provincial de Santa Elena. 2020. Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial Provincial 2015–2019. GADPSE, Santa Elena, Santa Elena, Ecuador. 304 p.
- Goldman, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. In: J.A. Musick and R. Bonfil R. (eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper 474. FAO, Rome, Lacio, Italy. pp. 96-132.
- Goldman, K.J. and B.A. Block. 2005. Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in salmon sharks. *Science.* 310: 104-106.

- Goldman, K.J. and J.A. Musick. 2006. Growth and maturity of salmon sharks (*Lamna ditropis*) in the eastern and western north Pacific, and comments on back-calculation methods. *Fish. Bull.*, 104 (2): 278–292.
- Goldman, K.J. y J.A. Musick. 2006. Growth and maturity of salmon sharks (*Lamna ditropis*) in the Eastern and Western North Pacific, and comments on back-calculation methods. *Fish. Bull.* 104: 278-292.
- Goldman, K.J., S. Branstetter and J.A. Musick. 2006. A re-examination of the age and growth of sand tiger sharks, *Carcharias taurus*, in the western North Atlantic: the importance of ageing protocols and use of multiple back-calculation techniques. *Environ. Biol. Fish.*, 77:241–252.
- Goldman, K.J., S. Branstetter, J.A. Musick. 2006. A re-examination of the age and growth of sand tiger sharks, *Carcharias taurus*, in the western North Atlantic: the importance of ageing protocols and use of multiple back-calculation techniques. *Environ. Biol. Fish.*, 77 (3-4): 241-242.
- Gómez, W.M. 2016. Variación temporal en el desembarque de peces pelágicos grandes y tiburones de la flota palangrera oceánica en Manta, Ecuador. Tesis de maestría, Universidad de Guayaquil, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 61 pp.
- Gompertz B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philos. Trans. R. Soc.*, 115 (0): 513–585.
- González N., M. Prado, R. Castro, F. Solano, V. Jurado y M. Peña. 2008. Análisis de la pesquería de peces pelágicos pequeños en el Ecuador (1981-2007). Instituto Nacional de Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 40 pp.
- Goodwin N.B., N.K. Dulvy and J.D. Reynolds. 2002. Life history correlates of the evolution of live-bearing in fishes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 357 (1417): 259–267.
- Goodwin N.B., N.K. Dulvy, J.D. Reynolds and E. Ranta. 2005. Macroecology of live-bearing in fishes: latitudinal and depth range comparisons with egg-laying relatives. *Oikos*, 110 (2): 209–218.
- Goosen, A.J.J. y M.J. Smale. 1997. A preliminary study of age and growth of the smoothhound shark, *Mustelus mustelus* (Triakidae). *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 18 (1): 85–92.

- Graeber, R.C. 1974. Food intake patterns in captive juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. *Copeia*. 1974:554–556.
- Grant, M.I., J.J. Smart, W.T. White, A. Chin, L. Baje and C.A. Simpfendorfer. 2018. Life history characteristics of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, from the central West Pacific. *Mar. Freshw. Res.*, 69: 562-573.
- Groeneveld, J.C., G. Cliff, S.F.J. Dudley, A.J. Foulis, J. Santos and S.P. Wintner. 2014. Population structure and biology of shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the south-west Indian Ocean. *Mar. Freshw. Res.*, 65 (12): 1045-1058.
- Guerrero-Maldonado, L.A. 2005. Pesquerías y análisis demográfico del tiburón azul (*Prionace glauca*, Linnaeus 1758) en el Pacífico mexicano. Tesis de M.Sc. Centro de Investigación Científica de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California, México. 134 pp.
- Gulland, J.A. 1983. Fish stock assessment. A manual of basic methods. FAO/Wiley Series. FAO, Rome, Italy. 223 pp.
- Gulland, J.A., 1971. The fish resources of the oceans. Fishing News, Surrey, England, United Kingdom. 255 pp.
- Gunderson, D.R. 1980. Using r-K selection theory to predict natural mortality. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 (12): 2266-2271.
- Gunderson, D.R., y P.H. Dygert. 1988. Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 44: 200-209.
- Haddon, M. 2011. Modelling and quantitative methods in fisheries. Second edition. CRC, Boca Ratón, Florida, USA, 406 pp.
- Hammer, O. 2020. Paleontological Statistics, PAST, Version 4.01. University of Oslo, Oslo, Norway.
- Hammerschlag, N., A.J. Gallagher, J. Wester, J. Luo J. and J.S. Ault. 2012. Don't bite the hand that feeds: assessing ecological impacts of provisioning ecotourism on an apex marine predator. *Funct. Ecol.* 26: 567.576.

- Hazin, F.H.V., A.A. Couto, K. Kihara, K. Otsuka and M. Ishino. 1990. Distribution and abundance of pelagic sharks in the South-Western Equatorial Atlantic. *J. Tokyo Univ. Fish.*, 77: 51–64.
- Helfman, G.S., B.B. Collete, D.E. Facey, B.W. Bowen. 2009. The diversity of the fishes: Biology, evolution, and ecology. Second edition. Wiley-Blackwell, Oxford, England, United Kingdom. 720 pp.
- Herrera, M. 2021. Distribución de tallas de tiburones: flota artesanal de barcos nodriza palangrera (abril-mayo 2021). Instituto Público de Investigación de Acuicultura y Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 6 p.
- Heupel M.R., J.K. Carlson and C.A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 337: 287-297.
- Hidayattuloh, W. 2017. Population dynamics of sharks, *Carcharhinus falciformis* (Muller & Henle, 1839) landed in the fishing port (PPS) Cilacap, Central Java. Tesis de licenciatura, Brawijaya University, Indonesia, 77 pp.
- Hoening J.M. y S.H. Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. *In*: H.L. Pratt, S.H. Gruber and T. Taniuchi (editors). Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Technical Report NMFS 90. NOAA, Washington, USA. pp. 1-16.
- Hoening, J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fish. Bull.* 82:898-903.
- Hoff, T.B. 1990. Conservation and management of the western North Atlantic shark resource based on the life history strategy limitations of the sandbar shark. Ph.D. Thesis. University of Delaware, Newark, USA. 282 pp.
- Hoff, T.B. and J.A. Musick. 1990. Western North Atlantic shark-fishery management problems and informational requirements. *In*: H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber and T. Taniuchi (eds.). Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries. NOAA Technical Report NMFS 90. NOAA, Washington, USA. pp. 455-472.

- Hoffman, M. 1978. The use of Pielou's method to determine sample size in food studies, p 56-61. *En Fish Food Habits Studies. Proc. 2nd. Pac. NW Technical Workshop. University of Washington, Seattle, USA.*
- Holden M.J. y D.F.S. Raitt. 1975. Manual de Ciencia Pesquera, parte 2, métodos para investigar los recursos y su aplicación. FAO, Roma, Lacio, Italia.
- Holden, M.J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. *In: F.R. Jones (ed.). Sea Fisheries Research. Halstead Press/John Wiley & Sons, New York, New York. USA. pp. 117–138.*
- Horn, H.S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *Am. Nat.*, 100 (914):419-424.
- Hsu, H.H., S.J. Joung, R.E. Hueter y K.M. Liu. 2014. Age and growth of the whale shark (*Rhincodon typus*) in the Northwestern Pacific. *Mar. Freshw. Res.*, 65 (12): 1145-1154.
- Hyslop, E. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17(4): 411-429.
- Ingrid, L., K. Iverson, K. y L. Pinkas. 1971. A pictorial guide to beaks of certain Eastern Pacific cephalopods. *Fish. Bull.*, 152:7-35.
- Instituto Oceanográfico de la Armada del Ecuador. 2021. Temperatura superficial del mar. INOCAR, Guayaquil, Guayas, Ecuador. (Consultado 15 junio 2021, www.inocar.mil.ec/web/index.php/productos/temperatura-superficial-del-mar).
- International Council for the Exploration of the Sea. 2013. Report of the workshop on sexual maturity staging of elasmobranchs (WKMSSEL), 11-14 December 2012, CM 2012/ACOM No. 59. ICES, Lisbon, Portugal.
- Irschick, D.J. y N. Hammerschlag. 2014. A new metric for measuring condition in large predatory sharks. *J. Fish Biol.* 85: 917-926.
- Jatmiko, I. y S.C. Nugroho. 2020. Biological and population parameters of tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, landed in Tanjung Luar, West Nusa Tenggara. The 3rd International Symposium on Marine and Fisheries Research (3rd ISMFR). 147 (02010): 1-9.

- Jensen, A.L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53:820-822.
- Jensen, C.F., L.J. Natanson, H.L. Pratt, N.E. Kohler y S.E. Campana. 2002. The reproductive biology of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fish. Bull.*, 100 (4): 727–738.
- Jereb, P. C.F.E. Roper, M.D. Norman y J.K. Finn. 2014. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. Vol. 3, No. 4. FAO, Rome, Lazio, Italy. 370 pp.
- Jereb, P. y C.F.E. Roper. 2010. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Myopsid and Oegopsid Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. Vol. 2, No. 4. FAO, Rome, Lazio, Italy. 605 pp.
- Jiménez, P. y P. Béarez. 2004. Peces marinos del Ecuador continental. Tomo 2. SIMBIOE/NAZCA/IFEA, Quito, Pichincha, Ecuador. 401 pp.
- Jiménez, R. 1983. Variabilidad de las condiciones oceanográficas en el área del Frente Ecuatorial. Trabajo presentado en la consulta de expertos para examinar los cambios en la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos. FAO. Informe de Pesca No. 291 (2): 131-150.
- Jiménez, R. 2008. Aspectos biológicos de El Niño en el Océano Pacífico Ecuatorial. Universidad de Guayaquil, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 307 pp.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61, 65–71.
- Jones, B.C. and Geen, G. H. 1977. Reproduction and embryonic development of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Strait of Georgia, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 1286-1292.
- Joung, S.J., CT., Chen, E. Clark, S. Uchida y W.Y.P. Huang. 1996. The whale shark, *Rhincodon typus*, is a livebearer: 300 embryos found in one ‘megamamma’ supreme. *Environ. Biol. Fish.*, 46: 219–223.

- Kimura, D.M. 1980. Likelihood methods for the Von Bertalanffy growth curve. *Fish. Bull.*, 77 (4): 765-776.
- Kindong R., H. Wang, F. Wu, X. Dai and S. Tian. 2020. Age, growth, and sexual maturity of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, from the eastern Atlantic Ocean. *Front. Mar. Sci.*, 7: 586024. DOI: 10.3389/fmars.2020.586024.
- King, M. 2007. Fisheries Biology, Assessment and Management. Fishing News Books, Oxford, England, United Kingdom. 382 pp.
- Kizhakudan S.J. and S. Rajapackiam. 2013. First report of the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara,1936) from Chennai, southeast coast of India. *J. Mar. Biol. Assoc. India*, 55 (1): 86-88.
- Klimley, A.P. 1987 The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environ. Biol. Fish.* 18: 27–40.
- Kneebone, J., L.J. Natanson, A.H. Andrews y W.H. Howell. 2008. Using bomb radiocarbon analyses to validate age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic. *Mar. Biol.*, 154: 423–434.
- Kohler N.E., J.G. Casey and P.A. Turner. 1995. Length-weight relationships for 13 species of sharks from the western North Atlantic. *Fish. Bull.*, 93 (2): 412–418.
- Krebs, C.J. 1985. Ecología: estudio de la distribución y la abundancia. 2º edición. Editorial Harla, Ciudad de México, México. 753 pp.
- Kusher, D.I., S.E. Smith y G.M. Cailliet. 1992. Validated age and growth of the leopard shark, *Triakis semifasciata*, from central California. *Environ. Biol. Fish.*, 35:187–203.
- Kyne P.M., E. Romanov, R. Barreto, J. Carlson, D. Fernando, S. Fordham, M.P. Francis, R.W. Jabado, K.M. Liu, A. Marshall, N. Pacoureau and R.B. Sherley. 2019. *Pseudocarcharias kamoharai*. The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN. [Consulted 23 October 2019].
- Labropoulou, M. y A. Eleftheriou. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *J. Fish. Biol.*, 50(2):324-340.

- LaMarca, M.J. 1966. A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs. *Copeia*, 1966 (2): 351-352.
- Langton, R.W. 1982. Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish. *Fish. Bull.*, 80(4):745-759.
- Le Cren E.D. 1951. The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20 (2): 201–219.
- Lessa, R., F.M. Santana y P. Duarte-Neto. 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. *Environ. Biol. Fish.*, 77: 309–315.
- Lessa, R., H.A., Andrade, K.L. De Lima y F.M. Santana. 2015. Age and growth of the midwater crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*. *J. Fish Biol.*, 89 (1): 1-15.
- Liu K.M, C.T. Chen, T. Liao and S. Joung, S. 1999. Age, growth, and reproduction of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus*, in the northwestern Pacific. *Copeia*, 1 (1): 68-74.
- Liu, K.M., P.J. Chiang y C.T. Chen. 1998. Age and growth estimates of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, in northeastern Taiwan waters. *Fish. Bull.*, 96: 482–491.
- Logan R.K., C.F. White, C. Winkler, S.J. Jorgensen, J.B. O’Sullivan, C.G. Lowe and K. Lyons. 2018. An evaluation of body condition and morphometric relationships within southern California juvenile white sharks *Carcharodon carcharias*. *J Fish Biol.*, 93 (5): 1-8.
- Long D.J. and J.A. Seigel. 1997. A crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, (Selachii: Lamnidae) from pelagic waters off Baja California, México. *Oceánides*, 12 (1): 61-63.
- Loor-Andrade, P, J. Pincay-Espinoza y R. Rosas-Luis. 2017. Diet of the blue shark, *Prionace glauca*, in the Ecuadorian Pacific Ocean during the years 2013 to 2015. *J. Appl. Ichthyol.*, 33(8):558–562.
- López, S., R. Meléndez y P. Barría. 2010. Preliminary diet analysis of the blue shark, *Prionace glauca*, in the eastern South Pacific. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 45(S1):745-749.

- Lowe, C.G., B.M. Wetherbee, G.L. Crow y A.L. Tester. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environ. Biol. Fish.*, 47:203–211.
- Manire, C.A. and Gruber, S.H. 1993. A preliminary estimate of natural mortality of age 0 lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. In S. Branstetter (ed.). Conservation biology of elasmobranchs. NOAA Tech. Rep. NMFS 115. pp. 65–71.
- Márquez-Farías, J.F., J.L. Castillo-Géniz, y M.C. Rodríguez-De la Cruz. 1998. Demografía del cazón pech, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), en el sureste del Golfo de México. *Cienc. Mar.*, 24: 13–34.
- Martínez-Ortiz J. and M. García-Domínguez. 2013. Guía de campo: condricios del Ecuador, quimeras, tiburones y rayas. Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuacultura y Pesca (MAGAP), Viceministerio de Acuicultura y Pesca (VMAP) / Subsecretaría de Recursos Pesqueros (SRP), Manta, Manabí, Ecuador. 244 p.
- Martínez-Ortiz J., A.M. Aires-da-Silva, C.E. Lennert-Cody and M.N. Maunder MN. 2015. The Ecuadorian artisanal fishery for large pelagics: species composition and spatiotemporal dynamics. *Plos One*. 10 (8): e0135136. doi:10.1371/ journal.pone.0135136.
- Matsubara K. 1936. A new carcharoid shark found in Japan. *Zool. Mag. (Japan)*, 48 (7): 380-382.
- Maxwell, S.M., K.L. Scales, S.J. Bograd, D.K. Briscoe, H. Dewar, E.L. Hazen, R.L. Lewison, H. Welch and L.B. Crowder. 2019. Seasonal spatial segregation in blue sharks, *Prionace glauca*, by sex and size class in the Northeast Pacific Ocean. *Divers. Distrib.* 25 (8): 1-14.
- McFarlane G.A., J. R. King and M.W. Saunders. 2002. Preliminary study on the use of neural arches in the age determination of bluntnose sixgill sharks (*Hexanchus griseus*). *Fish. Bull.*, 100 (4): 861–864.
- Meléndez R., S. López and E. Yáñez. 2006. Nuevos antecedentes de *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936) (Chondrichthyes: Lamniformes: Pseudocarchariidae), frente al norte de Chile. *Invest. Mar.*, 34 (2): 223–226.

- Mollet H.F., G. Cliff, H.L. Pratt and J.D. Stevens. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, Rafinesque 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fish. Bull.*, 98 (2): 299–318.
- Morales-Nin B. 1991. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. Documento Técnico de Pesca No. 322. FAO. Roma, Italia. 58 p.
- Mondragón-Sánchez, L.F. 2015. Demografía del tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, Muller y Henle, 1839) en el Pacífico central mexicano. Tesis de M.Sc. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 68 pp.
- Morisita, M. 1959. Measuring interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu. Univ. Ser. E. Bio.*, 3:65–80.
- Mourato B.L., R. Coelho, A.F. Amorim, F.C. Carvalho, F.H.V. Hazin and G. Burgess. 2010. Size at maturity and length-weight relationships of the blurred lantern shark *Etmopterus bigelowi* (Squaliformes: Etmopteridae) caught off southeastern Brazil/ Talla de madurez y relación peso-talla del tiburón de profundidad *Etmopterus bigelowi* (Squaliformes: Etmopteridae) capturado en el sudeste de Brasil. *Cienc. Mar.* 36: 323-331.
- Mucientes, G.R., N. Queiroz, L.L. Sousa, P. Tarroso and D.W. Sims. 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biol. Lett.* 5(2): 156–159.
- Munroe, S.E.M., C.A. Simpfendorfer y M.R. Heupel. 2014. Defining shark ecological specialisation: concepts, context, and examples. *Rev. Fish. Biol. Fisheries*, 24:317-331.
- Muñoz-Quimí, H. 2012. Características de los otolitos sagitales de peces pelágicos pequeños de interés comercial en las costas de Santa Elena, Pacífico ecuatoriano, julio 2011-enero 2012. Tesis de licenciatura, Universidad Península de Santa Elena. La Libertad, Santa Elena, Ecuador. 117 pp.
- Murua, H., J. Santiago, R. Coelho, I. Zudaire, C. Neves, D. Rosa, I. Zudaire, Y. Semba, Z. Geng, P. Bach, H. Arrizabalaga, P. Bach, J.C. Baez, M.L., Ramos, J.F. Zhu and J. Ruiz. 2018. Updated Ecological Risk Assessment (ERA) for shark species caught in fisheries managed by the Indian Ocean Tuna Commission (IOTC). Conference: 21st Scientific Committee IOTC. IOTC, Seychelles. 28 p.

- Musick, J.A. 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. In: J.A. Musick (ed.). *Life in the slow lane: Ecology and conservation of long-lived marine animals*. American Fisheries Society Symposium 23. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA. pp. 1-10.
- Natanson, L.J. and B.J. Gervelis. 2013. The reproductive biology of the common thresher shark in the Western North Atlantic Ocean. *Trans. Am. Fish. Soc.* 142: 1546-1562.
- Natanson, L.J. y G.M. Cailliet. 1986. Reproduction and development of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. *Copeia*. 1986: 987–994.
- Natanson, L.J., J.G., Casey and N.E. Kohler. 1995. Age and growth estimates for the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the western North Atlantic Ocean. *Fish. Bull.*, 93: 116–126.
- Natanson, L.J., J.J. Mello y S.E. Campana. 2002. Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fish. Bull.*, 100: 266–278.
- Natanson, L.J., N.E. Kohler, Ardizzone, D., G.M. Cailliet, S.P. Wintner and H.F. Mollet. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environ. Biol. Fish.* 77: 367–383.
- Natanson, L.J., S.P. Wintner, F. Johansson, A. Piercy, P. Campbell, A. De Maddalena, S.J.B. Gulak, B. Human, F. Cigala-Fulgosi, D.A. Ebert, F. Hemida, F.H. Mollen, S. Vanni, G.H. Burgess, L.J.V. Compagno, A. Wedderburn-Maxwell. 2008. Ontogenetic vertebral growth patterns in the basking shark, *Cetorhinus maximus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 361: 267–278.
- Nielsen, J., R.B. Hedeholm, J. Heinemeier, P.G. Bushnell, J.S. Christiansen, J. Olsen, C.B. Ramsey, R.W. Brill, M. Simon, K.F. Steffensen y J.F. Steffensen JF. 2016. Eye lens radiocarbon reveals centuries of longevity in the Greenland shark (*Somniosus microcephalus*). *Science*, 353 (6300): 702-704.
- Officer, R. A., A. S. Gason, T. I. Walker and 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. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53 (8): 1765-1777.

- Oguri, M. 1990. A review of selected physiological characteristics unique to elasmobranchs, pp. 49–54. En J.H.L. Pratt, S.H. Gruber and T. Taniuchi (eds). Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries, NOAA Technical Report NMFS 90. NOAA, Honolulu, Hawaii, USA. 518 pp.
- Oliveira P., F.H.V. Hazin, F. Carvalho, M. Rego, R. Coelho, A. Piercy and G. Burgess. 2010. Reproductive biology of the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*. *J. Fish Biol.*, 76 (7): 1655–1670.
- Oliveira, P., F.H.V. Hazin, F. Carvalho y M. Rego, R. Coelho, A. Piercy y G. Burgess. 2010. Reproductive biology of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*. *J. Fish Biol.*, 76(7):1655–1670.
- Olson, J. y F. Galván-Magaña. 2002. Food habits and consumption rates of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, 100(2):279-298.
- Pak, H. and J. Zaneveld. 1974. Equatorial front in the Eastern Pacific Ocean. *J. Phys. Oceanogr.* 4 (4): 570-578.
- Palomares, M.L.D. y D. Pauly. 2021. SeaLifeBase. (Consultado 5 mayo 2021, www.sealifebase.org).
- Panchana, R. 2021. Desembarques de pesca artesanal de peces demersales, Provincia de Santa Elena (Santa Rosa - Anconcito). Instituto Público de Investigaciones de Acuicultura y Pesca, Guayaquil, Guayas, Ecuador. 3 pp.
- Panfili, J., H. De Pontual, H. Troadec and P.J. Wright. 2002. Manual of fish sclerochronology. Ifremer-IRD coedition. Brest, France. 464 p.
- Parks, Tribes, S/N. Flora, fauna y mapa de corrientes que influyen en el clima de la Reserva Marina Galápagos, Región Insular. Quito, Pichincha, Ecuador. (Consultado 31 mayo 2024, <https://www.parks-and-tribes.com/national-parks/galapagos-islands-ecuador/reserva-biologica-marina-galapagos.htm>).
- Parsons, G.R. 1993a. Age determination and growth of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*: a comparison of two populations. *Mar. Biol.*, 117 (1): 23–31.

- Parsons, G.R. 1993b. Geographic variation in reproduction between two populations of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Environ. Biol. Fishes*, 38: 25–35.
- Passerotti MS, Andrews AH, Carlson JK, Wintner SP, Goldman KJ, Natanson LJ (2014) Maximum age and missing time in the vertebrae of sand tiger shark (*Carcharias taurus*): validated lifespan from bomb radiocarbon dating in the western North Atlantic and southwestern Indian Oceans. *Mar Freshw Res* 65: 674–687
- Patterson, K. 1992. Fisheries for small pelagic species: an empirical approach to management targets. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 2 (4): 321-338.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil*, 39:175-192.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO Documento Técnico de Pesca 234. FAO, Roma, Italia. 24 pp.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: A manual for use with programmable calculators. Studies and Reviews 8. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines. 325 pp.
- Peterson, I. y J.S. Wroblewski. 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1117-1120.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant y I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. Fish Bulletin No. 152. The Resources Agency, Department of Fish and Game, California, USA. 105 pp.
- Pondella, D. J. and L.G. Allen. 2008. The decline and recovery of four predatory fishes from the Southern California Bight. *Mar. Biol.* 154: 307–313.
- Pope, K.L. and C.G. Kruse. 2001. Assessment of fish condition data, pp.51-56. En C. Guy and M. Brown (eds). Statistical analyses of freshwater fisheries data. American Fisheries Society Publication, Bethesda, Maryland, USA. 961 pp.
- Pradeep H.D., S. Shirke, S. Ramachandran and S.K. Pattnayak. 2017. Report of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936) from deep waters of the Andaman Sea. *Mar. Biodivers.*, 47 (2): 535–538.

- Pratt H.L.Jr. and J.C. Carrier. 2005. Elasmobranch courtship and mating behavior. *In*: H.C. Hamlett (ed.). Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyans: sharks, batoids and chimaeras. Science Publishers. Enfield, Connecticut, USA. pp. 129-170.
- Pratt, H.L. and J. Casey. 1990. Shark reproductive strategies as a limiting factor in directed fisheries, with a review of Holden's method of estimating growth parameters. *In*: Pratt, H.L., S.H. Gruber and T. Taniuchi (eds.). Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS 90: U.S. Department of Commerce, Washington, D.C., USA. pp: 97–111.
- Programa de las Naciones Unidas. 2021. Ecuador en breve (Consultado 1 junio 2021, www.ec.undp.org/content/ecuador/es/home/countryinfo/).
- Rapi N.L., A. Mallawa, J. Tresnati and F. Amir. 2020. Growth pattern, condition factor and sex ratio of Grey Reef Shark, *Carcharhinus amblyrhynchos* (Bleeker, 1856) in Makassar Strait. The 3rd International Symposium Marine and Fisheries. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science 564.
- Rapi, N.L., A. Mallawa, F. Amir y J. Tresnati. 2021. Growth and mortality of grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchoides*, in Makassar Strait, Indonesia. AACL Bioflux 14 (2): 813-820.
- Ribot-Carballal, M.C., F. Galván-Magana y C. Quiñónez-Velázquez C. 2005. Age and growth of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, from the western coast of Baja California Sur, México. *Fish. Res.*, 76 (1): 14–21.
- Richards, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10: 290–300.
- Ricker, W.E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bulletin 119. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, Canada. 300 pp.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Department of Environment, Fisheries and Marine Service, Ottawa, Canada. 382 p.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. *Fish Physiol.* 8, 677–743.
- Rickhter, V.A. y V.N. Efanov. 1976. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations. International Commission of the Northwest Atlantic Fisheries, Research Document 76/VI. 8:1-12.

- Ridewood, W.G. 1921. On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 210: 311-407.
- Robertson, D.R. and G.R. Allen. 2015. Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá, Panamá.
- Robinson, M.P. and P.J. Motta. 2002. Patterns of growth and the effects of scale on the feeding kinematics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*). *J. Zool.*, 256 (4): 449-462.
- Rodríguez-Gutiérrez, M. 1992. Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces. AGT Editor. México, México. 79 p.
- Roff, D.A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41, 989–1000.
- Romine, J.G., J.A. Musick & G.H. Burgess. 2009. Demographic analyses of the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the Northwest Atlantic incorporating hooking mortality estimates and revised reproductive parameters. *Environ. Biol. Fishes*, 84: 277-289.
- Rosas-Luis, R., J.E. Pincay-Espinoza, P. Loor-Andrade y M. Carrera-Fernández. 2016b. Trophic ecology of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* (Lamniformes: Lamnidae) in the Eastern Pacific Ocean, p. 147-182. En Kovács, A. y P. Nagy (eds.). *Advances in Marine Biology*. Vol. 1. Nova Science Publishers, New York, New York, 203 pp.
- Rosas-Luis, R., P. Loor-Andrade, M. Carrera-Fernández, J.E. Pincay-Espinoza, C. Vincés-Ortega y L. Chompoy-Salazar. 2016a. Cephalopod species in the diet of large pelagic fish (sharks and billfishes) in Ecuadorian waters. *Fish. Res.*, 173(2):159–168.
- Rowat, D., M. Meekan, U. Engelhardt, B. Pardigon and M. Vely. 2007. Aggregations of juvenile whale sharks (*Rhincodon typus*) in the Gulf of Tadjoura, Djibouti. *Environ. Biol. Fishes*. 80: 465–472.
- Ruíz-Campos, G., J.L. Castro-Aguirre, E.F. Balart, L. Campos-Dávila and R. Vélez-Marín. 2010. New specimens and records of Chondrichthyan fishes (Vertebrata: Chondrichthyes) off the Mexican Pacific coast. *Rev. Mex. Biodivers.*, 81 (2): 363-371.
- Sabo, J.L. y L.R. 2021. Trophic ecology. (Consultado 7 mayo 2021, <https://doi.org/10.1036/1097-8542.711650>).

- Safran, P. 1992. Theoretical analysis of the weight-length relationship in fish juveniles. *Mar. Biol.*, 112 (4): 545-551.
- Sagar, M.V., A.M., Gop y R.J. Nair. 2018. Stomach content analysis techniques in fishes, p. 104-115. *En* Nair, R.J. (Ed.). Recent Advances in Fishery Biology techniques for Biodiversity Evaluation and Conservation. Indian Agricultural Statistics Research Institute, New Delhi, India.
- Saikia, S.K. 2015. Food and feeding of fishes. What do we need to know? *Transylv. Rev. Syst. Ecol. Res.*, 17(1):71-84.
- Santander-Neto, J., R. Barreto, F.M. Santana y R.P.T. Lessa. 2021. Age, growth and demography of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, from the southwestern Atlantic. *Endanger. Species Res.*, 45: 237–249. <https://doi.org/10.3354/esr01131>.
- Santos-Sanes, I., C. Olaya-Nieto, F. Segura-Guevara, S. Brú-Cordero and G. Tordecilla-Petro. 2006. Relaciones talla-peso del barbul (*Pimelodus clarias* f.c. Bloch, 1785) en la cuenca del Rio Sinu, Colombia. *Rev. MVZ Córdoba*, 11 (1): 62-70.
- Sato, K., M. Nakamura, T. Tomita, M. Toda, K. Miyamoto and R. Nozu, R. 2016. How great white sharks nourish their embryos to a large size: evidence of lipid histotrophy in lamnoid shark reproduction. *Biol. Open*. 5(9): 1211–1215.
- Saunders, M.W. and G.A. McFarlane. 1993. Age and length at maturity of the female spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada. *Environ. Biol. Fishes*, 38: 49–57.
- Semba, Y., H. Nakano, H. e I. Aoki. 2009. Age and growth analysis of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific Ocean. *Environ. Biol. Fish.*, 84 (4): 377–391.
- Simpfendorfer, C.A.1999a. Demographic analysis of the dusky shark fishery in southwestern Australia, p. 149-160. *En* Musick, J.A. (ed.). Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Maryland, USA. 260 pp.

- Simpfendorfer, C.A. 1999b. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. *Fish. Bull.*, 97: 978-986.
- Simpfendorfer, C.A. 2005. Demographic models: life tables, matrix models and rebound potential. In: J.A. Musick and R. Bonfil (eds.). Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper No. 474. FAO, Rome, Lazio, Italy: pp. 187-204.
- Simpfendorfer, C.A., R.B. McAuley, J. Chidlow y P. Unsworth. 2002. Validated age and growth of the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, from western Australian waters. *Mar. Freshw. Res.*, 53 (2): 567–573.
- Sims, D.W. 2005 Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks. In: Ruckstuhl, K.E. and P. Neuhaus (eds.). Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes. Cambridge University Press, Cambridge, England, United Kingdom. pp. 127–147.
- Skomal, G.B. 1990. Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca*. in the North Atlantic. Tesis de M.S., Univ. de Rhode Island, Kingston, Rhode Island, USA. 82 pp.
- Smith, S. E., R.A. Mitchell y D. Fuller. 2003. Age-validation of a leopard shark (*Triakis semifasciata*) recaptured after 20 years. *Fish. Bull.*, 101: 194–198.
- Smith, S.E., y N.J. Abramson. 1990. Leopard shark, *Triakis semifasciata*, distribution, mortality rate, yield, and stock replenishment estimates based on a tagging study in San Francisco Bay. *Fish. Bull.*, 88: 371-381.
- Smith, T.M. y R.L. Smith. 2007. Ecología. Sexta edición. Pearson Educación Madrid, España. Pearson Educación. 776 p.
- Snelson, F.F., G.H. Burgess, B.L. Roman. 2008. The reproductive biology of pelagic elasmobranchs. In: Camhi, M.D., E.K. Pikitch, E.A. Babcock (eds.). Sharks of the Open Ocean: Biology, fisheries and conservation. Blackwell Publishing, Oxford, England, United Kingdom. pp. 24-54.
- Snelson, F.F., S.E. Williams-Hooper, and T.H. Schmid. 1988. Reproduction and ecology of the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*, in Florida coastal lagoons. *Copeia*, 1988: 729-739.

- Solís, P. 1998. Diagnóstico de la actividad pesquera artesanal en el puerto de Santa Rosa, Provincia del Guayas. *Bol. Cient. y Téc.* 16 (1): 1-55.
- Sparre, P. y S.C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca, 306.1 Rev. 2: 420 pp.
- Springer, S. 1960. Natural history of the sandbar shark, *Eulamia milberti*. *Fish. Bull.* 61:1-38.
- Springer, V.G. and Gold J.P. 1989. *Sharks in Question: The Smithsonian Answer Book*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA. 192 pp.
- Ssentongo, G. W., y P.A. Larkin. 1973. Some simple methods of estimating mortality rates of exploited fish populations. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 (5): 695–698.
- Stehmann, M.F.V. 2002. Proposal of a maturity stages scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). *Arch. Fish. Mar. Res.*, 50 (1): 23–48.
- Stevens, J.D. 1983. Observations on reproduction in the shortfin mako *Isurus oxyrinchus*. *Copeia*, 1983 (1): 126–130.
- Stevens, J.D. 1999. Variable resilience to fishing pressure in two sharks: the significance of different ecological and life history parameters, p. 11–16. En Musick, J.A. (ed.). *Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, USA. 260 pp.
- Stevens, J.D., R. Bonfil, N.K. Dulvey and P.A. Walker. 2000. The effects of fish on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, 57 (3): 476–494.
- Steward, A.L. 2001. First record of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai* (Chondrichthyes: Lamniformes), from de New Zealand waters. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 35 (5): 1001-1006.
- Stillwell, C. y N. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39(3):407-414.
- Strasburg, D.W. 1958. Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the central Pacific Ocean U.S. *Fish. Bull.*, 138 (58): 335–361.

- Tanaka, S. 1980. Biological investigation of *Lamna ditropis* in the north-western waters of the North Pacific, p. 59-84. In Report of investigation on sharks as a new marine resource (1979). Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo, Japan (English abstract).
- Tanaka, S., T. Kitamura, T. Mochizuki and K. Kofuji. 2011. Age, growth and genetic status of the white shark (*Carcharodon carcharias*) from Kashima-nada, Japan. *Mar. Freshw. Res.*, 62(6):548–556.
- Taylor, C.C. 1962. Growth equation with metabolic parameters. *ICES J. Mar. Sci.*, 27 (3): 270–286.
- Tesch, F.W. 1968: Age and growth. In: W.E. Ricker (editor). Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England. pp. 93–123.
- Then, A.Y., J.M. Hoenig, N.G. Hall y D.A. Hewitt. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *ICES J. Mar. Sci.*, 72 (1): 82–92.
- Treer, T., N. Sprem, H. Torcu-Koc, Y. Sun and M. Piria. 2008. Length–weight relationships of freshwater fishes of Croatia. *J. Appl. Ichthyol.*, 24 (5): 626–628.
- Tresierra-Aguilar, A.E. y Z.G. Culquichicón-Malpica. 1995. Manual de Biología Pesquera. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Trujillo, Perú. 227 p.
- Tsai, W.P., C.L. Sun, A.E. Punt and K.M. Liu. 2014. Demographic analysis of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, in the Northwest Pacific using a two-sex stage-based matrix model. *ICES J. Mar. Sci.*, 71(7): 1604–1618. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu056>.
- Valls-Mateus, E. 2014. Variación en los parámetros fisiológicos y valores isotópicos en sangre del tiburón demersal *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) en relación a la estación del año, sexo y estado de madurez. Tesis de maestría. Universidad de Barcelona. Barcelona, España. 26 p.
- Van der Laan, R., R. Fricke y W.N. Eschmeyer. 2021. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Classification. (Consultado 4 agosto 2021. <http://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-classification/>).

- Van der Laan, R., R., Fricke y W.N., Eschmeyer. 2023. Eschmeyer's catalog of fishes classification. The California Academy of Sciences, San Francisco, California, USA. (Consultado 18 Febrero 2023, <https://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-classification/>).
- Vazzoler, A.E.A.M. 1996. Biología de peixes teleósteos: teoria e prática. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná. 169 pp.
- Veras, D.P., F.H.V. Hazin, I.S.L. Branco, M.T. Tolotti y G.H. Burgess. Reproductive biology of the pelagic stingray, *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832), in the equatorial and south-western Atlantic Ocean. *Mar. Fresh. Res.*, 65(11): 1035-1044.
- Vinueza, E. 2015. Catálogo de otolitos *sagitta* de especies comerciales en los cantones de Sucre y San Vicente, Manabí, Pacífico ecuatoriano. Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Manabí, Bahía de Caráquez, Manabí, Ecuador. 120 pp.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, 10 (2): 181-213.
- Von Bertalanffy, L. 1960. Principles and theory of growth. In: W.W. Nowinski (ed.). Fundamental aspects of normal and malignant growth. Elsevier, Amsterdam, North Holland, Netherlands. pp. 137-259.
- Walker, T.I. 2005. Reproduction in Fisheries Science *In*: W.C. Hamlett (ed.). Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyans: sharks, batoids and chimaeras. Science Publishers. Enfield, Connecticut, USA. pp. 81-128.
- Walsh, W.A., K.A. Bigelow and K.L. Sender. 2009. Decreases in shark catches and mortality in the Hawaii-based longline fishery as documented by fishery observers. *Mar. Coast.*
- Wearmouth, V. J. and D.W. Sims. 2008, Sexual segregation of marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Adv. Mar. Biol.* 54, 107–170.
- White, W.T. 2007. Biological observations on lamnoid sharks (Lamniformes) caught by fisheries in eastern Indonesia. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.*, 87 (3): 781-788.

- White, W.T., M.E. Platell and I.C. Potter. 2001. Relationship between reproductive biology and age composition and growth in *Urolophus lobatus* (Batoidea: Urolophidae). *Mar. Biol.*, 138: 135-147.
- Wintner, S.P y G. Cliff. 1999. Age and growth determination of the white shark, *Carcharodon carcharias*, from the east coast of South Africa. *Fish. Bull.*, 97, 153–169.
- Wintner, S.P. y S.F.J. Dudley. 2000. Age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from the east coast of South Africa. *Mar. Freshw. Res.*, 51 (1): 43–53.
- Wintner, S.P., S.F.J. Dudley, N. Kistnasamy y B. Everett. 2002. Age and growth estimates for the Zambezi shark, *Carcharhinus leucas*, from the east coast of South Africa. *Mar. Freshw. Res.*, 53 (2): 557–566.
- Wolff, G. 1982. A beak key for eight Eastern Tropical Pacific cephalopod species, with relationship between their beak dimension and size. *Fish. Bull.*, 80(2):357-370.
- Wolff, G. 1984. Identification and estimation of size from beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean. NOAA Technical Report NMFS no. 17. NOAA, USA. 56 pp.
- Wourms, J.P. 1981. 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *Am. Zool.*, 21: 473-515.
- Wu, F., R. Kindong, X. Dai, O. Sarr, J. Zhu, S. Tian, Y. Li and B.T.N. Nsangue. 2020. Aspects of the reproductive biology of two pelagic sharks in the eastern Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.*, 97 (6): 1651-1661.
- Wu, F., R. Kindong, X. Dai, O. Sarr, J. Zhu, S. Tian, Y. Li y B.T.N. Nsangue. 2020. Aspects of the reproductive biology of two pelagic sharks in the eastern Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.*, 97(6):1651-1661.
- Wyffels, J.T., R. George, E.F. Christiansen, T.M. Clauss, A.L. Newton, M.W. Hyatt, C. Buckner, V. LePage, F.E. Latson and L.M. Penfold. 2022. Reproductive cycle and periodicity of *in situ* and aquarium female sand tiger sharks, *Carcharias taurus*, from the Western North Atlantic. *Front. Mar. Sci.* 9: 925749.

Young, R.E., M. Vecchione y K.M. Mangold. 2019. Cephalopoda, Cuvier 1797, octopods, squids, nautilus. (Consultado 5 marzo 2021. <http://tolweb.org/Cephalopoda/19386/2019.03.26>).

Zhou, S., R.A. Deng, M.R. Dunn, S.D. Hoyle, Y. Lei y A.J. Williams. 2022. Evaluating methods for estimating shark natural mortality rate and management reference points using life-history parameters. *Fish. Fish.*, 23: 462–477.

Zhou, S., S. Yin, J.T.T. Thorson, A.D.M. Smith y M. Fuller. 2012. Linking fishing mortality reference points to life history traits: An empirical study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 69 (8): 1292–1301.

9. ANEXOS

Anexo 9.1. Primer artículo científico publicado sobre el capítulo 2.

Regional Studies in Marine Science 60 (2023) 102890

Contents lists available at ScienceDirect

Regional Studies in Marine Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/rmsa

Check for updates

Size structure, length-body mass relationship, and relative condition factor of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharui*, in the Southeastern Pacific Ocean, Ecuador

Marcos D. Calle-Morán^{a,*}, Maria Cristina Oddone^b, J. Fernando Márquez-Farías^{c,*}, Ramón Bonfil^d

^a Universidad Autónoma de Sinaloa, Facultad de Ciencias del Mar, Programa de Doctorado en Ciencias con Mención en Recursos Acuáticos, Av. Paseo Gassman s/n, Colonia Los Pinos, Mazatlán, Sinaloa, C.P. 82000, México

^b Universidade Federal do Rio Grande, Instituto de Ciências Biológicas, Setor de Morfologia, Laboratório de Pesquisa em Chondrichthyes, Av. Itália, Km 8, Campus Carreiros, Rio Grande, Rio Grande do Sul, C.P. 96203-900, Brazil

^c Universidad Autónoma de Sinaloa, Facultad de Ciencias del Mar, Paseo Gassman s/n, Colonia Los Pinos, Mazatlán, Sinaloa, C.P. 82000, México

^d El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, Av. Centenario km 5.5. Ckt. Pazo Obrero Campeña, Chetumal, Quintana Roo, C.P. 77014, México

ARTICLE INFO

Article history:
Received 16 September 2022
Received in revised form 11 February 2023
Accepted 15 February 2023
Available online xxx

Keywords:
Allometry
Growth patterns
Laminiformes
Santa Rosa
Sex ratio
Shark body condition

ABSTRACT

The crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharui*, is a species of ecological and economic importance in the marine ecosystems of Ecuador. Although it is a fishery resource for local consumption, biological and ecological information and appropriate fishery management are needed to allow its sustainable use. This research aimed to analyze the population's size and total body mass structures, determine the length-body mass relationship, and the relative condition factor of the crocodile shark in the Ecuadorian Pacific Ocean. Samples were collected from June 2012 to May 2013 and from June 2017 to May 2018 in Santa Rosa, Ecuador. The size of females ($n = 202$) ranged from 50 to 117 cm total length, while males ($n = 206$) ranged from 72.5 to 110 cm TL. The total body mass for females was between 700 and 7 100 g and from 2 000 to 5 000 g for males. Significant differences were observed between sizes (Mann Whitney test, $W = 55 018.50$; $p < 0.05$) and body mass for females and males ($W = 56 338.50$; $p < 0.05$). Length-body mass relationship parameters for the combined sexes were $a = 0.015$, $b = 2.70$, $R^2 = 0.79$; for females: $a = 0.045$, $b = 2.48$, $R^2 = 0.80$; and for males $a = 0.098$, $b = 2.28$, $R^2 = 0.66$. In all cases, length-body mass relationship patterns were hypoallometric. The relative condition factor for combined sex ranged between $K_r = 0.81$ and 1.34 ($K_r = 0.84$ –1.34 for females and $K_r = 0.81$ –1.30 for males), demonstrating that this species had a healthy nutritional condition. This study investigates the fishery biology of the species in this region of the Pacific Ocean for a future management plan.

© 2023 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Size frequency analysis in any species of fish is necessary for fisheries science, given that it provides reliable inferences regarding the size structure of wild populations, as well as the growth, recruitment, and mortality of individuals (Morales-Nin, 1991; Espino-Barr et al., 2008). Size is also related to other factors such as total body mass, age, and sexual maturity; thus, systematic sampling could determine these factors (Holden and Raitt, 1975). Moreover, knowledge regarding individuals' size helps evaluate the fishing gear's selectivity (Bagenal, 1978).

Generally, the length-body mass relationship in fish is described by a potential function that relates a linear measurement (length) with one of volume (body mass) (Ricker, 1975). In this sense, these relationships are frequently used to model biomass trends based on known lengths, which are vital in evaluating and managing economically important populations (García et al., 1998; Treer et al., 2008). The biomass of species is a vital variable employed in evaluating stocks, which provides information regarding the health status of target species and defines management plans (Logan et al., 2018).

The condition factor is used to compare the nutritional condition or fitness of an individual or a population (Tesch, 1968), considering that fish with a high body mass at a determined length is healthier (Froese, 2006). The condition factor analysis, which is based on the relationship of an individual's body mass

* Corresponding authors.
E-mail addresses: marcalc02@gmail.com (M.D. Calle-Morán), fmarquez@uas.edu.mx (J.F. Márquez-Farías).

Anexo 9.2. Segundo artículo científico publicado, derivado del capítulo 3.

Environ Biol Fish
https://doi.org/10.1007/s10641-022-01277-x



Diet composition and feeding habits of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharui*

Marcos D. Calle-Morán · Ana R. Hernández-Téllez · Evelyn R. Tibán-Vivar ·
Yari E. Intriago-Vera · Israel G. Del Valle-Coello · Beatriz C. Loor-Jama ·
Ángel R. Ganchozo-López

Received: 18 September 2021 / Accepted: 12 May 2022
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. 2022

Abstract The objective of the present study was to determine the diet composition and feeding habits of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharui*, in Ecuadorian waters, Southeast Pacific Ocean, at a general level, as well as by sex, year, and sexual maturity stage. A total of 401 individuals with their respective stomachs were sampled in the Santa Rosa fishery port, Ecuador; 200 were females and 201 males, with a total length (TL) between 50 to 117 cm and 72.5 to 100 cm, respectively. The number of stomach contents analyzed in this study was sufficient to describe the diet of *P. kamoharui*, as the asymptote was reached at 100 digestive tracts. A total of 24 prey species were identified, out of which 16 were cephalopods and eight bony fishes. The main identified

prey species were the cockeyed squid, *Histioteuthis heteropsis*, the sharpnose squid, *Ancistrocheirus lesueurii*, the purpleback flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis*, the Jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, and the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*. *Pseudocarcharias kamoharui* was considered a specialist predator that preferred five prey species ($Bi=0.09$), and differences were observed by sex, years, and maturity stages. The trophic overlap was high in both females and males ($C\lambda=0.98$) between the years 2012–2013 and 2017–2018 ($C\lambda=0.91$), as well as between immature and mature individuals ($C\lambda=0.95$). The trophic level was $T\lambda=4.37$, which indicates that this species is a quaternary consumer or a tertiary carnivore.

M. D. Calle-Morán · A. R. Hernández-Téllez (✉)
Programa de Doctorado en Ciencias Con Mención en
Recursos Acuáticos, Facultad de Ciencias del Mar,
Universidad Autónoma de Sinaloa, Paseo Clausen S/N,
83000 Mazatlán, Sinaloa, México
e-mail: anahet03@gmail.com

E. R. Tibán-Vivar · Y. E. Intriago-Vera ·
I. G. Del Valle-Coello
Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales,
Universidad de Guayaquil, Av. Raúl Gómez Lince S/N
Y Av. Juan Tancia Marín, 090601 Guayaquil, Guayas,
Ecuador

B. C. Loor-Jama · Á. R. Ganchozo-López
Carrera de Biología, Pontificia Universidad
Católica del Ecuador Sede Manabí, Km 8.5 vía,
131402 Bahía de Caráquez, Manabí, Ecuador

Keywords Width of trophic niche · Diet overlap ·
Trophic level · Trophic ecology · Ecuador

Introduction

The crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharui* (Matsubara 1936), is the only member of the family Pseudocarchariidae (order Lamniformes). It has a wide distribution in tropical and subtropical waters of the Pacific, Atlantic, and Indian Oceans (Compagno et al. 2005). *Pseudocarcharias kamoharui* is considered a small species (122 cm total length) with an occurrence that varies from sporadic to locally abundant. Although it uses oceanic environments, it can also be

Published online: 03 June 2022

Springer

Anexo 9.3. Tercer artículo científico publicado sobre el capítulo 4.




MARINE BIOLOGY RESEARCH
https://doi.org/10.1080/17451000.2024.2316652



ORIGINAL ARTICLE



Age and growth of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, in the Eastern Tropical Pacific Ocean

Marcos D. Calle-Morán ^a, E. Alberto Aragón-Noriega ^b and Felipe Galván-Magaña ^c

^aPrograma de Doctorado en Ciencias con mención en Recursos Acuáticos, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa (UAS), Mazatlán, Mexico; ^bCentro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Unidad Guaymas, La Paz, Mexico; ^cInstituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Mexico

ABSTRACT

The age, growth, and longevity parameters of crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, from Santa Rosa, Ecuador were estimated. A number of 328 organisms were analyzed, 158 females (69 to 117 cm total length, TL) and 170 males (72.5 to 110 cm TL). The relationship between the vertebra's radius and TL was moderate ($r^2 = 0.63$), indicating a relation between structure growth and the organism's size. Females were four to 14 years old and males were four to 12 years. The multimodal approach determined that the suitable equations were: The Von Bertalanffy growth function model with a fixed L_0 (45.5 cm TL), VBGM2P ($L_{\infty} = 118.4$ cm TL, $k = 0.15$) for combined sexes with a weight of evidence (W) to its favour of 43.9%; logistic growth model ($L_{\infty} = 109.5$ cm TL, $k = 0.41$, $L_0 = 33.1$ cm TL) for females with $W = 28.4\%$ and VBGM2P ($L_{\infty} = 110.4$ cm TL, $k = 0.16$) for males with a $W = 39.4\%$. No model obtained a sufficient evidence to be declared the best adjusted. The calculated longevity parameters were 18 years for combined sexes, 16 for females, and 14 for males.

ARTICLE HISTORY

Received 6 July 2023
Accepted 5 February 2024

SUBJECT EDITOR

Rui Coelho

KEYWORDS

Age structure; Akaike Information Criteria; Ecuador; growth modelling; shark vertebra; multi-model approach

Introduction

The crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara 1936), is the only species from the family Pseudocarchariidae (order Lamniformes). Its distribution is circumtropical, including the Pacific, Atlantic, and Indian Oceans (Compagno et al. 2005). It is a small shark with a maximum length of 122 cm total length (TL). Its occurrence is sporadic in some zones and locally abundant in others. This species is oceanic, but it can also be coastal. It is epipelagic and mesopelagic, inhabiting from the surface to 590 m depth (Ebert 2016). Additionally, it is a top predator that feeds on squid, shrimp, luminous fish, lantern fish, hakes, skipjack fish, and bonitos (Compagno 2001; Calle-Morán et al. 2022), hence its ecological importance in coastal and oceanic ecosystems. Due to its life history traits, such as slow growth ($k = 0.14\text{--}0.18/\text{year}$), early sexual maturation (females = 5 years and males = 3–4 years), undefined gestation period, and low fecundity (four pups per litter) (Fujita 1981; White 2007; Oliveira et al. 2010; Dai et al. 2012; Lessa et al. 2015; Kindong et al. 2020; Wu et al. 2020), this species is categorized as having low biological productivity compared to the rest of the chondrichthyans.

Regarding its fishery importance, it is a commercial species captured in Ecuador for local consumption, both artisanal and industrially. The fishing gear used for its capture includes trawl nets, surface longlines, and gillnets (Martínez-Ortiz and García-Domínguez 2013). There are no current statistics on its landings despite the existence of the fishery. From 2010 to 2012, 29,551.5 tons of sharks were estimated from the artisanal fleet landings directed to large pelagic fish, such as tuna, marlin, and swordfish, in Ecuador's ports, which 0.12 tons were of *P. kamoharai*; and it should be noted there are around 30 shark and ray species, the most abundant in the Pacific Ecuadorian, thus the most representative are pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus*, blue shark, *Prionace glauca*, silky shark, *Carcharhinus falciformis*, bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, hammerhead shark, *Sphyrna zygaena* and shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus* (Coello and Herrera 2018). Notably, records of the species are absent from the latter period until now, and it has been consumed locally in Salinas, Santa Elena province, Ecuador, for the past 12 years (personal observation).

Apart from its economic and ecologic importance, studies on the current status, biology, and ecology of

Anexo 9.4. Cuarto artículo científico publicado y derivado del capítulo 5.

Regional Studies in Marine Science 66 (2023) 103135



Contents lists available at ScienceDirect

Regional Studies in Marine Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/rmsa



Reproductive biology of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, in the Ecuadorian Pacific Ocean

Marcos D. Calle-Morán^a, E. Alberto Aragón-Noriega^{b,*}

^a Programa de Doctorado en Ciencias con mención en Recursos Acuáticos, Facultad de Ciencias del Mar (FACOMAR), Universidad Autónoma de Sinaloa (UAS), Paseo Claussen s/n, Colonia Los Pinos, 82000, Mazatlán, Sinaloa, México

^b Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Unidad Guaymas, Km. 2.35 Camino al Tular, Exterio de Bacocharipá, 85454, Guaymas, Sonora, México



ARTICLE INFO

Article history:

Received 26 March 2023

Received in revised form 29 July 2023

Accepted 29 July 2023

Available online 3 August 2023

Keywords:

Fecundity

Fetuses

Histotrophy

Sexual maturity stages

Size at birth

Size at sexual maturity

ABSTRACT

The crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, is frequently caught by the artisanal fleet of Ecuador. However, updated official records concerning its landings and knowledge regarding its reproductive biology and ecological traits are scarce in the Tropical Eastern Pacific Ocean. Therefore, this study aimed to describe the reproductive biology of *P. kamoharai* and determine the capture composition of immature and mature individuals in Santa Rosa, Ecuador. Samples were collected from June 2012–May 2013 and June 2017–May 2018. 408 sharks were collected including 202 females ranging from 50 to 117 cm in total length (TL), and 206 males ranging from 72.5 to 110 cm TL. The sex ratio in adults was 1F:1M, similar to the fetus's ratio of 0.9F:1M. Histotrophy in the uteri of mature females was recorded for the first time. Size at maturity (L_{50}) was estimated at 91.2 cm TL for females; hence, 88% ($n = 177$) were mature. While for males, $L_{50} = 84.8$ cm TL; thus, 84% ($n = 174$) were mature. Gravid females were observed from February to November, and fetuses had different sizes without a growing trend pattern. Thus, gestation and time of birth could not be defined. Size at birth was 45.5 cm TL and fecundity was four fetuses per litter, two for each uterus. In conclusion, this species is susceptible to overfishing due to its low biological productivity. The information generated in this study supports creating a fishery management plan for future conservation.

© 2023 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936), is the only member of the family Pseudocarchariidae (order Lamniformes). Its circumtropical distribution comprises the Pacific, Atlantic, and Indian Oceans (Compagno et al., 2005) where it occurs sporadically in some areas or abundantly in others. It is mainly oceanic but can also be found close to shore. It is an epipelagic and mesopelagic species that inhabits from the surface to depths of 590 m (Ebert, 2016). Its maximum recorded size is 122 cm total length TL (Oliveira et al., 2010), meaning it is small compared to other shark species. It is a top predator feeding on squids, shrimps, and fishes (Compagno, 2001; Calle-Morán et al., 2022); hence, it is an ecologically important species in coastal and oceanic ecosystems.

Based on its life history traits, *P. kamoharai* is a non-placental viviparous species with a slow growth rate ($k = 0.14-0.18 \text{ y}^{-1}$); a low fecundity, that is, four fetuses per litter, two per uterus, and

they feed on oocytes (oophagy). Its size at birth is between 36 and 49 cm TL; the females mature at 91 cm TL (5 years) and males at 80 cm TL (3–4 years); no specific gestation and parturition season (Fujita, 1981; White, 2007; Oliveira et al., 2010; Dai et al., 2012; Lessa et al., 2015; Estupiñán-Montaño and Galván-Magaña, 2020; Kindong et al., 2020; Wu et al., 2020). Moreover, this species could be cataloged with low biological productivity compared with other chondrichthyans.

In Santa Rosa (province of Santa Elena), Ecuador, an artisanal fishery targets *P. kamoharai* due to its local consumption. The most used fishing gear are surface longlines, gillnets, and trawling (Martínez-Ortiz and García-Domínguez, 2013). Despite its commercial importance in the country, fishery authorities lack an official catch record. During 2010–2012, a landing of 29 551.5 t of shark species was estimated. These calculations come from landings of tunas and billfishes target fisheries in different ports of Ecuador (Coello and Herrera, 2018). It is essential to highlight that there is no catch record after this period despite its high local consumption for over 13 years.

In the region, studies on the biology or ecology of *P. kamoharai* are scarce, which is surprising considering its economic and ecological importance. According to its life story patterns,

* Corresponding author.

E-mail addresses: marcalle02@gmail.com (M.D. Calle-Morán), aaaron04@cibnor.mx (E.A. Aragón-Noriega).