



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**EDAD Y CRECIMIENTO DEL CAZÓN PLAYÓN,
Rhizoprionodon porosus (Poey, 1861), DE LA
REGIÓN NORORIENTAL DE VENEZUELA**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller Elea Medina como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología

Tutores: M.Sc. Rafael Tavares
Dr. Juan M. Posada

CARACAS, VENEZUELA
OCTUBRE 2009



ACTA

Quienes suscribimos, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de la Escuela de Biología para examinar el Trabajo Especial de Grado de la Bachiller Elea Carolina Medina Trujillo, C.I., V-17498580, titulado “**Edad y crecimiento del cazón playón, *Rhizoprionodon porosus* (Poey 1861), de la región nororiental de Venezuela**”, nos hemos reunido hoy, 28 de octubre de 2009, en la sala de conferencias Jesús María Pacheco del Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, Caracas, para atender a la defensa pública de su trabajo; después de lo cual consideramos que amerita la calificación de _____ () puntos. Certificamos así que este Trabajo Especial de Grado cumple con los requisitos exigidos por la Universidad Central de Venezuela para optar al título de Licenciado en Biología.

Lic. Mario Ortaz

Jurado

M.Sc. Rafael Tavares

Tutor

M.Sc. Ricardo Molinet

Jurado

Dr. Juan M. Posada

Tutor

Dedico este trabajo a Dios, por su infinita fidelidad.

Agradecimientos

A Rafael por creer en mi y darme esta oportunidad, por alentarme en los momentos difíciles. A Juan por velar por mis intereses desde un principio, por siempre propiciar un ambiente agradable. Al INIA por prestarme apoyo logístico en la isla. A Omar, Wilvictor y a todos los pescadores y vendedores de Juan Griego y Los Cocos por su indispensable colaboración para que este trabajo se diera. A Carmen y Oswaldo por su valiosa cooperación en el mercado durante mi obligada ausencia. Al profe Carlos Ayesta por su cuidadoso trabajo fotográfico, por facilitarme los equipos necesarios. Al profe Mario y al profe Ricardo por sus importantes sugerencias procurando la excelencia de este trabajo. A mi mamá por ser cómplice de mis sueños. A mi papá por heredarme sus gustos, sus pasiones. A Walter por apoyarme incondicionalmente. A mi hermana por ser fuente inagotable de inspiración y facilitar mi estadía en Margarita. A mi sobrina bella por ser responsable de innumerables sonrisas y alegrías desde que nació y hacer la vida de todos más placentera y con sentido.

TABLA DE CONTENIDOS

Índice de tablas	I
Índice de figuras	II
Resumen	IV
Introducción	1
Antecedentes	9
Objetivos	11
Materiales y métodos	12
Área de estudio	12
Métodos de campo	14
Métodos de laboratorio	16
Análisis de datos	17
Resultados	23
Discusión	36
Conclusiones	42
Referencias	43

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Ubicación taxonómica del grupo Elasmobranchii (Tiburones y Rayas).	1
Tabla 2. Características más resaltantes de las especies <i>R. porosus</i> , <i>R. lalandei</i> y <i>R. terraenovae</i> (Tavares, 2003).	3
Tabla 3. Estudios previos que verifican la formación anual de los anillos de crecimiento en especies del género <i>Carcharhinus</i> y <i>Rhizoprionodon</i> a través de análisis de incremento marginal.	10
Tabla 4. Estadística descriptiva de los datos de tallas (cm, sexos combinados) observados y retrocalculados por clase de edad.	27
Tabla 5. Resumen de los parámetros de crecimiento encontrados mediante la aplicación de los diferentes métodos con los datos de edad-talla.	29
Tabla 6. Resultados de la prueba F aplicada para determinar el modelo que describe mejor los datos de edad-talla observados y retrocalculados.	31
Tabla 7. Parámetros de crecimiento encontrados mediante la aplicación del VBGM con los datos de edad-peso.	31
Tabla 8. Resultado del análisis de progresión modal (sexos combinados) de <i>R. porosus</i> .	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica de <i>R. porosus</i> (área roja; Tomado de www.fishbase.com).	4
Figura 2. Mediciones en los cortes vertebrales que son utilizadas en el análisis de la Tasa de Incremento Marginal (TIM). R_v =radio de la vertebra, R_n =distancia del foco al penúltimo anillo y R_{n-1} =distancia del foco al último anillo formado.	7
Figura 3. Área de estudio (Elaborado por J. Papadakis, Laboratorio Sensores Remotos, USB).	12
Figura 4. Composición porcentual por especies de Elasmobranquios capturados en la pesca artesanal de la región nororiental de Venezuela (Fuente: Tavares, 2009).	13
Figura 5. Medidas tomadas en los individuos de <i>R. porosus</i> (Modificado de Tavares, 2003).	15
Figura 6. Representación esquemática de la sección de una vértebra; cc=corpus calcareum, i=intermedalia, f=foco, mn=marca de nacimiento, a=anillos, cr=línea desde el centro o foco hasta cada uno de los anillos. (Modificado de Loefer y Sedberry, 2003).	15
Figura 7. Tipos de corte de las secciones vertebrales según el plano espacial (modificado de FAO, 2005).	16
Figura 8. Composición porcentual de las capturas comerciales de elasmobranquios en la región nororiental de Venezuela en el período agosto 2008 - agosto 2009.	23
Figura 9. Relaciones biométricas (LH vs LT, 1D-2D vs LT, LOP-H vs LT y LT vs P) de <i>R. porosus</i> .	25
Figura 10. Relación entre la longitud del clasper (LC) y longitud total (LT) de <i>R. porosus</i> así como la curva de regresión, los parámetros y la $LT_{50\%}$ obtenidos del ajuste del modelo logístico.	26
Figura 11. Resultados del análisis de la Tasa de Incremento Marginal (TIM). Los números indican el tamaño de muestra mensual.	27
Figura 12. Ajustes de los diferentes modelos de crecimiento con los datos de talla observados.	30

Figura 13. Ajuste del modelo de von Bertalanffy edad-peso.	31
Figura 14. Regresión lineal de la longitud total versus el radio del centrum vertebral en <i>R. porosus</i> .	32
Figura 15. Ajustes de curvas de crecimiento con los datos de tallas retrocalculados.	33
Figura 16. Frecuencia de tallas (sexos combinados) de individuos de <i>R. porosus</i> capturados en la región nororiental de Venezuela.	35

RESUMEN

En este trabajo se describió el crecimiento del cazón playón, *Rhizoprionodon porosus*, de la región nororiental de Venezuela, utilizando ejemplares provenientes de la pesca artesanal que opera en la zona. En la evaluación de las capturas de elasmobranquios durante el periodo muestreado (agosto 2008 – agosto 2009) se encontró que el grupo de los tiburones pertenecientes al género *Rhizoprionodon* es uno de los más comúnmente capturados (12%) en la zona de estudio. Los parámetros de crecimiento de *R. porosus* se estimaron a través del análisis de frecuencia de tallas y la aplicación de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy (1938), Fabens (1965) y Richards (1959). Los individuos recién nacidos encontrados ($n=7$; 35,0–45,5 cm LT) tuvieron una talla promedio de 42,3 cm LT. La época de nacimiento parece estar entre enero y abril y la de apareamiento en el segundo trimestre del año. Se encontró una talla de madurez sexual para machos ($LT_{50\%}$) de 67 cm. El análisis de la tasa de incremento marginal ($n=53$) sugiere que la formación de los anillos de crecimiento es anual. La determinación de la edad de *R. porosus* a partir del análisis de vértebras se realizó con base en 38 hembras (41,5–93,6 cm LT) y 55 machos (35–88,8 cm LT). Tomando en cuenta una periodicidad anual para la formación de los anillos de crecimiento, las edades estimadas estuvieron comprendidas entre 0 y 9 años. El modelo de Fabens (1965) fue el que resultó más adecuado para describir el crecimiento de tipo isométrico de *R. porosus*. Los parámetros poblacionales estimados son una tasa de crecimiento (K) de 0,29-0,33 años⁻¹ y una talla máxima teórica (L_{∞}) de 90,3-92,2 cm. *R. porosus* podría considerarse una especie de crecimiento rápido ($K>1$) donde los individuos presentan incrementos de talla de aproximadamente 20 y 11 cm en el primer y segundo año de vida respectivamente. Los pocos individuos de tallas asintóticas encontrados en el presente estudio y la evidente escasez de los mismos desde hace décadas puede ser consecuencia de la creciente presión pesquera en el nororiente de Venezuela y sugiere la presencia de señales de sobreexplotación del recurso. Una proporción importante de individuos inmaduros del cazón playón es capturada por las pesquerías artesanales de la región y se propone como estrategia de manejo básica, el establecer como talla mínima de captura permitida 67 cm.

INTRODUCCIÓN

Los tiburones y las rayas (Subclase Elasmobranchii, Tabla 1) constituyen un grupo taxonómico con cerca de 1100 especies registradas alrededor del mundo. De este total, 500 especies corresponden al grupo de los tiburones (**Compagno, 2001**). Para las zonas costeras e insulares venezolanas se ha registrado hasta la fecha un total de 62 especies de tiburones agrupadas en 15 familias, de las cuales Carcharhinidae es la más representativa y la que tiene mayor importancia comercial (**Cervigón y Alcalá, 1999; Carpenter, 2002; Tavares, 2003, 2009**).

Tabla 1. Ubicación taxonómica del grupo Elasmobranchii (Tiburones y Rayas).

Phylum Chordata
Subphylum Vertebrata
Superclase Gnathostomata
Clase Chondrichthyes
Subclase Elasmobranchii

Los tiburones se encuentran en una gran variedad de hábitats, tanto en los ecosistemas marinos costeros como en los oceánicos. Por otra parte, al ser los depredadores más abundantes de los mares desempeñan una función vital en el mantenimiento del equilibrio de los ecosistemas marinos. Ello se debe a que los tiburones se encuentran en el nivel trófico más elevado de estos ecosistemas y por ende regulan la transferencia de energía hacia los niveles inferiores (**Wetherbee y Cortes, 2004**). Además, los tiburones actúan como entes controladores de las densidades poblacionales de sus presas, manteniendo así la salud de los ecosistemas mediante la captura de los individuos débiles y enfermos.

En la actualidad, existe a nivel mundial una preocupación generalizada por la disminución dramática de la abundancia de varias especies de tiburones durante la última década (**Baum y col., 2003; Myers y Worm, 2003**). La principal causa que ha llevado al colapso de las poblaciones de tiburones se relaciona con sus características biológicas (crecimiento lento, madurez sexual tardía y baja fecundidad; **Camhi y col., 1998**), que hacen que este grupo de peces no soporte niveles elevados de mortalidad por pesca. Igualmente, la captura de proporciones elevadas de tiburones juveniles en las pesquerías y el deterioro de los hábitats esenciales de estas

especies (áreas de criadero, reproducción y alimentación) han contribuido en la disminución de la abundancia y biomasa de este recurso.

Los tiburones agrupados en la familia Carcharhinidae, también denominados carcarínidos, son los que presentan mayor interés comercial debido a la calidad y apariencia de su carne para el consumo y el costo elevado de sus aletas en el mercado internacional (**Bonfil, 1994**). Los carcarínidos se encuentran ampliamente distribuidos alrededor del mundo, en los mares y océanos de las regiones templadas y tropicales. A su vez, los carcarínidos ocupan una gran variedad de hábitats como: a) las áreas costeras de las plataformas continentales e insulares, en el caso de la especie *Rhizoprionodon porosus* (cazón playón), b) las zonas oceánicas donde habita *Prionace glauca* (tiburón azul) y c) las lagunas costeras que constituye el hábitat de *Negaprion brevirostris* (tiburón limón) durante la etapa juvenil. Incluso se conoce el caso de la especie *Carcharhinus leucas* (tiburón toro) que tiene la capacidad de incursionar en los ríos y sistemas de agua dulce. Otras especies pueden viajar largas distancias, cruzando océanos ocasionalmente, por lo que se consideran recursos compartidos entre varias regiones y naciones (**Grace, 2001**).

En el Atlántico centro-occidental, la familia Carcharhinidae esta representada por seis géneros, de los cuales *Rhizoprionodon* es uno de los más importantes en las pesquerías comerciales de tiburones (**Tavares, 2009**). A su vez, dentro de este género y para la región geográfica mencionada se conocen las especies *R. porosus*, *R. lalandei* y *R. terraenovae* (Tabla 2). La especie *R. porosus* se conoce en Venezuela con el nombre común de cazón playón y ello se debe en parte a que en la mayoría de los países latinoamericanos la palabra cazón se emplea para hacer referencia a las especies de tiburones de pequeño o mediano tamaño, como también a los individuos juveniles de especies de gran porte. *Rhizoprionodon porosus* es una especie que habita en las zonas costeras de las plataformas continentales e insulares de las regiones tropicales. En el Atlántico occidental se ha reportado para Bahamas, Cuba, Jamaica, Puerto Rico, Islas Vírgenes, Martinica, Honduras, Panamá, Venezuela, Brasil y Uruguay (Figura 1; **Compagno, 1984**). En la región nororiental de Venezuela, *R. porosus* es una de las especies más frecuentemente capturada en la pesca artesanal de tiburones llevada a cabo por las comunidades pesqueras de la Isla de Margarita (**Tavares, 2008b**). Es una especie que tiene un tipo de

reproducción vivípara placentar, con hembras que producen de 2 a 6 crías y se alimenta de teleósteos pequeños, camarones y calamares (Compagno, 1984).

Tabla 2. Características más resaltantes de las especies *R. porosus*, *R. lalandei* y *R. terraenovae* (Tavares, 2003).

<i>R. porosus</i> 	El origen de la primera aleta dorsal se sitúa ligeramente por delante del extremo del borde interno de la pectoral; hendidura caudal presente; color pardo grisáceo en el dorso, blanco ventralmente. Bordes de las aletas dorsales y caudales oscuros. El extremo posterior de la aleta pectoral, plegada contra el cuerpo, alcanza o sobrepasa el nivel del punto medio de la base de la primera aleta dorsal.
<i>R. lalandei</i> 	El origen de la primera aleta dorsal se sitúa ligeramente por delante del extremo del borde interno de la pectoral; hendidura caudal presente; color pardo grisáceo en el dorso, blanco ventralmente. Pliegue labial superior muy desarrollado. El extremo de la aleta pectoral (manteniendo esta aleta abatida contra el cuerpo) no llega a alcanzar el nivel del punto medio de la base de la primera aleta dorsal.
<i>R. terraenovae</i> 	El origen de la primera aleta dorsal se sitúa ligeramente por delante del extremo del borde interno de la pectoral; hendidura caudal presente; color pardo grisáceo con puntos blancos en el dorso, blanco ventralmente. Bordes de las dorsales y caudales oscuros. El extremo posterior de la aleta pectoral, plegada contra el cuerpo, alcanza o sobrepasa el nivel del punto medio de la base de la primera aleta dorsal.



Figura 1. Distribución geográfica de *R. porosus* (área roja; Tomado de www.fishbase.com).

En el ámbito de las ciencias pesqueras, los estudios sobre la edad y el crecimiento de las especies son indispensables para determinar la estructura poblacional y evaluar el estado del recurso. No obstante, la conservación y el manejo de las poblaciones de tiburones se dificulta debido a la falta de información biológica de las especies y de las pesquerías que explotan comercialmente el recurso tiburón (**Grace, 2001**). Si se logran conocer los aspectos relacionados con el crecimiento, la edad, la madurez sexual y la longevidad de una determinada especie, entonces se podrán predecir los cambios de las poblaciones en el tiempo. Sin embargo, los estudios realizados con tiburones en las regiones tropicales son casi inexistentes y ello se debe a la falta de apoyo sobretodo a nivel financiero para implementar programas de investigación. Así, el recurso tiburón no ha recibido la debida atención por parte de los entes encargados de ordenar y regular la pesquería, en la mayoría de las naciones que lo aprovechan. También existen factores relacionados con la biología y el comportamiento de las especies que limitan o dificultan la recolección de información técnico-pesquera, tales como por ejemplo los hábitos migratorios que generalmente conllevan a que los individuos de la población desplieguen un comportamiento de segregación por áreas geográficas y por sexos (**Campana, 2001**).

Debido a la disminución de la biomasa de tiburones a nivel mundial, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) ha promovido entre las naciones pesqueras que capturan tiburones, la preparación de los planes de acción nacionales con el propósito de salvaguardar el recurso. Según la **FAO (2000)**, los factores más relevantes que han dificultado llevar a cabo la evaluación de los stocks de tiburones por parte de las diferentes

naciones son: (1) datos de captura y esfuerzo pesquero inadecuados, (2) dificultad en la identificación de las especies, (3) inexistencia de información sobre los parámetros biológicos, abundancia y estructura poblacional de las especies, (4) deficiencia de coordinación entre las naciones para la recolección de información de las especies migratorias transoceánicas, (5) falta de apoyo y de recursos financieros para la investigación y (6) falta de control en las regulaciones de pesca.

Los parámetros de crecimiento en los peces pueden ser examinados mediante la utilización de varios métodos, como por ejemplo: el análisis de la progresión modal de la frecuencia de tallas, el marcaje y recaptura de individuos, el monitoreo de incrementos en tallas- pesos de animales mantenidos en cautiverio y el análisis de estructuras duras o calcificadas. Este último método consiste en cuantificar las marcas o anillos de crecimiento formados periódicamente en las estructuras calcificadas. Generalmente cada anillo se forma de manera anual por la periodicidad en los cambios estacionales de la temperatura del agua o por patrones temporales reproductivos. En los teleósteos o peces óseos, las estructuras calcificadas mas comúnmente utilizadas son los otolitos y las escamas. Sin embargo, en los elasmobranquios los otolitos son muy pequeños (de un tamaño similar al de un grano de arena) y los denticulos dérmicos no crecen o están ausentes (**Applegate, 1967**). De este modo, las estructuras más usualmente utilizadas en los estudios de crecimiento en elasmobranquios han sido las vértebras (**Stevens, 1975; Cailliet y col., 1983a, b**). Sólo algunas especies de elasmobranquios poseen espinas, que han sido utilizadas para describir su edad y crecimiento (**Ketchen, 1975**).

La mayoría de los estudios de crecimiento realizados en elasmobranquios han estado basados en el supuesto de que los anillos de crecimiento se forman anualmente (**Cailliet y Goldman, 2004**). Ello se debe a que varios estudios donde se ha podido verificar la periodicidad de deposición, han arrojado que los anillos se forman de manera anual. Sin embargo, se conoce que algunas especies de elasmobranquios presentan un patrón de periodicidad estacional de dos anillos de crecimiento por año (**Cailliet y col., 1983b**). En el caso de los tiburones del género *Rhizoprionodon*, se ha determinado mediante técnicas de validación que las especies *R. taylori* y *R. terraenovae* presentan un patrón de deposición estacional de un anillo de crecimiento anual (**Simpfendorfer, 1993, Loefer y Sedberry, 2003**).

El proceso utilizado para examinar los patrones de deposición periódica de las marcas de crecimiento y así confirmar la edad previamente estimada se denomina validación (Cailliet, 1990). Los métodos de validación existentes son los siguientes:

1-. Análisis de la progresión modal de la frecuencia de tallas: este método consiste en monitorear el desplazamiento de grupos de tallas de los individuos a través del tiempo. No obstante, su aplicación se dificulta cuando los grupos modales no se encuentran discretamente separados debido a la variabilidad en el crecimiento de los individuos. También puede ocurrir que por razones de selectividad de los métodos de pesca empleados, no se encuentre representada toda la gama de tallas de la población.

2-. Marcaje y recaptura: este método involucra la captura, medición de talla, marcaje y liberación de individuos en el ambiente natural. Posteriormente, las recapturas de los ejemplares se obtienen a través de los mismos trabajos de investigación o de la pesca comercial. Su utilización está limitada por la dificultad que implica, en términos de esfuerzo y tiempo, la recaptura de los individuos marcados.

3-. Tasa de incremento marginal (TIM): es un método que ha sido muy utilizado para examinar la periodicidad estacional en la deposición de los anillos de crecimiento en elasmobranchios. Consiste en relacionar las distancias del foco al margen (R_v), del foco al penúltimo anillo (R_n) y del foco al último anillo formado (R_{n-1}) (Figura 2). Posteriormente, los valores promedios de la TIM son graficados contra los meses de captura. El tiempo de formación del anillo se determina cuando se obtiene el menor incremento marginal promedio observado en una distribución de frecuencias. Así, los promedios mensuales cercanos a 1 indican el momento de la formación del anillo de crecimiento y los valores cercanos a 0 indican que el anillo comienza a formarse. La principal ventaja de esta técnica de validación es su practicidad y bajo costo. Sin embargo, se requiere que los datos abarquen todos los meses del año.

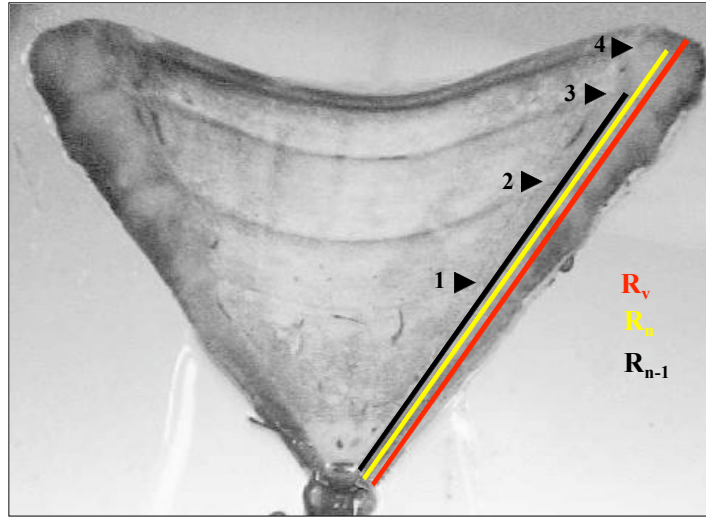


Figura 2. Mediciones en los cortes vertebrales que son utilizadas en el análisis de la Tasa de Incremento Marginal (TIM). R_v =radio de la vertebra, R_n =distancia del foco al penúltimo anillo y R_{n-1} =distancia del foco al último anillo formado.

4-. Marcaje químico: el marcaje con oxitetraciclina (OTC) es una técnica muy empleada en estudios de validación de la edad en los peces. La OTC es un antibiótico que tiene afinidad por el calcio, por lo tanto se deposita activamente en las estructuras calcificadas. Los individuos son capturados, inyectados, identificados mediante una marca convencional y posteriormente liberados. La OTC produce marcas en las estructuras calcificadas que son claramente visibles bajo luz ultravioleta. Si bien este método permite la determinación de la edad absoluta de los individuos, ha sido poco utilizada en elasmobranquios debido a la dificultad que implica la recaptura del animal después de un periodo de tiempo mayor a un año.

5-. Pulsos de radiocarbono: esta técnica ha sido utilizada para inferir la edad en bivalvos, mamíferos (Bada y col. 1990; Peck y Brey, 1996) y en teleósteos (Kalish, 1995; Campana, 1997) pero recientemente ha sido utilizada en la validación de la edad en elasmobranquios. Está basada en la medición de pulsos discretos de radiocarbono en el ambiente como consecuencia de la detonación de bombas nucleares en las décadas de los 50 y 60 (Kalish, 1995; Campana, 2001). Para poder aplicar esta técnica se requiere que los individuos hayan estado vivos entre los años 1960 y 1970 (Kalish, 1995). Los primeros estudios de validación de la edad con este método se realizaron con las especies *Lamna nasus* (tiburón marrajo sardinero) e *Isurus*

oxyrinchus (tiburón mako) (**Campana y col., 2002**). El elevado costo que implica la utilización de este método y la gran longevidad que deben tener los ejemplares a estudiar limitan su aplicación.

En vista de que la mayoría de estas técnicas son logísticamente complicadas o requieren amplios periodos de estudio, los investigadores que trabajan con elasmobranquios se han limitado a evaluar la biología del crecimiento en la mayoría de las especies con base en el supuesto de que las bandas de crecimiento se forman anualmente (**Stevens, 1975**).

ANTECEDENTES

En Venezuela son muy pocos los estudios que se han realizado con tiburones y en consecuencia se desconoce la mayor parte de la información sobre la biología de las especies más comunes y de las pesquerías que dirigen el esfuerzo hacia este recurso. En consecuencia, se desconoce el estado de las poblaciones debido a la imposibilidad de llevar a cabo la evaluación pesquera del recurso tiburón. Entre los estudios de crecimiento con tiburones realizados en Venezuela están los de **Tavares (2007)**, quien estimó la tasa de crecimiento de la especie *Carcharhinus perezii* (tiburón coralino) con base en el análisis de frecuencias de tallas y el de **Tavares (2008a)**, en el que combinó varios métodos para modelar el crecimiento de *Carcharhinus limbatus* (tiburón macuira). Ambos estudios fueron llevados a cabo en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques.

En la región nororiental de Venezuela, *R. porosus* es una de las especies más frecuentemente capturadas por la pesca artesanal de tiburones. El monitoreo de la pesquería artesanal indicó que el 33,2% de las capturas corresponden a la especie *Mustelus higmani* (cazón viuda amarilla) y el 24,6% están constituidas por *R. porosus* y *R. lalandei* (**Tavares, 2009**). A pesar de la importancia comercial de *R. porosus* en el área de estudio, no existe información de línea-base sobre la biología y pesquería de esta especie.

Debido a que la especie *R. porosus* ha sido pobremente estudiada, existe un gran vacío de la información biológico-pesquera que se requiere para evaluar el estado de sus poblaciones en el Atlántico occidental. Para la región geográfica donde se distribuye esta especie, apenas se conocen los trabajos sobre la dieta y hábitos alimenticios que fueron analizados por **Gómez y Bashirulah (1984)** en la región oriental de Venezuela y por **Silva y Almeida (2001)** en la costa de Maranhão, Brasil; la biología reproductiva fue examinada por **Mattos y col. (2001)** en el noreste de Brasil. El único estudio conocido sobre la biología del crecimiento en *R. porosus* es el que realizaron **Mattos y Pereira (2002)** en las costas de Pernambuco, Brasil.

Con relación a la periodicidad de formación de los anillos de crecimiento en tiburones, las pruebas de validación realizadas previamente en especies de los géneros *Carcharhinus* y

Rhizoprionodon, han arrojado que la deposición de las marcas de crecimiento corresponde a un periodo anual (Tabla 3).

Tabla 3. Estudios previos que verifican la formación anual de los anillos de crecimiento en especies del género *Carcharhinus* y *Rhizoprionodon* a través de análisis de incremento marginal.

Trabajo	Especie	Área de estudio	Deposición
Romine y col. (2006)	<i>C. plumbeus</i>	Hawaii	Anual (en invierno)
Goldman y col. (2006)	<i>C. taurus</i>	Atlántico Norte Occidental	Anual (en invierno)
Carlson y Baremore (2005)	<i>C. brevipinna</i>	Sureste de EEUU y Golfo de México	Anual (en invierno)
Joung y col. (2004)	<i>C. plumbeus</i>	Noreste de Taiwan	Anual (en invierno)
Driggers y col. (2004)	<i>C. acronotus</i>	Océano Atlántico Norte Occidental	Anual (en invierno)
Loefer y Sedberry (2003)	<i>R. terraenovae</i>	Sureste de EEUU	Anual (en verano)
Simpfendorfer (1993)	<i>R. taylori</i>	Australia	Anual (en verano)

OBJETIVOS

Objetivo general.

Estimar la edad y el crecimiento del cazón playón, *R. porosus*, de la región nororiental de Venezuela, utilizando ejemplares provenientes de la pesca artesanal que opera en la zona.

Objetivos específicos.

1. Caracterizar la estructura de tallas de *R. porosus*, con base en las capturas comerciales provenientes de la pesca artesanal que opera en la zona.
2. Determinar la edad de individuos de la especie *R. porosus* mediante el análisis de vértebras obtenidas de las capturas comerciales.
3. Estimar los parámetros del crecimiento de *R. porosus* a través del análisis de frecuencia de tallas y la aplicación de los modelos de crecimiento de **von Bertalanffy (1938)**, **Fabens (1965)** y **Richards (1959)**.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio abarca una extensión considerable de la región nororiental de Venezuela, partiendo de las áreas marítimas adyacentes a la Isla de Margarita (Figura 3). Esta área corresponde a las zonas comúnmente exploradas por las flotas pesqueras artesanales "costa afuera" que operan en la Isla de Margarita. Las zonas de pesca, a lo largo de la plataforma continental, incluyen las áreas desde la isla de La Tortuga hasta el archipiélago de Los Testigos y el área entre la Isla de Margarita y el Estado Sucre ($10^{\circ}30' - 11^{\circ}40' \text{ N} - 62^{\circ}00' - 65^{\circ}10' \text{ W}$). Cabe señalar que la abundancia de *R. porosus* en aguas de Trinidad y Tobago (Shing, 2006), de una manera similar como ocurre en el nororiente de Venezuela, sugiere que ambas naciones comparten el mismo stock que se distribuye a lo largo de la misma plataforma continental.

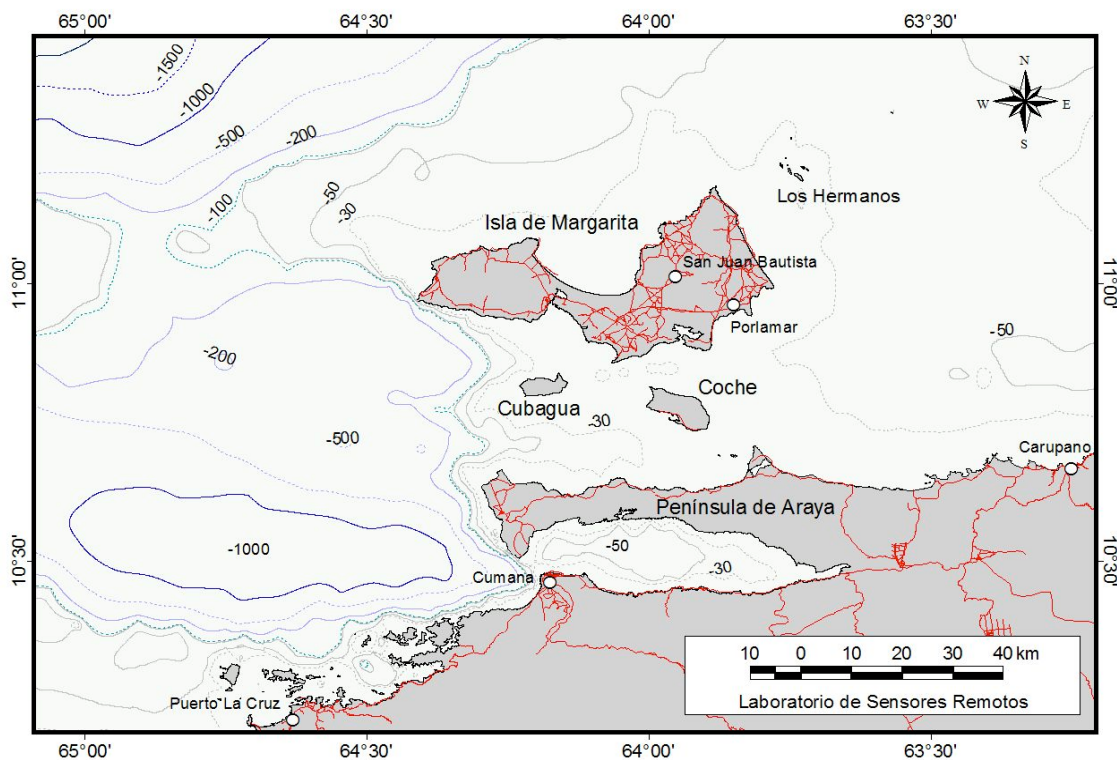


Figura 3. Área de estudio (Elaborado por J. Papadakis, Laboratorio Sensores Remotos, USB).

La mayor parte de la flota pesquera artesanal del país se encuentra ubicada en la región nororiental, de donde provienen los volúmenes de producción más elevados (alrededor del 60% del total nacional; **Gómez, 1996**). Ello se debe a la productividad marina característica de la región nororiental, la cual está asociada al fenómeno de surgencia costera, muy notorio durante los primeros meses del año (**Castellanos y col., 2002**). Otros factores que contribuyen a incrementar la productividad marina en la región son: a) las descargas de los grandes ríos suramericanos (Orinoco y Amazonas) y sus aportes de materia orgánica disuelta y particulada (los cuales tienen su máxima intensidad durante el segundo semestre del año), b) el efecto de eutrofización que producen las grandes lagunas costeras localizadas en la región (Ej. La Restinga, Isla de Margarita) y c) las ondas internas que rompen sobre la plataforma continental donde existen islas que son causa de enriquecimientos locales (**Gómez, 1996**).

Desde el punto de vista económico, el rubro de los Elasmobranquios carece de importancia por su bajo costo de comercialización, lo cual no aporta divisas a la nación, como por ejemplo acontece con los atunes. No obstante en el ámbito social, la pesca de tiburones y rayas en Venezuela quizás sea el principal o único medio de subsistencia de innumerables familias de comunidades pesqueras artesanales distribuidas en las zonas costeras (**Tavares, 2009**). Es por esto que *R. porosus* constituye una de las especies más capturadas en la región nororiental venezolana (Figura 4).

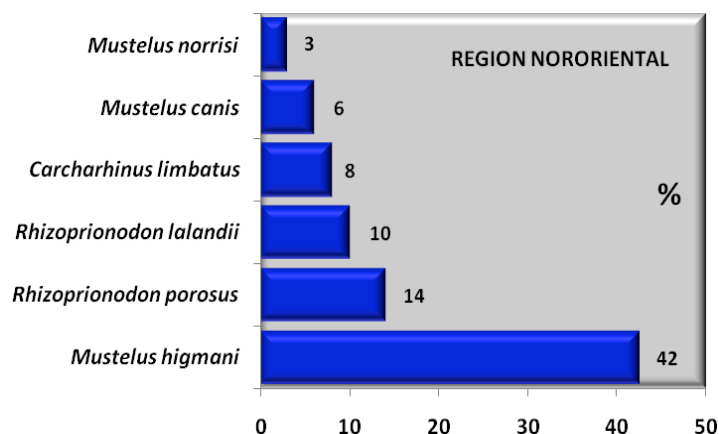


Figura 4. Composición porcentual por especies de Elasmobranquios capturados en la pesca artesanal de la región nororiental de Venezuela (Fuente: **Tavares, 2009**)

En el área de estudio, las actividades pesqueras artesanales constituyen una pesca multiespecífica que opera con base en la abundancia estacional de los diferentes recursos marinos presentes en la región. La flota pesquera artesanal está constituida principalmente por embarcaciones motorizadas de madera (5-10 metros de eslora) que utilizan una variedad de artes de pesca (redes de enmalle, palangres, trampas y redes de cerco costeros). Sin embargo, los tiburones son capturados principalmente por medio de redes de enmalle de fondo y de deriva (Tavares, 2008b).

Métodos de campo

Se examinaron las capturas comerciales de elasmobranquios provenientes de la pesca artesanal realizada desde los puertos de desembarque de Los Cocos y Juan Griego (Isla de Margarita), durante el periodo comprendido entre agosto 2008 y agosto 2009. Los datos pesqueros (área y métodos de pesca, características de las embarcaciones, especies capturadas, número de individuos, etc.) fueron recolectados a través del programa de monitoreo de la pesquería de elasmobranquios del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) y se llevó a cabo mediante la utilización de planillas diseñadas para tal fin. Las capturas examinadas fueron debidamente cuantificadas y la contribución de las especies de elasmobranquios fue expresada en porcentajes numéricos (% n).

En los puertos de desembarque se le registró la talla (en mm), el peso (en gr) y el sexo a cada ejemplar de *R. porosus*, y cuando las circunstancias lo permitieron, la condición de sus órganos reproductivos. Las medidas de talla utilizadas fueron: longitud total (LT, distancia en línea recta entre las perpendiculares imaginarias que cortan la punta del hocico y el extremo posterior de la aleta caudal, estando ésta en posición natural), la longitud horquilla (LH, distancia entre la punta del hocico y la horquilla de la aleta caudal), la distancia desde el origen de la pectoral hasta la horquilla (LOP-H) y la distancia entre el origen de la primera y la segunda dorsal (1D-2D) (Figura 5; Tavares, 2003). Las distancias LOP-H y 1D-2D fueron utilizadas con el propósito de estimar la LT en los ejemplares que fueron desembarcados sin cabeza.

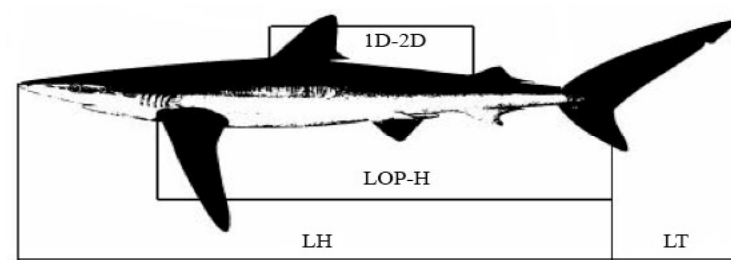


Figura 5. Medidas tomadas en los individuos de *R. porosus* (Modificado de Tavares, 2003)

Para el análisis de madurez sexual se examinaron un total de 202 ejemplares machos. Los machos adultos fueron identificados con base en la longitud y el grado de calcificación de los claspers (órgano reproductor externo). La longitud del clasper (LC en mm) se registró como la distancia desde la punta del órgano hasta la terminación anterior de la cloaca. Debido a que *R. porosus* es una especie vivípara placentar, los individuos recién nacidos (n=7) se pudieron identificar por presentar la cicatriz umbilical abierta.

Un segmento de la columna vertebral, desde la región cervical hasta el origen de la primera aleta dorsal fue removido de un total de 93 individuos de *R. porosus*, etiquetado y posteriormente almacenado por congelación. Las vértebras de esta región de la columna vertebral fueron las utilizadas debido a la poca profundidad de la concavidad intermedialia (Figura 6) y al parecido entre los centra vertebrales adyacentes en dicha región (Loefer y Sedberry, 2003). La poca concavidad de la vértebra facilita el procesamiento y las mediciones de las mismas (Brandstetter y McEachran, 1986).

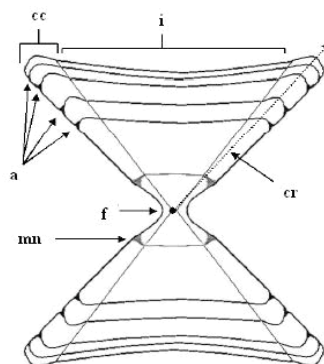


Figura 6. Representación esquemática de la sección de una vértebra; cc=corpus calcareum, i=intermedialia, f=foco, mn=marca de nacimiento, a=anillos, cr=línea desde el centro o foco hasta cada uno de los anillos (Modificado de Loefer y Sedberry, 2003).

Métodos de laboratorio

Las vértebras seleccionadas para la determinación de la edad de los ejemplares fueron separadas del segmento congelado y se sumergieron individualmente en una solución de hipoclorito de sodio al 5% por 5-30 min (dependiendo del tamaño de la vértebra), esto con la finalidad de desprender el tejido conectivo adherido a la vértebra y los arcos neural y hemal. Los cortes, que fueron hechos en el plano sagital (Figura 7), se obtuvieron mediante la utilización de una cortadora micrométrica de baja velocidad ISOMET (marca Buehler, modelo 11-1280-160), empleando una cuchilla de punta de diamante. En primera instancia, el grosor de los cortes de las vértebras fue de 500 μm y cuando fue necesario las secciones fueron rebajadas hasta un grosor de 300 μm mediante pulitura manual con papel de lija No. 1200; esto con el propósito de mejorar la visualización de los anillos de crecimiento.

Existen diversas técnicas de tinción de las secciones vertebrales que ayudan a incrementar la visibilidad de los anillos de crecimiento (**Parsons, 1983; Branstetter, 1986; Brown y Gruber, 1988; Hoenig y Brown, 1988**). En el presente estudio se empleó la técnica más comúnmente utilizada que es la de rojo de alizarina. Este colorante se preparó mezclando el sobrenadante de una solución saturada de rojo de alizarina con una solución de hidróxido de sodio al 0,2% en una proporción de 1:9. Los cortes vertebrales se sumergieron en el colorante preparado por 30 min y luego el exceso del mismo se eliminó en principio con agua corriente y luego con peróxido de hidrógeno al 3%, por 24 h (**LaMarca, 1966**).

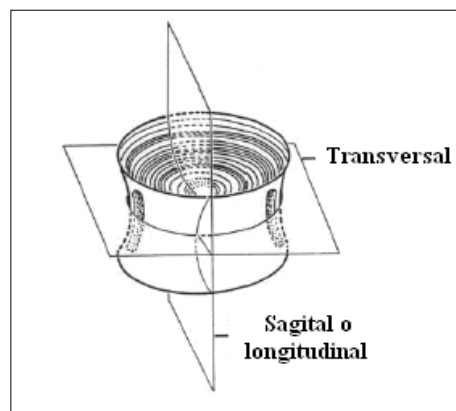


Figura 7. Tipos de corte de las secciones vertebrales según el plano espacial (modificado de **FAO, 2005**).

Se generaron imágenes amplificadas de las secciones vertebrales mediante la utilización de un microscopio conectado a una cámara fotográfica digital (Marca Nikon, Modelo D200). Posteriormente, los anillos de crecimiento fueron cuantificados y se tomaron las siguientes medidas en cada corte: el radio del centrum vertebral y la distancia desde el foco hasta cada anillo formado. Estas mediciones fueron posteriormente utilizadas en el análisis de retrocálculo de las tallas pretéritas, que es descrito en la sección de los métodos de análisis de datos.

Análisis de datos

Se generaron ecuaciones de conversión entre las siguientes variables biométricas de *R. porosus*: LT, LH, LOP-H y 1D-2D y P. Con el propósito de detectar diferencia estadística entre las pendientes de cada relación biométrica por sexo (datos log-transformados), se empleó un análisis de covarianza (ANCOVA; **Zar, 1998**). Además, en el caso del ajuste LT vs P (relación del tipo potencial, $P = aLT^b$), se procedió a evaluar el coeficiente de alometría (valor del parámetro b) mediante una prueba de hipótesis t (**Pauly, 1984**):

$$t = \frac{\frac{S_x}{S_y}(b' - 3)}{\sqrt{1 - r^2} \sqrt{n - 2}}$$

donde S_x es la desviación estándar de LT, S_y es la desviación estándar de P, $b' = b/r$ el valor ajustado de la pendiente, r el coeficiente de correlación y n el número de datos.

La proporción de sexos de *R. porosus* fue examinada a lo largo de todo el periodo de muestreo y estacionalmente por trimestres mediante la aplicación de una prueba chi-cuadrado (χ^2). Para el análisis de la composición de tallas por sexo se utilizó la LT. Los datos de talla fueron transformados a logaritmos con el propósito de comparar los valores promedios de la LT entre sexos mediante un análisis de varianza (ANOVA; **Zar, 1998**).

La talla de madurez sexual en los machos fue examinada mediante la aplicación de dos técnicas. La primera busca relacionar la talla de los individuos con la longitud de los claspers

para identificar la etapa a la cual los individuos alcanzan la madurez. La segunda está basada en la proporción de individuos maduros agrupados por clases de talla. Debido al pequeño tamaño muestral se generaron simulaciones aleatorias (n=2000) a partir de los datos de talla de los dos grupos de madurez identificados: maduros (n=24) e inmaduros (n=178). Seguidamente, se ajustó un modelo logístico a los datos de madurez mediante la aplicación de técnicas de regresión no-lineal. La función logística es la siguiente (**Conrath y Musick, 2002**):

$$PM = 1 / (1 + e^{a+(-b)LT})$$

donde PM es la proporción de individuos maduros, TL la longitud total, a y b los parámetros del modelo. El valor obtenido de a/b corresponde a la talla a la cual el 50% de los individuos de la población han alcanzado la madurez sexual (LT_{50%}).

Debido a las dificultades económicas y logísticas que conlleva la aplicación de los métodos de validación para evaluar la periodicidad de formación de los anillos de crecimiento, el presente estudio está basado en la deposición anual que ha sido reportada para el género *Rhizoprionodon* (**Simpfendorfer, 1993; Loefer y Sedberry, 2003**). Sin embargo, se realizó el análisis de la Tasa de Incremento Marginal (TIM, **Natanson y col., 1995**) con base en 53 individuos. La ecuación para calcular la TIM es la siguiente:

$$TIM = (CR - CR_n) / (CR_n - CR_{n-1})$$

donde CR es el radio del centrum vertebral, CR_n la distancia entre el foco y el último anillo formado y CR_{n-1} la distancia entre el foco y el penúltimo anillo formado. La clase de edad 0+ fue excluida de este análisis para asegurar que el crecimiento desde la marca de nacimiento no afectara los resultados.

Para el método de retrocálculo se examinó la relación existente entre el CR y la LT de 79 individuos y de esta manera se seleccionó la ecuación modificada de Fraser-Lee propuesta por **Campana (1990)** como la más adecuada para el retrocálculo de las longitudes a edades previas y

utilizando para ello las mediciones realizadas en las vértebras. Tanto **Ricker (1992)** como **Campana (1990)** sugieren que el punto de origen de los retrocálculos proporcionales debe relacionarse a un intercepto derivado biológicamente (por ejemplo: longitud al nacer). Esta ecuación es recomendada para cualquier momento en que el ajuste lineal sea el que mejor describa la relación entre CR y LT y la recta no cruce el origen. La ecuación “tamaño al nacer” modificada de Fraser-Lee es:

$$L_i = L_c + [(CR_i - CR_c)(L_c - L_{\text{Nacimiento}}) / (CR_c - CR_{\text{Nacimiento}})]$$

donde $L_{\text{Nacimiento}}$ es la longitud al nacer y $CR_{\text{Nacimiento}}$ el radio del centrum vertebral al nacer.

Para medir el nivel de precisión con relación a la cuantificación de los anillos de crecimiento de los ejemplares, las lecturas fueron realizadas independientemente por dos personas. El Índice de Error Promedio Porcentual (IEPP; **Beamish y Fournier, 1981**) fue calculado para comparar la desviación promedio de las lecturas, del promedio de todas las lecturas para cada sección vertebral:

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

donde, R es el número de veces que se determino la edad, X_{ij} la i-ésima lectura de edad del j-ésimo pez, X_j la edad promedio calculada para el j-ésimo pez y n el número de peces a los que se les determino la edad.

Los datos de edad-talla (observados y retrocalculados) y edad-peso de *R. porosus* fueron utilizados para estimar los parámetros del crecimiento mediante el ajuste de cuatro modelos conocidos. Los ajustes por regresión no lineal de los modelos de crecimiento se efectuaron utilizando el método de mínimos cuadrados y el algoritmo de Gauss-Newton, contenidos en el paquete estadístico "Systat". Una de las ventajas de utilizar dicho paquete estadístico es que calcula directamente los intervalos de confianza (IC 95%) de los parámetros del modelo y el

coeficiente de determinación (r^2) resultante del ajuste de los datos. Los ajustes por regresión no lineal de los modelos de crecimiento también se efectuaron manualmente en una hoja de cálculo MS Excel (Microsoft Corp.) utilizando la herramienta “Solver”. En éste procedimiento la función objetivo a minimizar fue la suma de cuadrados de la diferencia entre las tallas o los valores de pesos observados y esperados. Los modelos de crecimiento empleados fueron los siguientes:

1) El modelo de crecimiento de von Bertalanffy (**VBGM** por sus siglas en inglés, **1938**). Este es un modelo no lineal de tres parámetros (L_∞ , K y t_0) basado en datos de edad-talla. La función viene expresada como:

$$LT = L_\infty (1 - \exp^{-K(t-t_0)})$$

donde LT es la longitud estimada en el tiempo t , L_∞ la longitud máxima teórica a la que puede llegar el pez o longitud promedio asintótica, K la tasa de crecimiento, t el tiempo en años y t_0 la edad teórica en que el pez tiene una longitud de cero.

2) El modelo de **Fabens (1965)**, el cual deriva de la función de von Bertalanffy y tiene la particularidad de incorporar la talla de nacimiento (L_0) promedio de la especie, para estimar dos parámetros (L_∞ y K). Las ecuaciones son las siguientes:

$$LT = L_\infty (1 - be^{-kt}) = L_\infty - (L_\infty - L_0)e^{-kt}; \quad b = (L_\infty - L_0)/L_\infty = e^{kt_0}$$

3) El modelo de crecimiento de **Richards (1959)**, que igualmente deriva de la ecuación de von Bertalanffy y está caracterizado por contener cuatro parámetros (L_∞ , K , t_0 y m). Se expresa de la siguiente manera:

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

4) El modelo de crecimiento de von Bertalanffy, pero basado en datos de edad-peso. Este es un modelo no lineal de tres parámetros (P_∞ , K y t_0), donde la función viene expresada como:

$$PT = P_{\infty}(1 - \exp^{(-K(t-t_0))})^b$$

donde PT es el peso al tiempo t, P_{∞} el peso máximo teórico al que puede llegar un individuo de dicha especie y b el coeficiente de alometría estimado de la relación talla-peso de los individuos ($P_{\infty}=aLT^b$).

La selección del modelo de crecimiento edad-talla más apropiado, entre los mismos tipos de datos (observados o retrocalculados), se basó en la comparación de los valores de la suma de residuos al cuadrado (SRC) obtenidos de los ajustes por regresión y del número de parámetros de los modelos (Prueba F; **Zar, 1998**).

Teniendo en cuenta las tasas de crecimiento encontradas mediante la aplicación del modelo que resultó más adecuado (con los datos de edad-talla observados y retrocalculados) para describir el crecimiento de *R. porosus*, se calcularon las longevidades teóricas respectivas para esta especie como el tiempo (en años) que toma alcanzar el 99% de la L_{∞} estimada ($5\ln(2)/K$; **Fabens, 1965**).

Las curvas de crecimiento obtenidas mediante la aplicación de los diferentes modelos con los datos de talla observados y retrocalculados, fueron comparadas estadísticamente aplicando el método de análisis de la SRC, donde F es el estadístico de Fisher con $3(K-1)$ y $(N-3K)$ grados de libertad (**Zar, 1998**):

$$F = \frac{\frac{SRC_T - \sum SRC_i}{GL_T - \sum GL_i}}{\frac{\sum SRC_i}{\sum GL_i}} = \frac{\frac{SRC_T - \sum SRC_i}{3(K-1)}}{\frac{\sum SRC_i}{N-3K}}$$

siendo SRC_T la suma de residuos al cuadrado del ajuste de los datos totales (datos combinados) al modelo, $\sum SRC_i$ la sumatoria de la suma de los residuos al cuadrado de los ajustes de cada conjunto de datos “i” por separado, GL_T los grados de libertad asociados a los datos totales (datos

combinados) y ΣGL_i la sumatoria de los grados de libertad asociados a cada conjunto de datos “i” por separado.

Los parámetros del crecimiento de von Bertalanffy también fueron estimados con base en el análisis de frecuencia de tallas (n=375; sexos combinados), para lo cual se procedió a agrupar los datos en períodos bimensuales. El procedimiento se llevó a cabo utilizando los métodos de Análisis Electrónico de Frecuencia de Tallas (ELEFAN; **Pauly, 1987; Pauly y David, 1981**) y de Proyección de Matriz (PROJMAT; **Basson y col., 1988**) que están disponibles en el programa de computación "Fisheries Management Science Program". Ambos métodos se basan en la identificación de los grupos modales de las distribuciones y su evolución estacional, para proyectar la curva de crecimiento que se ajuste mejor a la serie de datos.

Teniendo en cuenta las tasas de crecimiento encontradas mediante los métodos de ELEFAN y PROJMAT, se calcularon las longevidades teóricas respectivas para esta especie como el tiempo (en años) que toma alcanzar el 99% de la L_{∞} estimada ($5\ln(2)/K$; **Fabens, 1965**).

Para realizar los ajustes de los diferentes modelos de crecimiento se consideraron los grupos de edades desde 0+ hasta 9+.

Todas las pruebas estadísticas llevadas a cabo en este trabajo están basadas en un nivel de significancia del 95%.

RESULTADOS

Durante el periodo de estudio, los desembarques de elasmobranquios estuvieron constituidos por 28 especies. De este total, 7 especies de tiburones representaron el 93,4% de las capturas comerciales (n=3469), siendo las tres más representativas *Mustelus higmani* (52%), *M. canis* (20%) y *R. porosus* (12%) (Figura 8).

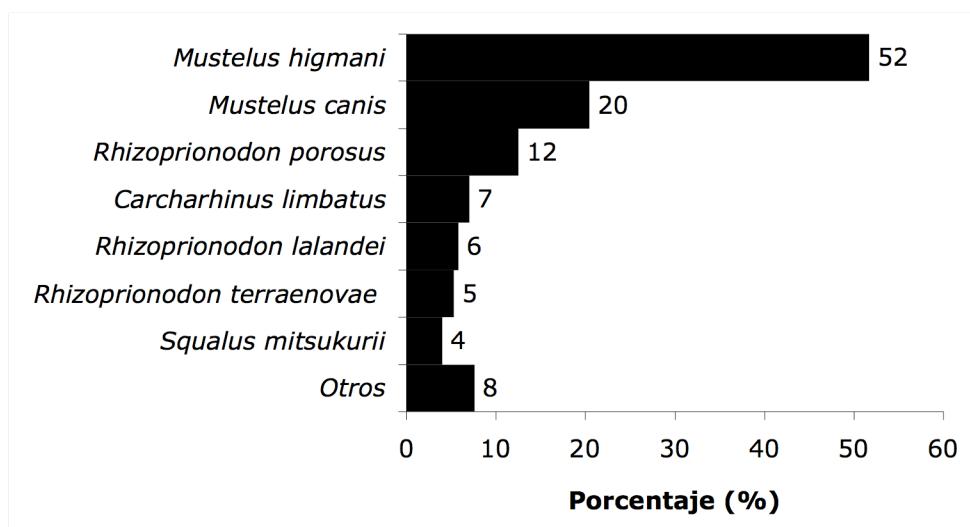


Figura 8. Composición porcentual de las capturas comerciales de elasmobranquios en la región nororiental de Venezuela en el período agosto 2008 - agosto 2009.

No se encontró diferencia significativa entre las medias de las tallas entre hembras (n=173; 34,6–97,7 cm LT) y machos (n=202; 35,0–109,9 cm LT) (datos log-transformados; $F=2,956$; $P=0,086$). La proporción de sexos encontrada en todo el periodo de muestreo no fue significativamente diferente de 1:1 ($\chi^2=0,61$; $P=0,435$). En cuanto a las proporciones de sexos trimestrales se encontró una relación significativamente diferente de 1:1 en el primer ($\chi^2=4$; $P=0,046$), tercer ($\chi^2=4,58$; $P=0,032$) y cuarto trimestre ($\chi^2=23,23$; $P=0,000$), mientras que en el segundo trimestre no se encontró diferencia significativa ($\chi^2=0,32$; $P=0,573$).

Por otra parte, los individuos recién nacidos encontrados (n=7; 35,0–45,5 cm LT) tuvieron una talla promedio de 42,3 cm LT.

Las ecuaciones de conversión entre las variables biométricas (LT, LH, LOP-H y 1D-2D, P, datos log-transformados) se muestran en la Figura 9. La prueba utilizada para comparar las líneas de las regresiones entre sexos no fue significativa en ningún caso:

- **LH vs LT** ($n_{\sigma^7}=69$ $n_{\varphi}=71$; $F=1,587$; $P=0,210$)
- **1D-2D vs LT** ($n_{\sigma^7}=68$ $n_{\varphi}=70$; $F=0,003$; $P=0,960$)
- **LOP-H vs LT** ($n_{\sigma^7}=70$ $n_{\varphi}=69$; $F=4,321$; $P=0,073$)
- **LT vs P** ($n_{\sigma^7}=59$ $n_{\varphi}=62$; $F=0,012$; $P=0,914$).

Con respecto a la relación talla-peso (sexos combinados), la prueba de hipótesis t indicó que el crecimiento de *R. porosus* es de tipo isométrico ($t=0,012$; $P=0,991$).

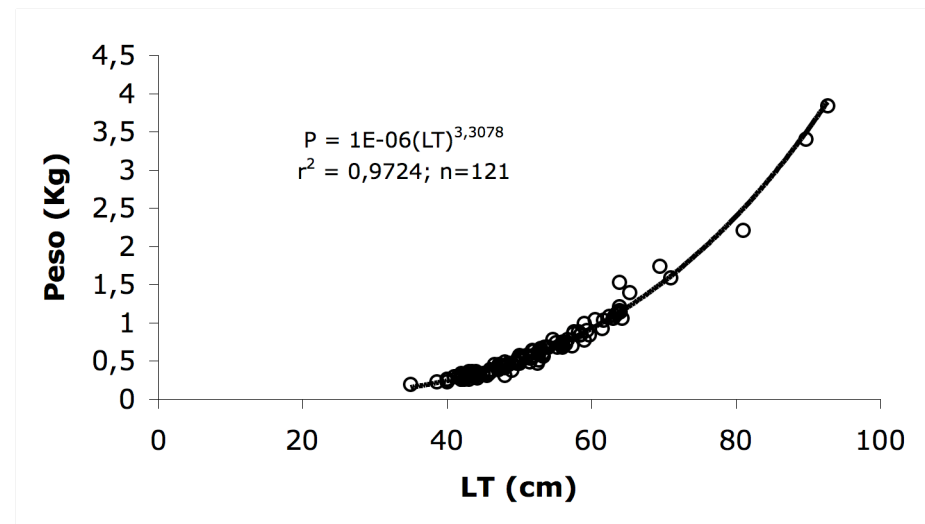
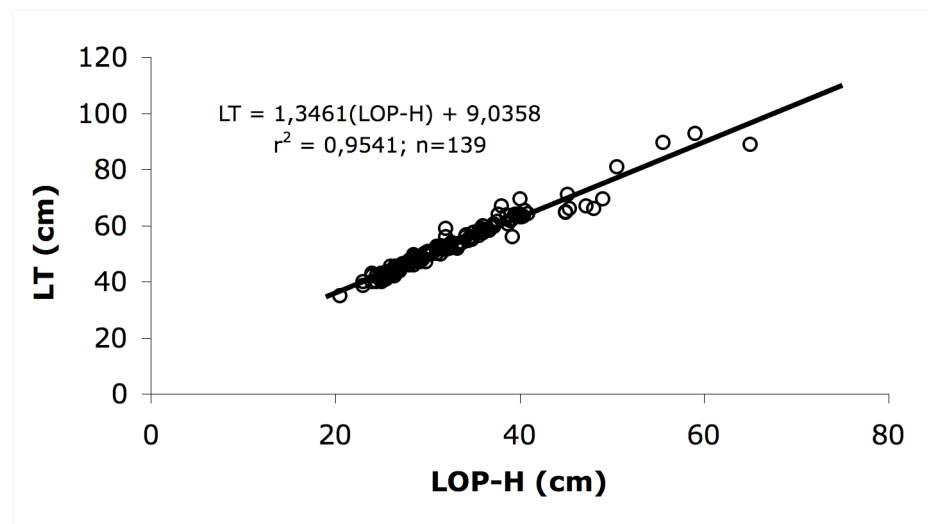
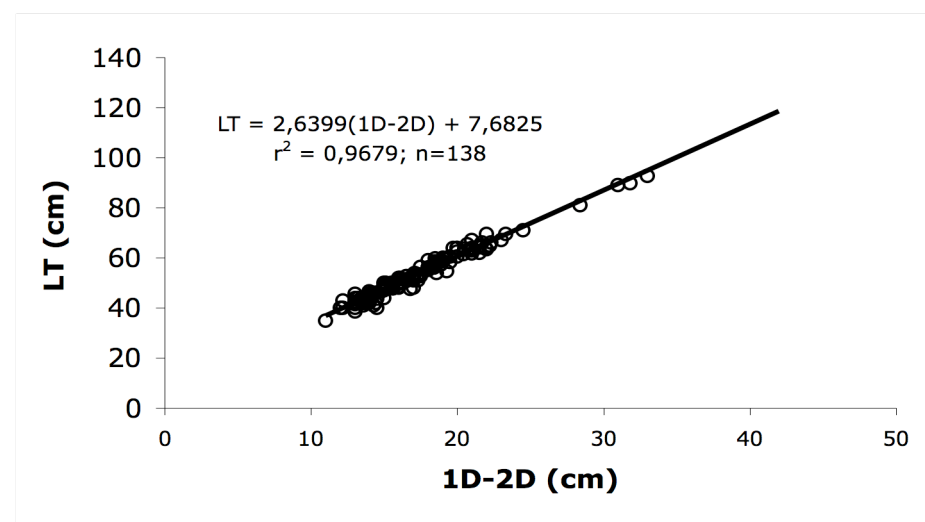
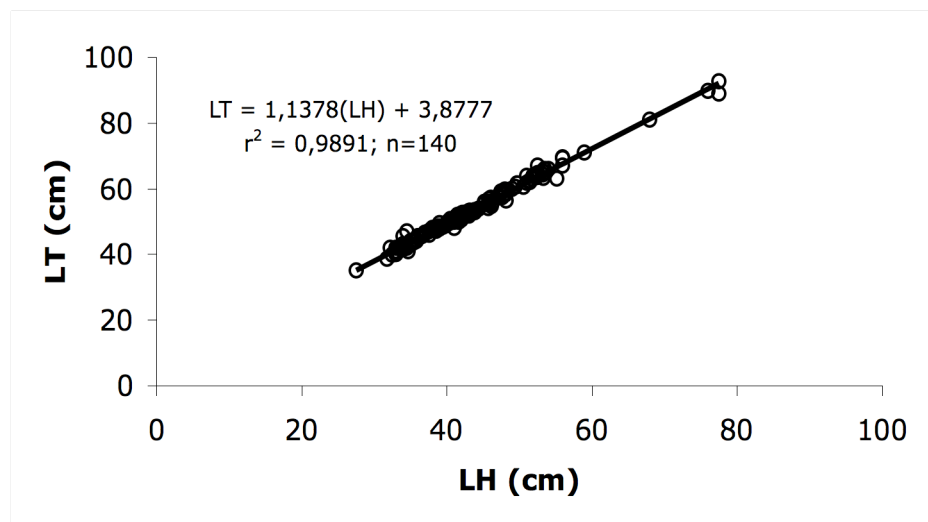


Figura 9. Relaciones biométricas (LH vs LT, 1D-2D vs LT, LOP-H vs LT y LT vs P) de *R. porosus*.

El macho maduro más pequeño examinado midió 62,2 cm LT y el inmaduro más grande 76,3 cm LT. El gráfico de LT vs LC muestra un cambio en la tendencia de la distribución de los puntos a los 65 cm LT aproximadamente. Con dicha talla, los machos de esta especie empiezan a madurar. El ajuste de los datos de madurez al modelo logístico arrojó que la $LT_{50\%}$ (talla a la cual el 50% de la población ha alcanzado la madurez) estimada para los machos fue 66,9 cm LT (Figura 10).

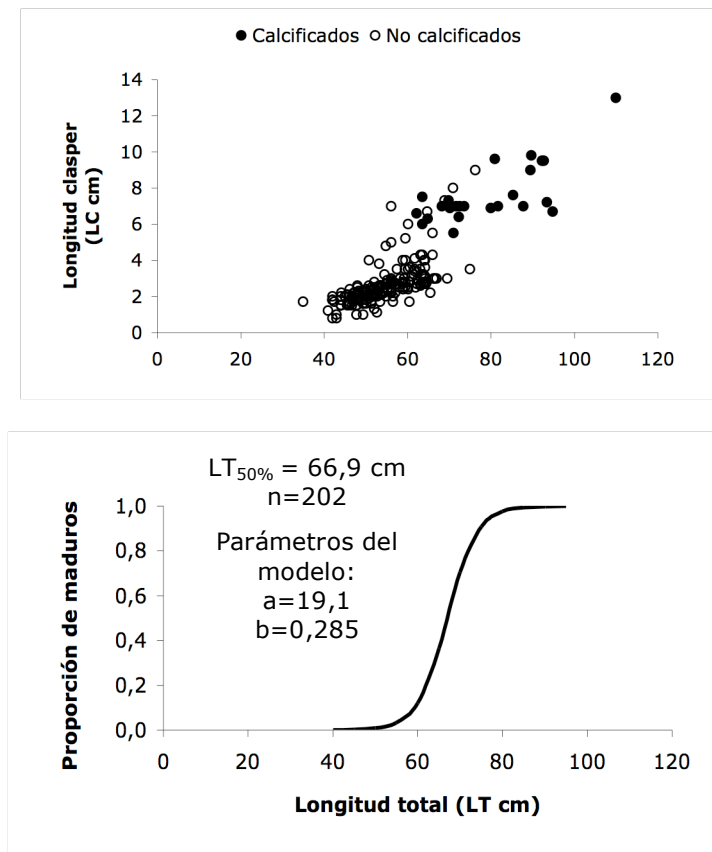


Figura 10. Relación entre la longitud del clasper (LC) y longitud total (LT) de *R. porosus* así como la curva de regresión, los parámetros y la $LT_{50\%}$ obtenidos del ajuste del modelo logístico.

La determinación de la edad de *R. porosus* a partir del análisis de vértebras se realizó con base en 38 hembras (41,5–93,6 cm LT) y 55 machos (35–88,8 cm LT). Los resultados del análisis de la Tasa de Incremento Marginal (TIM) muestran que el mínimo valor promedio fue obtenido en el mes de septiembre, sugiriendo que este es el momento de formación de los anillos (Figura 11). No obstante, el patrón de los promedios mensuales no es muy claro, como consecuencia del pequeño tamaño de muestra en cada mes.

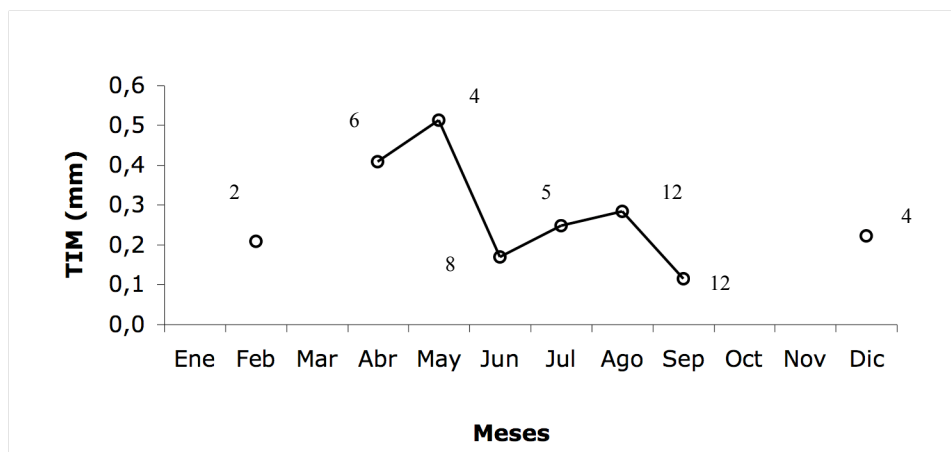


Figura 11. Resultados del análisis de la Tasa de Incremento Marginal (TIM). Los números indican el tamaño de muestra mensual.

Tomando en cuenta una periodicidad anual para la formación de los anillos de crecimiento, las edades estimadas estuvieron comprendidas entre 0 y 9 años (Tabla 4). En los individuos recién nacidos (con cicatriz umbilical abierta) no se observó ningún anillo de crecimiento. Se encontró un Índice de Error Promedio Porcentual (IEPP) de 15% para la lectura de los anillos por ambos lectores.

Tabla 4. Estadística descriptiva de los datos de tallas (cm, sexos combinados) observados y retrocalculados por clase de edad.

	EDADES									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Tallas observadas										
Promedio	48,9	62,3	67,3	72,3	81,7	81,9	85,4			93,6
Mínimo	35,0	57,4	58,8	68,3		79,0				
Máximo	60,6	64,9	73,6	77,7		87,8				
Desviación estándar	5,6	2,3	4,2	3,5		4,0				
n	42	21	15	8	1	4	1	0	0	1
Tallas retrocalculadas										
Promedio	42,1	57,0	64,7	71,1	77,2	80,6	84,9	87,5	90,2	92,2
Mínimo	27,4	45,7	53,6	58,7	70,2	78,5	84,5			
Máximo	53,8	71,2	73,6	77,0	84,4	84,3	85,4			
Desviación estándar	4,7	5,2	5,1	4,9	4,3	2,1	0,6			
n	79,00	53	31	16	8	6	2	1	1	1

Los resultados del ajuste de los datos de edad-talla observados utilizando los modelos de crecimiento seleccionados se muestran en la Tabla 5 y Figura 12. La prueba F arrojó que no existe diferencia significativa entre VBGM y Fabens ni entre Richards y VBGM pero sí entre Fabens y Richards (Tabla 6), lo cual indica que el modelo más apropiado para describir el crecimiento de *R. porosus* es el de Fabens, estimando a su vez valores de L_{∞} y K de 92,2 cm LT y $0,29 \text{ años}^{-1}$, respectivamente (Tabla 5). La longevidad correspondiente a esta tasa de crecimiento es de 12 años. Con relación al modelo de von Bertalanffy edad-peso (Figura 13), los parámetros de crecimiento obtenidos fueron: $W_{\infty} = 4,14 \text{ Kg}$, $t_0 = -3,13 \text{ años}$ y $K = 0,20 \text{ años}^{-1}$ (Tabla 7).

Tabla 5. Resumen de los parámetros de crecimiento encontrados mediante la aplicación de los diferentes métodos con los datos de edad-talla.

Métodos de estimación	Parámetros de crecimiento												Bondad de Ajuste	
	K (años ⁻¹)			L _∞ (cm)			t ₀ (años)			m			SRC	r ²
	Valor	LC 95%		Valor	LC 95%		Valor	LC 95%		Valor	LC 95%			
Análisis Frecuencia de Tallas														
ELEFAN	0,42	---	---	103,21	---	---	-0,55	---	---	---	---	---	---	---
PROJMAT	0,59	---	---	96,43	---	---	-0,94	---	---	---	---	---	---	---
Regresión No-lineal (Edad-Talla)														
Tallas observadas														
von Bertalanffy	0,30	0,19	0,40	92,02	82,89	101,15	-2,07	-2,69	-1,44	---	---	---	1895,94	0,857
Fabens	0,29	0,26	0,42	92,18	83,03	96,03	---	---	---	---	---	---	1896,00	0,856
Richards	0,26	0,23	0,37	92,39	82,77	95,60	-1,89	-2,16	-1,26	-0,11	-0,21	0,01	1891,32	0,854
Tallas retrocalculadas														
von Bertalanffy	0,33	0,26	0,39	90,58	84,53	95,32	-1,95	-2,24	-1,65	---	---	---	4605,14	0,879
Fabens	0,33	0,27	0,40	90,31	83,03	96,03	---	---	---	---	---	---	4608,11	0,879
Richards	0,33	0,26	0,40	91,58	83,77	99,39	-1,85	-2,16	-1,54	0,09	-0,27	0,45	4622,85	0,879

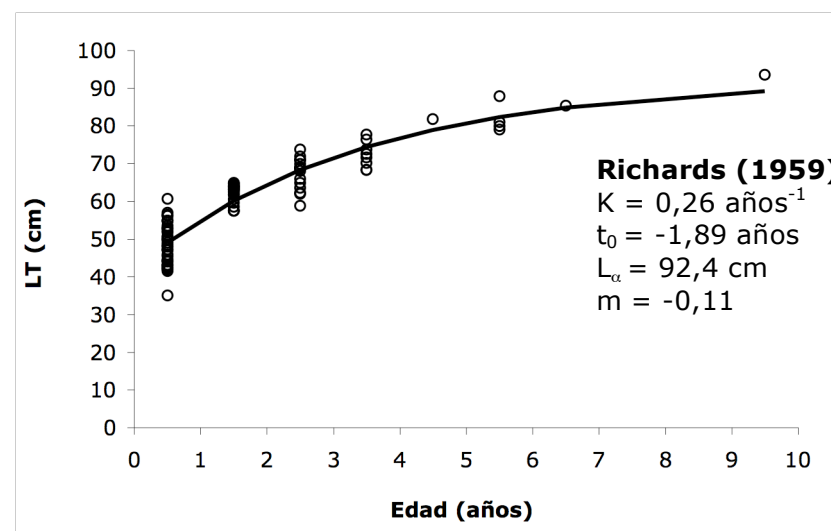
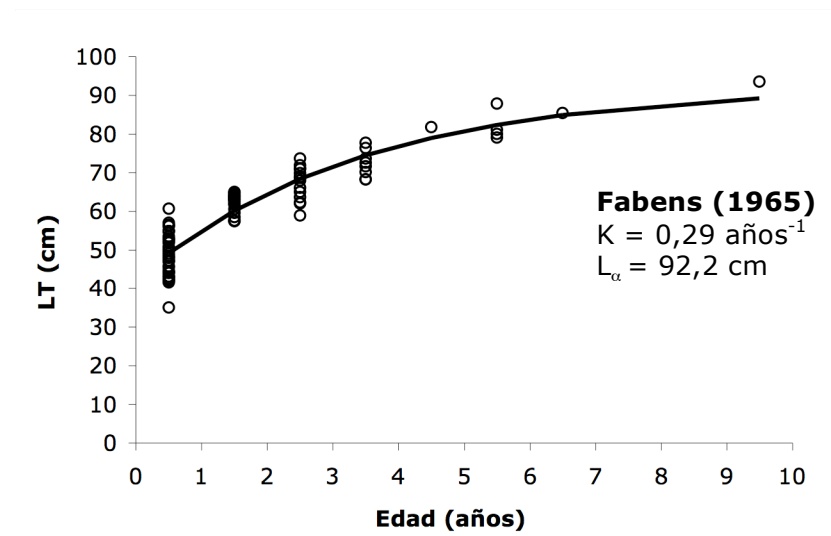
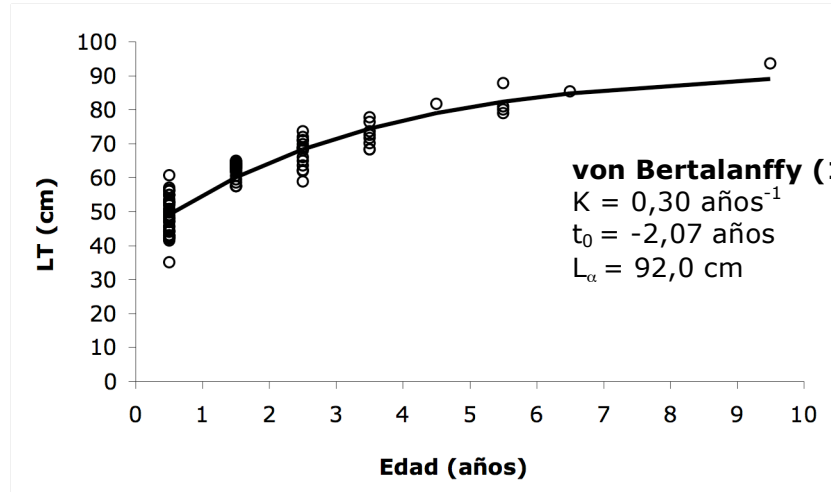


Figura 12. Ajustes de los diferentes modelos de crecimiento con los datos de talla observados.

Tabla 6. Resultados de la prueba F aplicada para determinar el modelo que describe mejor los datos de edad-talla observados y retrocalculados.

Modelos de Crecimiento	Número de parámetros	Prueba F	
		F	P
Tallas observadas			
Richards vs von Bertalanffy	4 vs 3	0,22	0,640
von Bertalanffy vs Fabens	3 vs 2	0,01	0,958
Richards vs Fabens	4 vs 2	45,22	0,000
Tallas retrocalculadas			
Richards vs von Bertalanffy	4 vs 3	0,74	0,390
von Bertalanffy vs Fabens	3 vs 2	0,13	0,723
Richards vs Fabens	4 vs 2	96,38	0,000

Tabla 7. Parámetros de crecimiento encontrados mediante la aplicación del VBGM con los datos de edad-peso.

Método de estimación	Parámetros de crecimiento									Bondad de Ajuste	
	K (años ⁻¹)			P _∞ (Kg)			t ₀ (años)			SRC	r ²
	Valor	LC 95%		Valor	LC 95%		Valor	LC 95%			
Regresión No-lineal (Edad-Peso)											
von Bertalanffy	0,20	0,14	0,27	4,14	3,05	5,23	-3,13	-3,96	-2,30	3,63	0,884

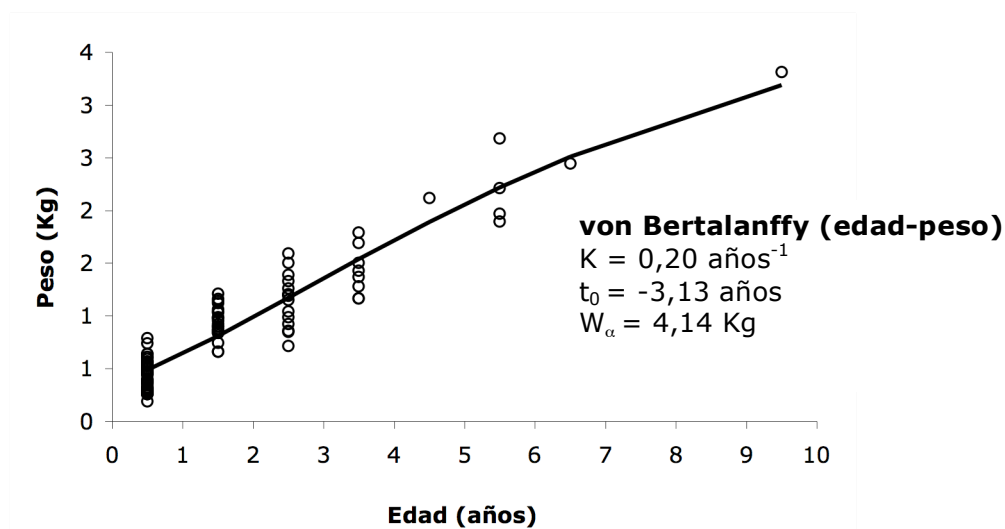


Figura 13. Ajuste del modelo de von Bertalanffy edad-peso.

La relación obtenida entre la longitud total de los individuos y el radio de los centra vertebrales fue descrita por una regresión lineal cuya recta ajustada no cruza el origen (Figura 14). Este resultado conllevó a utilizar la ecuación modificada de Fraser-Lee propuesta por Campana (1990) para realizar el retrocálculo.

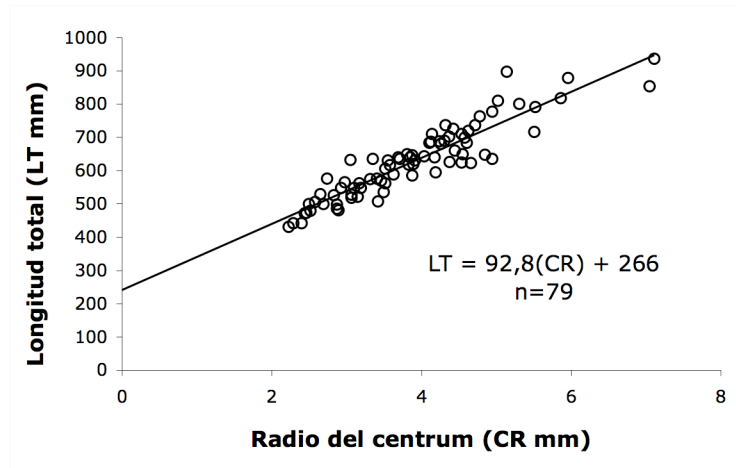


Figura 14. Regresión lineal de la longitud total versus el radio del centrum vertebral en *R. porosus*.

Las tallas retrocalculadas fueron similares a las observadas en todas las clases de edades. (Tabla 4).

Los parámetros de crecimiento resultantes de los ajustes de los datos de tallas retrocalculados (considerando una periodicidad anual para la formación de los anillos de crecimiento) se muestran en la Tabla 5 y Figura 15. La prueba F arrojó nuevamente que no existe diferencia significativa entre VBGM y Fabens ni entre Richards y VBGM pero sí entre Fabens y Richards (Tabla 6), lo cual corrobora que el modelo más apropiado para describir el crecimiento de *R. porosus* es el de Fabens, estimando a su vez valores de L_{∞} y K de 90,3 cm LT y $0,33 \text{ años}^{-1}$, respectivamente (Tabla 5). La longevidad correspondiente a esta tasa de crecimiento es de 10,5 años.

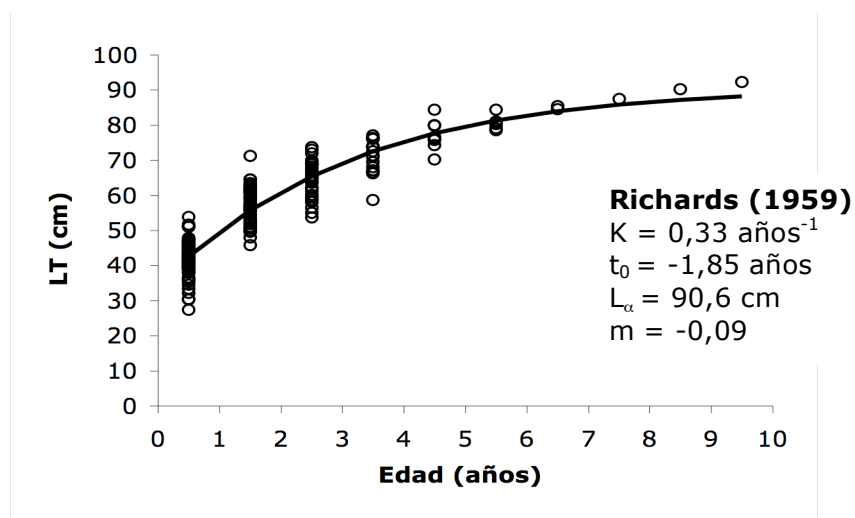
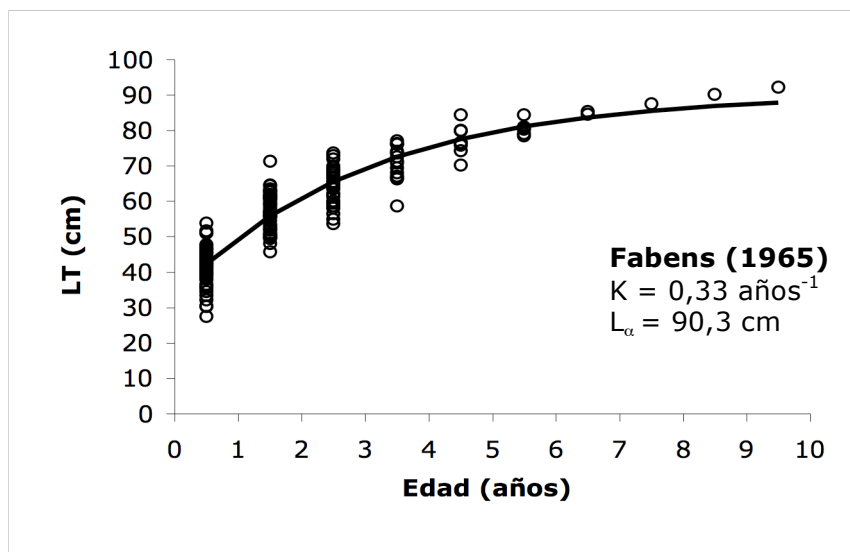
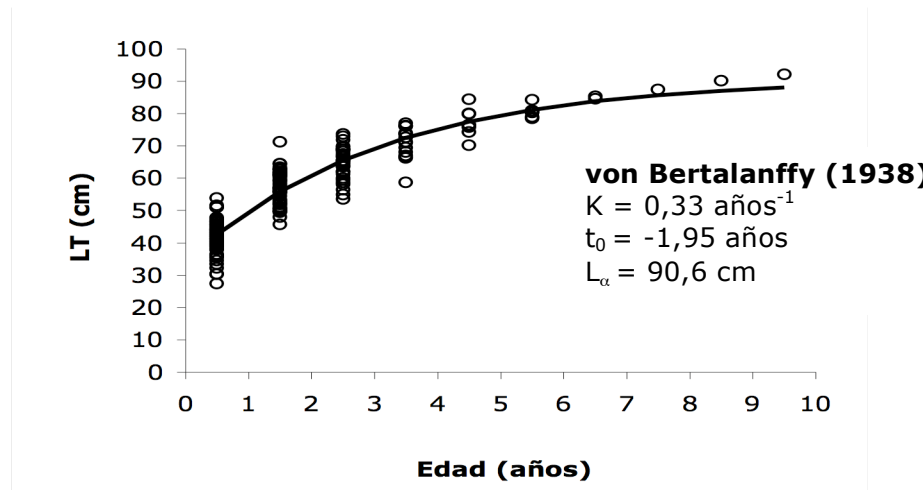


Figura 15. Ajustes de curvas de crecimiento con los datos de tallas retrocalculados.

Al comparar las curvas de crecimiento obtenidas a través del ajuste de los datos de edad-talla observados y retrocalculados al modelo de Fabens, mediante el estadístico F de Fisher, no se encontró diferencia significativa ($F=0,668$; $P=0,414$).

Los resultados del análisis de progresión modal (Figura 16) se muestran resumidos en la Tabla 8. Las frecuencias de talla bimensuales muestran la evolución de un grupo principal de individuos desde el periodo Ene-Feb hasta finales de año, indicando un rápido crecimiento desde el nacimiento y hasta completar casi un año de vida. Tomando en cuenta el intervalo de tiempo manejado de un año y las diferencias entre las tallas promedios correspondientes a los grupos de edades identificados, se puede decir que los individuos de *R. porosus* crecen aproximadamente 20 y 11 cm en el primer y segundo año de vida respectivamente, llegando a alcanzar el 59 y 69% de la longitud máxima encontrada en este estudio (109,9 cm LT). Sin embargo, las modas son menos aparentes en las clases de edades posteriores. Los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy estimados mediante la aplicación de los métodos ELEFAN y PROJMAT (Tabla 5) son muy similares a los obtenidos del ajuste de los modelos y se encuentran cercanos o dentro de los límites de confianza estimados por éstos. Las longevidades correspondientes a las tasas de crecimientos encontradas mediante los métodos ELEFAN y PROJMAT (0,42 y 0,59 años⁻¹ respectivamente; Tabla 5) son 8 y 6 años.

Tabla 8. Resultado del análisis de progresión modal (sexos combinados) de *R. porosus*.

Grupo modal (años)	Talla promedio (cm)	Tasa de crecimiento anual (cm/año)
0	45	
1	65	20
2	76	11

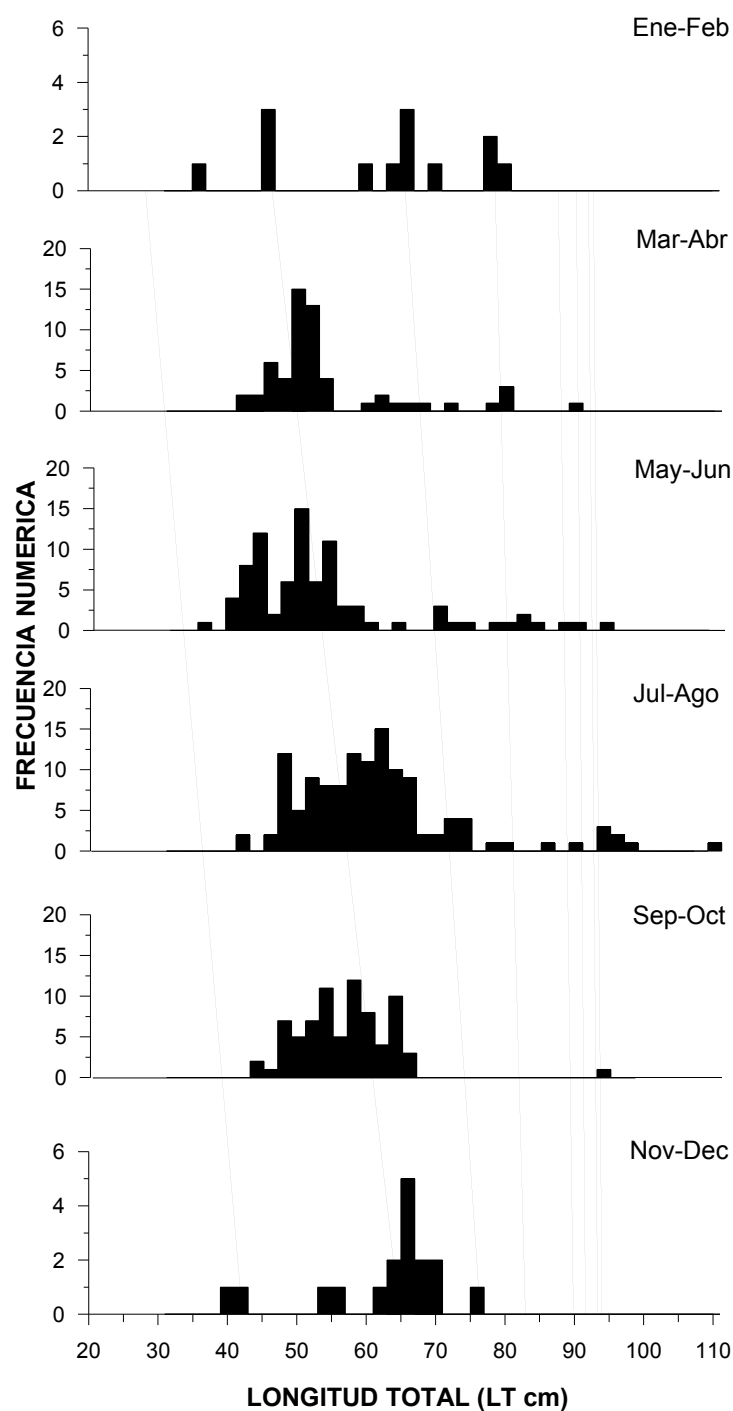


Figura 16. Frecuencia de tallas (sexos combinados) de individuos de *R. porosus* capturados en la región nororiental de Venezuela.

DISCUSIÓN

Durante el período de estudio, el monitoreo de los desembarques de elasmobranquios arrojó que la composición de la captura estuvo constituida por 28 especies (45% de la fauna de elasmobranquios reportada para aguas venezolanas), donde el grupo de los tiburones pertenecientes al género *Rhizoprionodon* es uno de los más comúnmente capturados en la región nororiental de Venezuela. Estos resultados coinciden con los encontrados por **Tavares (2009)**, quien reportó que el género *Rhizoprionodon* tuvo un valor de importancia del 24% en las capturas monitoreadas entre 2007 y 2008 para el área de estudio.

Los intervalos de las tallas encontrados en este trabajo para ambos sexos (hembras: 34,6–97,7 cm y machos: 35,0–109,9 cm) son más parecidos a los encontrados por **Mattos y Pereira (2002)** en Pernambuco, Brasil (hembras: 33,5-100,5 cm y machos: 33,5-80,0 cm) que con los reportados por **Gómez y Bashirulah (1984)** en el oriente del país (hembras: 32,5-68,3 cm y machos: 33,0-62,0 cm). Los pocos individuos de tallas asintóticas encontrados en el presente estudio y la evidente falta de los mismos en el trabajo de **Gómez y Bashirulah (1984)** pueden ser consecuencia de la creciente presión pesquera en el nororiente de Venezuela. En este sentido, **Tavares (2009)** señala que la evolución de la abundancia y los desembarques interanuales de elasmobranquios en el área de estudio, sugiere la presencia de señales de sobreexplotación del recurso.

Considerando la talla de madurez sexual para los machos estimada en el presente estudio, una proporción importante de individuos inmaduros del cazón playón es capturada por las pesquerías artesanales de la región. La época de nacimiento de *R. porosus* parece estar entre enero y abril, ya que fue entre estos meses que se observaron ejemplares con la cicatriz umbilical abierta. Este resultado coincide con los de **Gómez y Bashirulah (1984)** quienes encontraron hembras con embriones próximos a nacer entre diciembre y febrero en el oriente del país. Sin embargo, fueron pocos los recién nacidos encontrados. Esto pudo deberse a razones de selectividad del arte de pesca, donde los individuos más pequeños pueden escaparse a través de las aberturas de las redes.

Por otra parte, no fueron observadas hembras grávidas, quizás porque las mismas se localizaban a mayores profundidades o en zonas retiradas del área muestreada. Esta inferencia tiene base en las diferencias significativas encontradas en la proporción de sexos durante la mayor parte del año. En este sentido, **Mattos y Pereira (2002)** encontraron predominancia de hembras adultas y machos inmaduros en las capturas de *R. porosus* para el norte de Brasil. Además, en el Golfo de México, **Castro y Wourms (1993)** encontraron que *R. terraenovae* también se segrega por sexo y tamaño (excepto durante el periodo de apareamiento) y observaron grandes congregaciones de machos de esta especie en aguas poco profundas mientras que las hembras permanecían en alta mar. Por otro lado, la observación de diferencias no significativas en la proporción de sexos durante el segundo trimestre del año, puede indicar la época de apareamiento de la especie.

Gómez y Bashirulah (1984) evaluaron la relación longitud-peso de *R. porosus* en el nororiente de Venezuela y obtuvieron una relación de $P=1,288L^{3,18}$ para machos y $P=1,160L^{3,744}$ para hembras. Cuando el crecimiento es isométrico el exponente en dicha relación es igual a 3. En condiciones naturales este valor puede ser más elevado o más bajo. En este estudio se corroboró el crecimiento de tipo isométrico para *R. porosus*, con un coeficiente de alometría de 3,3078. Las diferencias de los coeficientes de alometría entre sexos encontradas por **Gómez y Bashirulah (1984)** se atribuyen a la variabilidad asociada al desarrollo gonadal y al contenido estomacal, siendo ambos factores responsables de hasta el 15 y 30% del peso del pez respectivamente.

Mattos y col. (2001) encontraron una talla de madurez sexual para machos de *R. porosus* de aproximadamente 65-70 cm LT. Este resultado coincide con los resultados del presente estudio ($LT_{50\%}=66,9$ cm). Por otro lado, se ha documentado que *R. porosus* tiene una amplia gama de tallas de nacimiento: de 31 a 39 cm LT por **Compagno (1984)**; 33,5 cm LT por **Mattos y Pereira (2002)** y 33-37 cm LT por **Mattos y col. (2001)**. En este trabajo, todos los individuos recién nacidos encontrados tenían tallas superiores a 35 cm LT. De hecho, la talla promedio de nacimiento fue 42,3 cm LT, la cual supera todas las anteriormente mencionadas. Aunque una baja tasa de natalidad se considera desventajosa en términos de mantener los niveles de reclutamiento, esto puede ser compensado por un tamaño relativamente grande en el momento del nacimiento,

ya que los recién nacidos más grandes presentan aparentemente una probabilidad menor de ser depredados por otras especies (**Mattos y col., 2001**).

Los resultados del análisis de incremento marginal sugieren la formación anual de anillos de crecimiento en esta población de *R. porosus*. **Simpfendorfer (1993)** y **Loefer & Sedberry (2003)** también concluyen en aguas australianas para *R. taylori* y del sureste de Estados Unidos para *R. terraenovae* respectivamente, que la formación de los anillos es anual, ambos igualmente a través del análisis de incremento marginal. A su vez, **Simpfendorfer (1993)** también verifica la estimación de los parámetros de crecimiento mediante el análisis de frecuencia de tallas. A pesar de esta concordancia, será necesario realizar en el futuro la validación de la periodicidad estacional de formación de los anillos de crecimiento observados en *R. porosus* a través de técnicas como el marcaje y recaptura, marcaje químico, la bomba radiocarbono o también mediante el incremento del número de muestras para el análisis de la TIM, puesto que es importante tener en cuenta que el pequeño tamaño muestral para un mes o grupo de edad hace menos efectivo este análisis (**Campana, 2001**). De ahí el tomar con precaución la tendencia encontrada en este estudio, puesto que la misma no es en ningún caso definitiva.

Algunos autores han reportado evidencia de un fenómeno al realizar el análisis de tallas retrocalculadas (**Cailliet y col., 2006**). Este es llamado “Fenómeno de Lee” y se refiere a un cambio aparente en la tasa de crecimiento que se refleja en la tendencia de ser mayores las tallas observadas con respecto a las retrocalculadas a edades avanzadas y para una misma clase de edad. En el presente estudio no se encontró evidencia de tal fenómeno. Esto sugiere que el retrocálculo fue una herramienta apropiada para estimar las tallas de los tiburones a edades previas. Además, el hecho de que las tallas retrocalculadas resultaran similares a las observadas, propone que la técnica del retrocálculo puede verificar el criterio usado por los investigadores en cuanto al análisis de la información proporcionada por las imágenes de las secciones vertebrales.

Los valores de IEPP reportados en otros estudios son tan bajos como 3% para *Carcharhinus longimanus* (**Lessa y col., 1999**) y tan altos como 13% para *Carcharhinus limbatus* (**Wintner y Cliff, 1995**). Aunque los IEPP son usados para evaluar la precisión entre determinaciones de edades (mientras menor el valor, más precisa la determinación de la edad),

éstos índices no prueban diferencias sistemáticas y no distinguen entre las fuentes de variabilidad (**Hoenig y col., 1995**). Además, en el sentido estricto de la finalidad de estos índices, no se deberían comparar valores de IEPP a menos que se traten de estudios de la misma especie y en la misma región geográfica. Sin embargo, se puede decir que los errores sistemáticos en la determinación de edades por medio de estructuras duras como las vértebras, recaen en valores de IEPP que se consideran elevados como el de éste estudio (15%).

En elasmobranquios, los patrones de bandas encontrados en las vértebras reflejan períodos de lenta o rápida acumulación calcárea según la tasa de crecimiento del animal. Este patrón de deposición puede resultar entonces en un proceso de formación de anillos en el periodo de crecimiento lento, que en principio no es visible por un tiempo hasta que se haya formado suficiente nuevo tejido después de dicho momento, de tal manera que sea posible identificar el anillo que se formó previamente (**Loefer & Sedberry, 2003**). En el caso de este estudio, el primer anillo se forma aparentemente unos meses después del nacimiento ya que en los individuos recién nacidos (con cicatriz umbilical abierta) no se observó ninguna marca de crecimiento. Esto coincide con lo encontrado por **Loefer & Sedberry (2003)** quienes demostraron una transición entre la ausencia y la presencia de la marca de nacimiento en los individuos más jóvenes de *R. terraenovae*. **Loefer & Sedberry (2003)** encontraron que la marca de nacimiento no se establecía realmente en el momento de nacimiento sino aproximadamente un mes después. Es posible que el mecanismo de formación de esta marca de nacimiento este asociado al cambio de desarrollo embriogénico al crecimiento somático normal, por lo que podría no ocurrir inmediatamente después del nacimiento. Ambas evidencias son indicios de que es posible que los incrementos observados en este estudio se volvieran visibles en septiembre pero realmente se formaran antes.

El modelo de **Fabens (1965)** fue el que resultó más adecuado para describir el crecimiento de *R. porosus*. Todos los valores del L_{∞} estimados mediante la aplicación de los diferentes modelos de crecimiento resultaron menores a la máxima talla reportada para *R. porosus* en la literatura (110 cm; **Compagno, 1984**). Posiblemente la subestimación de L_{∞} por parte de los tres modelos se deba al pequeño número muestral, sobretodo de tallas mayores. Con

respecto a los estimados de longevidad encontrados al usar las tasas de crecimiento (K) provenientes de los ajustes (con los datos de tallas observados y retrocalculados) del modelo de **Fabens (1965)** de 0,29 y 0,33 años⁻¹, se encontraron longevidades teóricas de 12 y 10,5 años respectivamente. Es probable que éstos valores no sean reales puesto que el animal más longevo al cual se le determinó la edad en este estudio es una hembra de 9 años con una talla de 94 cm LT (longitud inferior a la máxima reportada para ésta especie), es decir, es probable que las longevidades teóricas se hayan sobrestimado. Sin embargo, el análisis de frecuencia de tallas que sí tomó en cuenta individuos de tallas asintóticas, estima longevidades inferiores de 8 y 6 años correspondientes a las tasas de crecimiento de 0,42 y 0,59 años⁻¹ (los valores de K más altos encontrados en el presente estudio).

Mattos y Pereira (2002), a través del análisis de progresión modal con base en frecuencia de tallas bimestrales, obtuvieron para *R. porosus* parámetros de crecimiento (L_{∞} =87,13 cm LT, t_0 =-1,10 años y K =0,42 años⁻¹ para los machos y L_{∞} =106,82 cm LT, t_0 =-1,12 y K =0,30 años⁻¹ para las hembras) similares a los encontrados en este estudio utilizando el mismo método (Tabla 5). Esta similitud, conjuntamente con los resultados provenientes del análisis de las vértebras y la tendencia encontrada con la TIM, apoyarían la hipótesis de formación de anillos anuales.

Las similitudes encontradas entre los parámetros de crecimiento estimados mediante los métodos ELEFAN y PROJMAT, con los obtenidos del ajuste de los diferentes modelos, fortalecen las estimaciones de la edad de los individuos y los valores de los parámetros provenientes de dichos modelos.

Los valores de K encontrados en este estudio se presumen altos ($K > 0,1$; **Branstetter, 1990**), por lo tanto *R. porosus* podría considerarse una especie de crecimiento rápido a una tasa de 20 y 11 cm para el primer y segundo año respectivamente. Por otro lado, las estimaciones de t_0 provenientes de los tres modelos de crecimiento resultaron muy bajas (desde -2,07 hasta -1,85) con respecto a los valores de t_0 encontrados mediante los métodos de ELEFAN y PROJMAT (-0,94 y -0,55). Valores de t_0 tan bajos no corresponden con el periodo de gestación de esta especie

que es entre 10 y 11 meses ($t_0 \approx 0,9$ años; **Compagno, 1984**). En este sentido, es importante recalcar la falta de sentido biológico del parámetro t_0 (**Cailliet y col., 2006**).

Las tasas de crecimiento que se obtuvieron para los dos primeros años de vida de *R. porosus* pueden considerarse elevadas, sin embargo éstas estimaciones no serían extraordinariamente elevadas al compararlas con las obtenidas para otras especies en el área del Archipiélago Los Roques. La información generada mediante el análisis de frecuencia de tallas y trabajos de marcaje y recaptura muestran que la tasa de crecimiento de los juveniles de *C. limbatus* se encuentra alrededor de 50 cm/año (**Tavares, 2001**); consecuentemente, los individuos duplican la talla de nacimiento (~ 60 cm LT) en 1,3 años y al final de este periodo estarían muy próximos de alcanzar la talla de madurez sexual (~ 150 cm LT). Asimismo, resultados provenientes del marcaje y recaptura de individuos de *Negaprion brevirostris* en el archipiélago muestran que los juveniles también presentan un crecimiento rápido, donde los incrementos en tamaño encontrados fluctúan entre 36,0 y 37,5 cm/año (**Tavares, 2007**). Seguramente la razón de estas elevadas tasas de crecimiento en Venezuela, tenga que ver con que nuestras costas y el Archipiélago Los Roques se encuentran situados en un área geográfica netamente tropical, además de poseer una gran diversidad y abundancia de recursos marinos (**Tavares, 2007**).

CONCLUSIONES

- El grupo de los tiburones pertenecientes al género *Rhizoprionodon* es uno de los más comúnmente capturados en la región nororiental de Venezuela.
- Los pocos individuos de tallas asintóticas encontrados en el presente estudio y la evidente escasez de los mismos desde hace décadas, puede ser consecuencia de la creciente presión pesquera en el nororiente de Venezuela y sugiere la presencia de señales de sobreexplotación del recurso.
- Una proporción importante de individuos inmaduros del cazón playón es capturada por las pesquerías artesanales de la región. Con base en esto se propone como estrategia de manejo básica, el establecer como talla mínima de captura permitida 67 cm.
- La época de nacimiento de *R. porosus* parece estar entre enero y abril y la de apareamiento en el segundo trimestre del año.
- Las edades estimadas estuvieron comprendidas entre 0 y 9 años.
- El modelo de **Fabens (1965)** fue el que resultó más adecuado para describir el crecimiento de tipo isométrico de *R. porosus*. Los parámetros poblacionales estimados son una tasa de crecimiento de 0,29-0,33 años⁻¹ y una talla máxima teórica de 90,3-92,2 cm.
- *Rhizoprionodon porosus* podría considerarse una especie de crecimiento rápido ($K > 1$) donde los individuos presentan incrementos de talla de aproximadamente 20 y 11 cm en el primer y segundo año de vida respectivamente.

REFERENCIAS

- Applegate, S.P. 1967. A survey of shark hardparts. Pags. 37-67. En: P.W. Gilbert, R.F. Mathewson, D.P. Rall (Eds.), *Sharks, Skates and Rays*. Johns Hopkins Press, Maryland.
- Bada, J.L., Peterson, R.O., Schimmelmann, A., R.E.M., Hedges. 1990. Moose teeth as monitors of environmental isotopic parameters. *Oecologia*. **82**: 102-106.
- Basson, M., Rosenberg, A.A. y Beddington, J.R. 1988. The accuracy and reliability of two new methods for estimating growth parameters from length-frequency data. *ICES Journal of Marine Science*. **44**: 277-285.
- Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J., Doherty, P.A. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science*. **299**: 389-392.
- Beamish, R.J., Fournier, D.A. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **38**: 982-983.
- Bonfil, R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Fish. Tech. Paper 341. Roma. Pp 119.
- Branstetter, S. 1986. Biological parameters of the sharks of the Northwestern Gulf of Mexico in relation to their potential as a commercial fishery resource. Tesis de doctorado. A&M University, Texas. Pp 138.
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. Technical Report, NMFS. **90**:17-28.
- Branstetter, S., McEachran, J.D. 1986. Age and growth of four carcharhinid sharks common to the Gulf of Mexico: a summary paper. En: Indo-Pacific fish biology: proceeding of the second internacional conference on Indo-Pacific fishes. Ichthyological Soc. of Japan, Tokio. 361-371.
- Brown, C.A., Gruber, S.H. 1988. Age assessment of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, using tetracycline validated vertebral centra. *Copeia*. **3**: 747-753.
- Cailliet, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review. Pags. 90: 157-165. En: Jr. H.L. Pratt, S.H. Gruber y T. Taniuchi (Eds.), *Elasmobranch as living resources: advances in the biology, ecology, systematic, and the status of the fisheries*. NOAA Tech. Rep.

- Cailliet, G.M., Martin, L.K., Kusher, D., Wolf, P., Welden, B.A. 1983a. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. NOAA Tech. Rep. NMFS. **8**: 157-165.
- Cailliet, G.M., Martin, L.K., Harvey, J.T., Kusher, D. y Welden, B.A. 1983b. Preliminary studies on the age and growth of blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus* and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. NOAA Tech. Rep. NMFS. **8**: 179:188.
- Cailliet, G.M., Goldman, K.J. 2004. Age determination and validation in chondrichthya fishes. Pags. 399-448. En: Carrier, J.C., Musick, J.A. y M.R. Heithaus (Eds.), Biology of Sharks and their Relatives. CRC Press. Boca Raton, FL.
- Cailliet, G.M., Smith, W.D., Mollet, H.F. Goldman, K.J. 2006, Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation and growth function fitting. *Environ. Biol. Fish.* **77**: 211-228.
- Camhi, M., Fowler, S., Musick, J., Bräutigam, A., Fordham, S. 1998. Sharks and their relatives: Ecology and Conservation. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission Occas. Pp 20.
- Campana, S.E. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 2219–2227.
- Campana, S.E. 1997. Use of radiocarbon from nuclear fallout as a dated marker in the otoliths of haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **150**: 49-56.
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish. Biol.* **59**: 197-242.
- Campana, S.E., Natanson, L.J., Myklevoll, S. 2002. Bomb dating and age determination of a large pelagic shark. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 450-455.
- Carlson, J., Baremore, I. 2005. Growth dynamics of the spinner shark, *Carcharhinus brevipinna* off the United States southeast and Gulf of Mexico coasts: a comparison of methods. *Fish. Bull.* **103**: 280-291.
- Carpenter, K.E. 2002. The living marine resources of the Western Central Atlantic, Vol. 1: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes and chimaeras. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Special Publication No. 5. Rome.

- Castellanos, P., Varela, R., Muller-Karger, F. 2002. Descripción de las áreas de surgencia al sur del Mar Caribe examinadas con el sensor infrarrojo AVHRR. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*. **154**: 55-76.
- Castro, J.I., Wourms, J.P. 1993. Reproduction, placentation and embryonic development of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Journal of Morphology*. **218**: 257-280.
- Cervigón, F., Alcalá, A. 1999. Los peces marinos de Venezuela: Tiburones y Rayas. Fundación Museo del Mar. Margarita. Pp 230.
- Compagno, L.J.V. 1984. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO Fisheries Synopsis 125, Vol. 4, part 2: Carcharhiniformes, FAO, Rome.
- Compagno, L.J.V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 1. Rome. Pp 269.
- Conrath, C., Musick, J. 2002. Reproductive biology of the smooth dogfish *Mustelus canis* in the northwestern Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes*. **64**: 367-377.
- Driggers, W., Carlson, J., Cullum, B., Dean, J., Oakley, D., Ulrico, G. 2004. Age and growth of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus*, in the western North Atlantic Ocean with comments on regional variation in growth rates. *Environ Biol Fish*. **71**: 171-178.
- Fabens, A. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* **29**: 265-289.
- FAO, 2000. International plan of action for the conservation and management of sharks. International Plan of Action for the Management of Fishing Capacity. Rome. Pp 11-26.
- FAO, 2005. Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 474. Roma. Pp 251.
- Goldman, K., Branstetter, S., Musick, J. 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.
- Gómez, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia*. **21**(3): 140-146.

- Gómez, E., Bashirulah, A. 1984. Relación longitud-peso y hábitos alimenticios de *Rhizoprionodon porosus* Poey 1861 (Fam. Carcharhinidae) en el oriente de Venezuela. Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela. **23**(1&2): 49-54.
- Grace, M. 2001. Field Guide to Requiem Sharks (Elasmobranchiomorphi: Carcharhinidae) of the Western North Atlantic. NOAA Technical Report NMFS 153, A Scientific Paper of the Fishery Bulletin. Pp 5 y 18.
- Hoenig, J.M., Brown, C.A. 1988. A simple technique for staining growth bands in elasmobranchs vertebrae. *Bull. Mar. Sci.* **42**: 334–337.
- Hoenig, J.M., Morgan, M.J. y Brown, C.A. 1995. Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**: 364-368.
- Joung, S., Liao, Y., Chen, C. 2004. Age and growth of sandbar shark *Carcharhinus plumbeus* in northeastern Taiwan waters. *Fisheries Research*. **70**: 83-96.
- Kalish J.M. 1995. Radiocarbon and fish biology. En: D.H. Secor, J.M. Dean, & S.E. Campana. (Eds.), Recent developments in fish otolith research. University of South Carolina Press, Columbia. 637-653.
- Ketchen, K.S. 1975. Age and growth of dogfish *Squalus acanthias* in British Columbia waters. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**: 43-59.
- La Marca, M.J. 1966. A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs. *Copeia*. (2): 351-352.
- Lessa, R., Santana, F.M. y Paglarani, R. 1999. Age, growth and stock structure of the oceanic whitetip, *Carcharhinus longimanus*, from the southwestern equatorial Atlantic. *Fish. Res.* **42**: 21-30.
- Loefer, J., Sedberry, G. 2003. Life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson, 1836) off the southeastern United States. *Fish. Bull.* **101**: 75-88.
- Mattos, S., Broadhurst, M.K., Hazin, F.H.V., Jonnes, D. 2001. Reproductive biology of the Caribbean sharpnose shark, *Rhizoprionodon porosus*, from northern Brazil. *Mar. Freshwater Res.* **52**: 745-752.
- Mattos, S., Pereira, J. 2002. Parâmetros de crescimento do tubarão rabo-seco, *Rhizoprionodon porosus* (Poey, 1861), no litoral do estado e Pernambuco, Brasil. *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza. **35**: 57-66.

- Myers, R.A., Worm, B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*. **423**: 280-283.
- Natanson, L.J., Casey, J.G., Kohler, N.E. 1995. Age and growth estimates for the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the western North Atlantic Ocean. *Fish Bull.* **93**: 116–126.
- Parsons, G.R. 1983. An examination of the vertebral rings of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. Northeast Gulf. *Sci.* **6**: 63–66.
- Pauly, D. 1984. Fish Population Dynamics in Tropical Waters: a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Studies and Reviews* 8. Pp 325.
- Pauly, D. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates. *ICLARM Conf. Pro.* **13**: 7-34.
- Pauly, D. N, David. 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequencies data. *Meeresforsch.* **28**(4):205-211.
- Peck, L.S., Brey, T. 1996. Bomb signals in old Antarctic brachiopods. *Nature*. **380**: 207-208.
- Poey, F. 1861. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba. Habana, Cuba, Viuda de Barcina. **2**: 442.
- Richards, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* **10**: 290-300.
- Ricker, W. 1992. Back-calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length increments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 1018-1026.
- Romine, J., Grubbs, R., Musick, J. 2006. Age and growth of the sandbar *Carcharhinus plumbeus* in Hawaiian waters through vertebral analysis. *Environ Biol Fish.* **77**: 229-239.
- Shing, C.C.A. 2006. Shark fisheries of Trinidad and Tobago: a National Plan of Action. *Gulf Caribb. Fish. Inst.* **57**: 205-213.
- Silva, C., Almeida, Z. 2001. Alimentação de *Rhizoprionodon porosus* (elasmobranchii: carcharhinidae) da costa do Maranhão, Brasil. Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo, **27**(2): 201–207.
- Simpfendorfer, C.A. 1993. Age and growth of the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from north Queensland, Australia. *Environ. Biol. Fish.* **36**: 233-241.
- Stevens, J.D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca*). *J. Mar. Biol Assoc.* **55**: 657-665.

- Tavares, R. 2001. Estudio sobre biodiversidad de tiburones en el Parque Nacional Archipiélago de Los Roques (Segunda Etapa). Oficina Nacional de Diversidad Biológica/MARN, Caracas. *Informe Técnico 2001-0074*. Pp 76.
- Tavares, R. 2003. Guía para la identificación de tiburones. Instituto Oceanográfico, Universidad de Oriente, Venezuela.
- Tavares, R. 2007. Biological parameters of the Caribbean reef shark (*Carcharhinus perezii*) in the Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. **59**: 583-588.
- Tavares, R. 2008a. Occurrence, diet and growth of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, from Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. *Caribbean Journal of Science*. (in press).
- Tavares, R. 2008b. Seguimiento biológico pesquero de los recursos ícticos explotados por la flota artesanal en la región insular oriental de Venezuela. INIA, Informe Técnico Final, ID-SUC-05-00404.
- Tavares, R. 2009. Tiburones y rayas (Elasmobranchios): ¿Un recurso pesquero sobre-explotado en Venezuela?. *INIA Hoy*. **4**: 71-77.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Hum. Biol.* **10**: 181-213.
- Wetherbee, B.M., Cortes, E. 2004. Food consumption and feeding habits. Pags. 225-246. En: J.C. Carrier, J.A. Musick y M.R. Heithaus (Eds.), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, New York.
- Winter, S.P. G., Cliff. 1995. Age and growth determination of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from the east coast of South Africa. *Fish Bull.* **94**:135-144.
- Zar, J. 1998. Biostatistical analysis. Prentice Hall. New Jersey. Pp 663.