



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

Historia de vida de la raya chilena *Urotrygon chilensis*
(Günther, 1872) en el sureste del Pacífico mexicano.

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Biología Marina)

P r e s e n t a

Ana Bricia Guzmán Castellanos

La Paz, Baja California Sur, Julio de 2015

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 19 del Mes de junio del 2010, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Historia de vida de la raya chilena *Urotrygon chilensis* (Günther, 1872) en el sureste del Pacífico mexicano"

Presentada por el alumno:

Ana Bricia Guzmán Castellanos

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Biología Marina

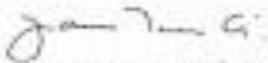
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA


Dr. Enrique Morales Bojórquez


Dr. Eduardo F. Balart Páez

CO-DIRECTOR DE TESIS


Dr. Javier Tovar Ávila


Dr. Felipe Galván Magaña

CO-TUTOR

CO-TUTOR


Dr. Pedro Cruz Hernández

CO-TUTOR


DRA. ELIZA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO Y FORMACIÓN DE RECURSOS HUMANOS

CONFORMACIÓN DEL COMITÉ

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Co-Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, B. C. S., México.

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Co-Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, B. C. S., México.

Dr. Pedro Cruz Hernández

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, B. C. S., México.

Dr. Felipe Galván Magaña

Co-Tutor

Centro interdisciplinario de Ciencia Marinas. La Paz, B. C. S., México.

Dr. Javier Tovar Ávila

Co-Tutor

Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP). Bahía Banderas, Nayarit. México.

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Dr. Pedro Cruz Hernández

Dr. Felipe Galván Magaña

Dr. Javier Tovar Ávila

JURADO DE EXÁMEN DE GRADO

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Dr. Pedro Cruz Hernández

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez

Dr. Javier Caraveo Patiño

SUPLENTE

Dr. Hector Villalobos Ortíz

Dr. Felipe Galván Magaña

Dr. Javier Tovar Ávila

RESUMEN

Un modelo demográfico determinístico fue aplicado a la población de la raya chilena *Urotrygon chilensis* en el Golfo de Tehuantepec, México. El modelo fue realizado usando 708 organismos capturados en la pesca de arrastre de camarón durante enero a diciembre de 2012, excepto para los meses de junio, septiembre y octubre. Los individuos capturados mostraron un intervalo de longitud total entre 10.5 y 39.5 Lt (cm) así como información biológica de fecundidad, proporción sexual, talla de primera madurez, parámetros de crecimiento individual y longevidad. Comparativamente la longitud total (39.5 cm), ancho de disco (23 cm) y el peso (448.2 g) para hembras fueron más grandes que en los machos (33.8 Lt cm; AD 18.8 cm; 230.3 g). Las hembras representaron el 70% de las capturas, desarrollando ambos ovarios y úteros, siendo el ovario izquierdo el único funcional. Ovocitos vitelogénicos fueron observados durante todo el año con un diámetro mayor en abril y noviembre, sugiriendo dos períodos de ovulación. Embriones de mayor tamaño fueron observados durante los meses de marzo y julio, identificando dos posibles períodos de nacimiento durante el 2012. El período de gestación varió entre tres a cuatro meses. La fecundidad uterina fue de uno a cinco embriones denotando una proporción sexual embrionaria de 1:1, se observó un incremento en la fecundidad para las hembras más grandes en talla y edad. La talla de primera madurez ($L_{50\%}$) fue descrita por el modelo de Richards $L_{50\%} = 25.32 \pm 1.54$ Lt (cm), aproximadamente a los 4 años de edad. La relación entre la longitud total y el radio vertebral fue lineal, el intercepto y la pendiente fueron significativamente diferentes ($P < 0.05$) entre sexos. El número de las bandas de crecimiento mostro una longevidad de 14 a 12 años para hembras y machos respectivamente. Individuos de 0 a 2 años representaron el 30% del total de la muestra biológica. Las bandas de crecimiento observadas en las vértebras mostraron que estas, son depositadas anualmente, esto fue corroborado usando el análisis de incremento marginal, las bandas opacas comenzaron su formación durante mayo, y continuaron su incremento, finalizando en diciembre. El modelo de crecimiento individual mostro que las hembras crecen más rápidamente que los machos. Los datos de longitud-edad fueron ajustados por 10 modelos candidatos de crecimiento; para las hembras el modelo bifásico fue el mejor modelo ($L_{\infty} = 43.9$, $k = 0.10$, $t_0 = -3.4$, $h = 0.3$, $th = 2.27$) (AIC = 468.66, $\Delta_i = 0$, $w_i = 100\%$), y para los machos el modelo de Gompertz dos fases fue el mejor modelo candidato ($\alpha = 1.57$, $k = 0.10$, $L_0 = 10.40$) (AIC = 591.05, $\Delta_i = 0$, $w_i = 50.6\%$). La mortalidad natural fue estimada a partir de 7 métodos empíricos, variando con un valor anual entre 0.14 a 0.4. El modelo demográfico determinístico mostro las siguientes salidas: la tasa de crecimiento de la población (λ) varió de 0.7 a 2 años, el tiempo generacional varió de 5.8 a 7.6 años y el tiempo de duplicación poblacional fue de 9.2 años. El análisis mostro que los individuos entre 3 y 5 años fueron los que más contribuyen a la próxima generación. El efecto de la mortalidad por pesca en la edad de primera captura $E_{pc} = 2$ y 4 años mostraron valores $\lambda < 1$, indicando un decremento en la población para *U. chilensis* en el Golfo de Tehuantepec. En contraste, la presión de pesca en $E_{pc} = 6, 8, 10$ y 14 años de

edad no tuvieron un efecto negativo en la población ($\lambda = 1$) aparentemente con una estabilidad poblacional.

ABSTRACT

A deterministic demographic model for the Chilean ray *Urotrygon chilensis* was applied to the population from the Gulf of Tehuantepec, Mexico. The model was implemented using 708 organisms caught for shrimp trawler fleet during January to December 2012, except for the months of June, September and October. The individuals were caught showed a total length interval between 10.5 and 39.5 Lt (cm), and biological information such as fecundity, sex ratio, size-at-first maturity, individual growth parameters and longevity. Comparatively the total length (LT = 39.5 cm), disc width (DW = 23 cm) and total weight (TW = 448.2 g) for females were larger and heavier than males (LT = 33.8 cm, DW = 18.8 cm, TW = 230.3 g). The females represented 70% of the catches, and they showed the left ovary and uterus were functional, denoting an embryonic sex ratio of 1:1. Vitellogenic oocytes were observed throughout the year with greater diameters in April and November, suggesting two ovulation periods. Larger embryos (LT) were observed during March and July, identifying two birth periods during 2012. The gestation period varied between three to four months. Uterine fecundity ranged from one to five embryos, observing an increment in fecundity for older and larger females. The size-at-first maturity (L50%) was described for the Richards model, and estimated L50% = 25.32 ± 1.54 cm TL, approximately at 4 years old. The total length and vertebral radius relationship was linear, the intercept and slope were significantly different ($P < 0.05$) between the sexes. The number of growth bands showed longevity of 14 and 12 years for females and males, respectively. Individuals from 0 to 2 years represented 30% of the total biological sample. The growth bands observed in the vertebrae showed that they are annually deposited, this was corroborated using a marginal increment analysis, the opaque band begins its formation during May, this band continues its increment finalizing in December. The individual growth modeling showed that females growth faster than males. Length-at-age data were fitted to 10 candidate growth models; for females the biphasic growth model was the best growth model ($L_{\infty} = 43.9$, $k = 0.10$, $t_0 = -3.4$, $h = 0.3$, $th = 2.27$) (AIC = 468.66, $\Delta_i = 0$, $w_i = 100\%$), and for males Gompertz two phases was the best candidate model ($\alpha = 1.57$, $k = 0.10$, $L_0 = 10.40$) (AIC = 591.05, $\Delta_i = 0$, $w_i = 50.6\%$). Natural mortality was estimated from 7 empirical methods, varying with annual values between 0.14 and 0.4. The deterministic demographic model showed the next outputs: Population growth rate (λ) varied from 0.7 to 2.0 years, generational time varied from 5.8 to 7.6 years, and population doubling time of 9.2 years. The analysis showed that individuals between 3 and 5 years old had greatest contribution to the next generation. Effect of fishing mortality on age-at-first capture (AAF) between 2 and 4 years showed values of $\lambda < 1$, indicating a decrement in the population of *U. chilensis* in the Gulf of Tehuantepec. In contrast, fishing pressure on AAF for 6, 8, 10 and 14 years old did not have negative effects on the population ($\lambda = 1$), apparently reached stability in the population.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mi hermosa, extraordinaria y talentosa familia Oaxaqueña, a cada uno de mis tíos, primos, sobrinos que me apoyan y están conmigo en cada situación.

A mi abuela fénix “mamatina”, mi Mandis, Crisar y Cristian
por ser motor inspirador en mi vida.

A mis padres Armando y Rafaela por ser mi máximo ejemplo de honestidad, paciencia, amor y apoyo. Me han dado las herramientas perfectas con su educación, su desvelo, su ayuda incondicional y su amistad. GRACIAS!

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Ciencia y Tecnología CONACYT por la beca otorgada para la realización de mis estudios en el programa Doctorado en Ciencias en el Uso, Manejo, y Preservación de los Recursos Naturales del CIBNOR.

Al Centro de Investigación Biológicas del Noroeste, S.C., por brindarme las facilidades en el desarrollo de mi investigación y complemento en mi formación académica.

Especial reconocimiento y agradecimiento al departamento de Posgrado del CIBNOR por su excelente apoyo en todo momento. A la Lic. Osvelia Ibarra por su orientación cada semestre. Lic. Leticia Rubio por su apoyo en las solicitudes de beca, vuelos, estancias, etc.

A mis directores el Dr. Enrique y el Dr. Balart por crear esta historia conmigo, son investigadores impresionantes, en su trato y exigencia, en su visión del trabajo, en los alcances de hacer bien las cosas. Gracias por TODO su apoyo, dirección y rigor académico. Su calidad humana es motivante!

Al Dr. Pedro Cruz por ser siempre tan objetivo e interesarse cada vez en el proceso de la tesis.

Dr. Felipe Galván es un placer contar con su apoyo, con su perspectiva en la investigación. Gracias por este tiempo Dr. "G"

Al Dr. Javier Tovar que siempre me ha inspirado a no dejar de lado a los batoideos. Gracias por tu paciencia al enseñarme tantas cosas, muchas gracias por la amistad, las charlas y los excelentes consejos.

Al Lic. Horacio Saldoval por su invaluable amistad, gracias por el apoyo a cada momento, por tu excelente humor y consejos!. A Tania Nuñez y Claudia Olachea gracias por su sonrisa, por su amabilidad, por su orientación y sobre todo por su paciencia!!!.

Al Dr. César Salinas por todo su apoyo y al proyecto SAGARPA-CONACYT. Gestión de recursos pesqueros potenciales en México. Nuevas Áreas y tecnologías de captura para desarrollo del sector pesquero.

Al proyecto de Identificación del modelo ontogénico de crecimiento individual del calamar gigante *Dosidicus gigas* del Golfo de California: desde el desove hasta el adulto reproductor, por el financiamiento para llevar acabo la colecta de muestras, desarrollo experimental, formación académica y técnicos.

Gracias a Lucía Campos Dávila y al laboratorio de Ictiología por las facilidades para el desarrollo del trabajo.

Al laboratorio de Recursos Néctónicos y Ecología de Arrecifes y a la Dra. Noemi Bocanegra, por su hermosa amistad, gracias por procurar mi bienestar no solo en lo académico sino en la vida personal, por tu sonrisa, buen humor, disposición y apoyo en el tabrajo, muchas, muchas gracias.

Al laboratorio de Macroalgas y a la M. en C. Alejandra Mazariegos Villareal, por su disponibilidad para la captura de las imágenes vertebrales. Ale eres una persona bellísima, gracias siempre por tu cariño.

Al Dr. Rúben Rodríguez Sánchez y al Dr. Ulianov Jakes por por las facilidades otorgadas para la captura de fotografías en el laboratorio de Biología y Oceanografía Pesquera, del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR).

Al Biólogo Oswaldo Morales Pacheco, del Instituto Nacional de Pesca (CRIP) Salina Cruz, Oaxaca, por su disposición de ayudarme siempre, por el espacio para trabajar y por las atenciones que he recibido a cada momento.

Al Dr. Fausto Valenzuela por el apoyo en la parte final de este trabajo, sin ti no lo hubiera logrado! Eres un excelente amigo.

Al Dr. Fernando Márquez por su orientación y apoyo en el rubro demográfico.

A la Dra. Mercedes L. Jacob Cervantes por su amabilidad y disposición en la lectura de las bandas de crecimiento en el laboratorio de Edad y Crecimiento del centro Regional de Investigación Pesquera, unidad Mazatlán.

A la Dra. Genoveva Cerdaneres Ladrón de Guevara de la Universidad del Mar, por su tiempo dedicado al entrenamiento en la modelación de la talla de primera madurez.

A la M. en C. Claudia Jeannette Pérez Estrada y al laboratorio de Ecología Pesquera por su valiosa ayuda!.

Al equipo de técnicos que sin su apoyo y su valiosa ayuda, esta investigación no hubiera sido posible de llevar acabo. Lic. Claudia Vargas y al Lic. Omar Casique por el trabajo de campo y procesamiento de muestras que parecía que nunca terminarían las horas extenuantes de trabajo!. A los Lic. Paulina Mejía, Violeta Cassandra y Daniel por su apoyo y excelente disposición para el trabajo de laboratorio.

A José Meléndez y Miguel Córdova en la revisión y traducción.

A los nuevos amigos que uno va haciendo en el camino, y que al final se convierten en familia, muchas gracias a cada uno de ustedes por que de alguna manera contribuyeron a mi formación personal y profesional, Ruthi, Arthur, Chris Edith, Juan Pablo, Alex, Rafa, David Vega, David Paz, Roooxs, Laura Guzmán, Laura Najera, Verito, Freddy, Yare, Michael, Juan José, Jesús Saucedo, Marce Valdominos, José Ángel, Fco. Concha, Paola Mejía y Andrés Navia.

Tania Valdivia, Emiliano, Adrián Lozano, Yarelys y Fercho el tiempo con ustedes fue de lo mejor, increíble!!!

Marce y Rico gracias por hacer de su hogar mi hogar, por hacer de sus hijos mi fuente de alegría!.

Especial agradecimiento a mis personajes favoritos, que han echo mi estancia en la Paz de las mejores experiencias de mi vida:

José Meléndez muchas gracias “banda” por todas las aventuras tan geniales que pasamos, aprendí de ti tantas cosas, has sido el mejor roomie que he podido tener.

Carito Galván muchas, muchísimas gracias por todos los momentos compartidos, te adoro hermana!

Mauricio Hoyos, tu nobleza es una cualidad que siempre voy admirar. Tu sentido del humor y cariño me han hecho sentir como en casa, como quien tiene al mejor hermano, eres genial Mau!

Hector Villalobos, estos años hemos compartido cosas tan hermosas!, que es un placer ser tu amiga. Gracias por tu ayuda incondicional, los consejos, por las charlas y los desvelos estadísticos, la convivencia contigo y Gabriel es algo que atesoraré el resto de mi vida.

Y a mis hermosos hermanos Eric Bautista, Hector Hernández, Yassert Alfaro, Mauricio Solano, Linda Margarita, Ángeles Sánchez, Carmen Arrazate, Soco y Venus que a pesar de los años seguimos manteniendo una bellísima amistad!

Los amo entrañablemente!!!

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT	vi
DEDICATORIA	vii
AGRADECIMIENTOS.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	xv
LISTA DE TABLAS	1
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1. Historia de vida	3
2.2. Edad y crecimiento.....	4
2.3. Biología reproductiva	6
2.4. Distribución, biología, edad y crecimiento de los urotrygonidos.....	7
3. JUSTIFICACIÓN	9
4. OBJETIVOS	10
4.1. Objetivo general.....	10
4.2. Objetivos específicos	10
5. HIPÓTESIS	11
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
6.1. Características del área de estudio.....	12
6.2. Muestreo	14
6.3. Procedimiento de muestras	15
6.4. Determinación del estado de desarrollo.....	16
6.5. Análisis de la captura	17
6.5.1 Distribución por sexo y mes de muestreo	17
6.6. Estructura de la población.....	19
6.6.1. Relaciones morfométricas.....	19
6.6.2. Composición de tallas	19
6.6.3. Proporción sexual	20
6.7. Biología reproductiva	21

6.7.1 Sistema reproductor.....	21
6.7.2 Fecundidad	21
6.7.3 Condición reproductiva en hembras	21
6.7.4 Talla de primera madurez	22
6.7.4.1. Estimación de parámetros	23
6.7.4.2 Intervalos de confianza	23
6.7.4.3. Criterio de selección del modelo (AIC).....	24
6.8. Edad y crecimiento	27
6.8.1. Relación radio vertebral-longitud total.....	27
6.8.2. Lectura de las bandas de crecimiento	28
6.8.3. Asignación de la edad.....	29
6.8.4. Precisión y sesgo.....	30
6.8.5. Validación de la edad.....	31
6.8.6. Estimación del crecimiento	32
6.8.6.1. Estimación de parámetros	35
6.8.6.2. Intervalos de confianza	36
6.8.6.3. Criterio de selección del modelo	37
6.9. Demografía	38
6.9.1. Parámetros poblacionales.....	38
6.9.1.1. Mortalidad natural	38
6.9.1.2. Sobrevivencia.....	39
6.9.1.3. Fecundidad por edad	39
6.9.1.4. Edad de madurez sexual	40
6.9.2. Modelo demográfico	40
6.9.2.1. Tabla de vida	40
6.9.2.2. Parámetros demográficos	40
6.9.3. Análisis de perturbación.....	42
6.9.4. Escenarios con mortalidad por pesca	42
7. RESULTADOS.....	44
7.1. Captura total	44
7.2. Profundidad de captura de acuerdo al sexo.....	46

7.3. Dsistribución por mes de muestreo	48
7.4. Estructura poblacional.....	50
7.4.1. Longitud total-peso para ambos sexos	50
7.4.2. Longitud de disco-peso total para ambos sexos	51
7.4.3. Relación ancho de disco-peso total para ambos sexos	52
7.4.4. Relación longitud total-longitud y ancho de disco para ambos sexos	53
7.4.5. Composición de tallas	54
7.4.6. Proporción de sexos	57
7.5. Biología reproductiva	60
7.5.1. Relación longitud total-longitud del gonopterigio.....	60
7.5.2. Relación longitud total - longitud de testículos	62
7.5.3. Relación total- glándula oviducal	63
7.5.4. Desarrollo de úteros.....	65
7.5.5. Fecundidad	67
7.5.6. Ciclo ovulación.....	69
7.5.7. Período de gestación	72
7.6. Talla de nacimiento	73
7.6.1. Longitud total-ancho de disco y longitud embrionaria	74
7.7. Talla de primera madurez	75
7.8. Edad y crecimiento	81
7.8.1. Relación longitud total – radio vertebral	81
7.8.2. Asignación de la edad.....	81
7.8.3. Validación de la edad.....	82
7.8.4. Estructura de la edad en <i>U. chilensis</i>	84
7.8.5. Estimación de la edad y el crecimiento individual	85
7.8.5.1. Selección del mejor modelo candidato	91
7.10. Demografía	92
7.10.1. Mortalidad natural	92
7.10.2. Supervivencia (l_x)	92
7.10.3. Modelo demográfico	94
7.10.3.1. Tabla de vida bajo mortalidad natural (M).....	94

7.10.3.2. Distribución estable por edades (C_x).....	96
7.10.3.3. Valor reproductivo (m_x)	97
7.11. Análisis de perturbación.....	98
7.12. Escenarios asumiendo mortalidad por pesca (F).....	99
8. DISCUSIÓN.....	101
Análisis de la captura	101
Estructura poblacional.....	102
Biología reproductiva	104
Edad y crecimiento.....	109
Demografía	114
9. CONCLUSIÓN	119
10. LITERATURA.....	121
ANEXOS. Artículos científicos

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. El Golfo de Tehuantepec representó el área de estudio donde se obtuvieron muestras de <i>U. chilensis</i> durante el 2012	14
Figura 2. Red de arrastre de fondo, con doble aparejo utilizada en las faenas de captura de camarón en el Golfo de Tehuantepec, Oax.....	16
Figura 3. a) Organismos adultos de una hembra y macho, b) ancho de disco (AD), longitud de disco (LD) y longitud total (Lt) en <i>U. chilensis</i>	17
Figura 4. Principales estructuras esqueléticas (Compagno, 1999). La sección vertebral utilizada para <i>U. chilensis</i> se marca de color amarillo.....	28
Figura 5. Medición diámetro de las vértebras torácicas de la raya <i>U. chilensis</i>	28
Figura 6. a) Cortadora empleada para los cortes vertebrales, b) montaje de vértebras, c) cortes longitudinales a las vértebras de <i>U. chilensis</i>	29
Figura 7. Corte longitudinal de la vértebra de una hembra de <i>U. chilensis</i> . BV: Borde vertebral; BO: banda opaca; BH: banda hialina; CC: Cuerpo calcáreo; INT: Intermedialia; MN: Marca de nacimiento; RV: Radio vertebral; F: Foco; 3 bandas hialinas (puntos en rojo).....	30
Figura 8. Corte longitudinal de la vértebra de una hembra de <i>U. chilensis</i> . F: Foco; RV = Radio vertebral; Rn = distancia del foco a la última banda completa; Rn-1 = distancia del foco a la penúltima banda formada.....	33
Figura 9. Captura total de hembras de <i>U. chilensis</i> , en el Golfo de Tehuantepec durante los meses de muestreo.....	46
Figura 10. Captura total de organismos pequeños (OP) y organismos grandes (OG) en machos de <i>U. chilensis</i> , en el Golfo de Tehuantepec.....	47
Figura 11. Profundidad de captura de organismos pequeños (OP) y grandes (OG) para ambos sexos de la raya <i>U. chilensis</i>	48
Figura 12. Profundidad de captura de hembras y machos de <i>U. chilensis</i> en el Golfo de Tehuantepec durante el 2012.....	48
Figura 13. Distribución vertical de la raya <i>U. chilensis</i> durante los meses de muestreo en el Golfo de Tehuantepec.....	49
Figura 14. Distribución vertical para hembras de <i>U. chilensis</i> durante los meses de muestreo, en el Golfo de Tehuantepec.....	50
Figura 15. Distribución vertical para machos de <i>U. chilensis</i> durante los meses de muestreo, en el Golfo de Tehuantepec.....	50
Figura 16. Relación longitud total – peso total en hembras (línea roja) y machos (línea azul) en <i>U. chilensis</i> durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.....	51
Figura 17. Relación longitud de disco – peso en hembras y machos en <i>U. chilensis</i> durante el 2012	

en el Golfo de Tehuantepec.....	52
Figura 18. Relación longitud total – peso en hembras y machos en la raya chilena <i>U. chilensis</i> durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.....	53
Figura 19. Relación longitud total – longitud de disco (cm) en hembras y machos de <i>U. chilensis</i> durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.....	54
Figura 20. Relación longitud total – ancho de disco (cm) en hembras y machos de <i>U. chilensis</i> durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.....	55
Figura 21. Frecuencia de tallas para el total de hembras capturadas de <i>U. chilensis</i>	56
Figura 22. Frecuencia de tallas para el total de machos capturadas de <i>U. chilensis</i>	57
Figura 23. La curva indica el modelo ajustado a los datos observados durante a) invierno y b) primavera con una $\lambda=5$	59
Figura 24. La curva indica el modelo ajustado a los datos con una $\lambda=5$. La línea punteada color rojo designa la proporción sexual 1:1 (hembra por macho) y los puntos en negro corresponden a los datos observados durante c) verano y c) verano-otoño.....	60
Figura 25. Relación longitud total y la longitud del gonopterigio a) total de la muestra, b) machos inmaduros, c) machos maduros de <i>U. chilensis</i>	62
Figura 26. Longitud del organismo y la longitud de testículos en machos inmaduros de <i>U. chilensis</i>	63
Figura 27. Longitud del organismo y la longitud de testículos en machos maduros de la raya <i>U. chilensis</i>	64
Figura 28. Relación del incremento del diámetro de la glándula oviducal y la longitud total de hembras de <i>U. chilensis</i>	65
Figura 29. Desarrollo de la glándula oviducal en hembras de <i>U. chilensis</i> durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.....	65
Figura 30. Longitud y ancho del útero en hembras de la raya <i>U. chilensis</i>	67
Figura 31. Longitud y ancho del útero en hembras de la raya <i>U. chilensis</i>	67
Figura 32. Relación de la longitud total y el diámetro de los ovocitos en la raya <i>U. chilensis</i>	68
Figura 33. Diámetro máximo de ovocito para hembras maduras e inmaduras de la raya <i>U. chilensis</i> durante el 2012.....	69
Figura 34. Distribución de frecuencias de embriones por hembra de la raya <i>U. chilensis</i>	69
Figura 35. Relación entre el número de embriones por hembra, y la longitud total para <i>U. chilensis</i>	70
Figura 36. Promedio del diámetro máximo de ovocitos en hembras durante los meses de muestreo de 2012 en el Golfo de Tehuantepec.....	71

Figura 37. Promedio mensual del diámetro de ovocitos en a) hembras inmaduras y b) hembras maduras sin desarrollo de embriones, de la raya <i>U. chilensis</i>	72
Figura 38. Promedio mensual del diámetro de ovocitos en hembras maduras con presencia de embriones en la raya <i>U. chilensis</i>	72
Figura 39. Talla embrionaria encontrada de la raya <i>U. chilensis</i> en el Golfo de Tehuantepec.....	74
Figura 40. Longitud total de hembras gávidas y la talla embrionaria.....	75
Figura 41. Relación entre el ancho del disco en hembras gávidas y la talla embrionaria.....	75
Figura 42. Talla de nacimiento encontrada de la raya <i>U. chilensis</i> en el Golfo de Tehuantepec.....	76
Figura 43. Histograma de frecuencia de madurez gonádica en la raya <i>U. chilensis</i> , durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.....	77
Figura 44. Ajuste de los modelos a la talla de primera madurez en <i>U. chilensis</i>	78
Figura 45. Simulaciones de salida para los parámetros de los modelos: a-b) Richards, c-d) Brouwer-Giffith, e-f) Bakhayokho y g-h) Gompertz.	80
Figura 46. Modelo promedio a partir de la evidencia a favor obtenida al estimar el valor del parámetro L_{50} en hembras de la raya <i>U. chilensis</i>	81
Figura 47. Relación entre la longitud total (cm) y el radio vertebral mm en hembras y machos de la raya <i>U. chilensis</i>	82
Figura 48. Gráfico de sesgo/edad de los pares de lecturas realizadas en cortes vertebrales de la raya <i>U. chilensis</i>	83
Figura 49. Valores de los Incrementos marginales (MIR) en la raya <i>U. chilensis</i> a lo largo del 2012.....	85
Figura 50. Distribución de frecuencias para la estructura de edad en la raya <i>U. chilensis</i>	86
Figura 51. Curvas de crecimiento estimadas para hembras de la raya chilena <i>U. chilensis</i>	88
Figura 52. Curvas de crecimiento estimadas para machos de la raya chilena <i>U. chilensis</i>	89
Figura 53. Curvas de sobrevivencia bajo diferentes tasas de mortalidad natural estimadas en <i>U. chilensis</i>	94
Figura 54. Tasa neta reproductiva bajo diferentes tasas de mortalidad natural estimadas para <i>U. chilensis</i>	96
Figura 55. Distribución estable por edades para la raya <i>U. chilensis</i> en el Golfo de Tehuantepec.....	97

Figura 56. Valor reproductivo para la raya <i>U. chilensis</i> bajo escenarios de mortalidad natural.....	98
Figura 57. Elasticidades en la supervivencia y fecundidad por clase de edad bajo mortalidad natural para <i>U. chilensis</i> en el Golfo de Tehuantepec.....	99
Figura 58. Relación entre la tasa finita de incremento poblacional (λ) y la mortalidad por pesca (F) a diferentes edades de primera captura (2, 4, 6, 8, 10 y 14 años). La línea en color rojo representa el nivel crítico de $\lambda=1$ en donde la población permanece estable.....	100

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Modelos candidatos para la estimación de la talla de primera madurez en hembras de la raya <i>U. chilensis</i> durante 2012 en el Golfo de Tehuantepec, México.....	24
Tabla II. Modelos de crecimiento individual propuestos para la estimación del crecimiento en machos y hembras de la raya <i>U. chilensis</i>	35
Tabla III. Parámetros de los modelos candidatos propuestos para la estimación del crecimiento en machos y hembras de <i>U. chilensis</i>	36
Tabla IV. Métodos empíricos para estimación de mortalidad natural, donde k : es el parámetro de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy; Z : es la mortalidad total; t_{mad} : es la edad de madurez sexual; t_{max} : es la edad máxima.	40
Tabla V. Porcentajes de captura para hembras de <i>U. chilensis</i> durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec. Organismos pequeños (OP), organismos grandes (OG), Frecuencia (F), número de organismos (n).....	45
Tabla VI. Porcentajes de captura para machos de <i>U. chilensis</i> durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec. Organismos pequeños (OP), organismos grandes (OG), Frecuencia (F), número de organismos (n).....	46
Tabla VII. Estadística descriptiva, talla mínima (Min), talla máxima (Máx), desviación estándar (sd), promedio de talla de captura (\bar{x}) y número de organismos (n) hembras de <i>U. chilensis</i>	57
Tabla VIII. Estadística descriptiva, talla mínima (Min), talla máxima (Máx), desviación estándar (sd), promedio de talla de captura (\bar{x}) y número de organismos (n) machos de <i>U. chilensis</i>	58
Tabla IX. Proporción de sexos para hembras y machos de <i>U. chilensis</i> en el Golfo de Tehuantepec durante el 2012.....	59
Tabla X. Estadística descriptiva de la cantidad de ovocitos entrados pro mes durante el 2012.	71
Tabla XI. . Estadística descriptiva de la cantidad de embriones entrados pro mes durante el 2012.	73

Tabla XII. Valores obtenidos para cada uno de los modelos de estimación de primera madurez en <i>U. chilensis</i>	77
Tabla XIII. Parámetros e intervalos de confianza para los modelos de estimación de primera madurez en hembras de la raya <i>U. chilensis</i>	78
Tabla XIV. Valor obtenido para el parámetro L_{50} , de acuerdo a la teoría de multimodelo.....	81
Tabla XV. Estadística descriptiva de los valores marginales por mes.....	84
Tabla XVI. Valor de los parámetros obtenidos para cada uno de los modelos candidatos de crecimiento individual en hembras de la raya chilena <i>U. chilensis</i>	90
Tabla XVII. Valor de los parámetros obtenidos para cada uno de los modelos candidatos de crecimiento individual en machos de la raya chilena <i>U. chilensis</i>	91
Tabla XVIII. Valores obtenidos para cada modelo de crecimiento en hembras y machos.	92
Tabla XIX. Valores obtenidos para cada modelo de crecimiento en hembras y machos.	93
Tabla XX. Parámetros demográficos obtenidos para <i>U. chilensis</i> a partir de diversas tasas de mortalidad natural.	96
Tabla XXI. Ejemplos de estudios en batoideos al estimar la talla de primera madurez a partir del modelo logístico.....	108

1. INTRODUCCION

Las rayas y mantas, clasificadas conjuntamente dentro del suborden Batoidea en la clase Chondrichthyes, agrupa a cerca de 534 especies (Nelson, 2006). Estas, a diferencia de los tiburones y quimeras, poseen un cuerpo deprimido dorsoventral, con hendiduras branquiales situadas ventralmente, aletas pectorales muy desarrolladas laterales y unidas a la cabeza, los ojos y espiráculos se ubican dorsalmente, entre otras características (Nelson, 2006). Tiburones y rayas en general han sido considerados particularmente vulnerables ante la presión de pesca (Musick *et al.*, 2000; Stevens *et al.*, 2000) debido a que se han descrito como estrategias K: los cuales poseen un lento crecimiento, longevidades altas, gestación prolongada, madurez sexual tardía, y bajas fecundidades (Wourms, 1977; Cailliet *et al.*, 1986).

A nivel mundial las pesquerías de elasmobranquios superan las 650 mil toneladas y de ellas el 39.5% corresponden a batoideos (Bonfil, 1994), los cuales son objeto de pesquerías no dirigidas, siendo designados como captura incidental de otras especies objetivo. Este es el caso de las especies pequeñas como la mayoría de las rayas redondas de espina, que se encuentran en situación incierta ante la creciente sobreexplotación de especies comerciales (Dulvy y Reynolds, 2002; Heupel y Simpfendorfer, 2004). En México, un grupo representativo de ellas corresponde a las rayas clasificadas dentro de la familia Urotrygonidae o rayas redondas de espina, las cuales forman parte de la fauna de acompañamiento (FAC) de la pesquería del camarón principalmente, secundariamente de la pesquería de escama. En el Pacífico mexicano una de ellas es *Urotrygon chilensis* (Günther, 1872), especie vivípara aplacentada distribuida desde el Golfo de California hasta las costas de Valparaíso en Chile (McEachran y Miyake, 1988), y es capturada y descartada en la pesquería de camarón café y camarón blanco del Golfo de Tehuantepec (Tapia-García y García-Abad, 1998). En esta área el esfuerzo pesquero consiste en al menos 39 embarcaciones, que al igual que en otras áreas del Pacífico Mexicano, utilizan redes de arrastre de fondo poco selectivas, por lo

que afecta a juveniles y adultos de *U. chilensis*. Medina-Baustista (2011) estimó que esta especie representó el 40.71% de la abundancia numérica y 23.71% en peso de los elasmobranquios capturados por la pesquería de camarón en el Golfo de Tehuantepec.

La resiliencia de *U. chilensis* a la presión pesquera es desconocida y el conocimiento de sus atributos biológicos poblacionales son escasos, por lo que ha sido clasificada como una especie “con datos insuficientes” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Saez y Lamilla, 2004).

Por lo tanto en este trabajo se aborda el estudio de la biología reproductiva, edad y crecimiento, mortalidad, y aspectos demográficos básicos para dilucidar la resiliencia de la raya *Urotrygon chilensis* ante diferentes presiones de pesca en el Golfo de Tehuantepec y así contribuir a sentar las bases de su conservación y manejo.

2. ANTECEDENTES

2.1 Historia de vida

Carrier *et al.* (2004) mencionaron que existen más de 700 especies de rayas considerando muchas clasificadas en los últimos 10 años en un estatus taxonómico temporal, debido al descubrimiento creciente de especies que se capturan a profundidades considerables así como a la captura de otras especies en áreas donde antes no se capturaban. Esto ha constituido un escenario alarmante ante la mortalidad de condriictios en pesquerías multiespecíficas, así como en la captura incidental por lo que la caracterización de los parámetros en la historia de vida de estos organismos sujetos a cualquier tipo de explotación, son de suma importancia (Campana, 2001).

De acuerdo con Agnew *et al.* (1999) en Islas Malvinas desde 1987 diferentes flotas demersales llegaron a capturar cerca de 1,500 t/año de batoideos, triplicando el volumen en tan solo cuatro años después, hasta las 7,000 t con un incremento aún mayor en 1993 registrando las 8,523 t.

Stevens *et al.* (2000) señalaron que el cambio en la composición de especies de rayas puede tener implicaciones en su rendimiento reproductivo, es decir, que puede incrementar la fecundidad correlacionada con la talla del organismo, de tal forma que las poblaciones con una alta proporción de individuos grandes poseen un mayor potencial reproductivo. Así para Rehme *et al.* (2011) la relevancia de un análisis demográfico y una evaluación de crecimiento individual no solo relaciona la comprensión de los aspectos de historia de vida, sino recalca la importancia para la administración de los recursos marinos.

El estudio biológico de peces batoideos en el Pacífico mexicano se ha enfocado a las especies que se distribuyen principalmente al noroeste de México, y las cuales han tenido una importancia comercial y han sido reportadas por Villavicencio-Garayzar (1991) para *Mobula munkiana*, *Gymnura marmorata* y *Narcine brasiliensis* (Villavicencio-Garayzar, 1993b y 1993c), *Dasyatis longus* (Villavicencio-Garayzar y Abitia-Cárdenas, 1994), *Zapteryx exasperata* (Villavicencio-Garayzar, 1995),

Myliobatis californiana y *M. longirostris* (Villavicencio-Garayzar, 1996) y *Rhinobatos productus* (Villavicencio-Garayzar, 1993a; Salazar-Hermoso y Villavicencio-Garayzar, 1999).

2.2 Edad y crecimiento

En años recientes estudios para describir la edad y el crecimiento de rayas a partir de la lectura de bandas de crecimiento ha ido en aumento. Holden (1972), marcó el inicio de la importancia del estudio del crecimiento en *Raja brachyura*, *R. clavata* y *R. montagui* en el Mar de Irlanda y obtuvo una estimación de los parámetros de crecimiento de estas especies. Posteriormente las técnicas utilizadas para la interpretación de la formación de bandas de crecimiento se han considerado útiles en diversas estructuras duras como lo ha descrito Gallagher *et al.* (2006) quienes utilizaron agujones caudolaterales de *Amblyraja radiata*, concluyendo que estos son estructuras efectivas para este fin y su extracción tiene la ventaja que no se requiere sacrificar al organismo. Gallagher *et al.* (2004) sugirieron que la variabilidad individual y el reducido número de muestras mensuales no ha permitido establecer el periodo de tiempo en que se forma el par de bandas observado en las especies *Raja brachyura*, *R. clavata*, *R. montagui* y *Leucoraja naevus* distribuídas en el mar de Irlanda.

En la raya *Leucoraja ocellata* (Sulikowski *et al.*, 2003) y *Amblyraja radiata* (Sulikowski *et al.*, 2005), ambas en el Golfo de Maine, y para *Urolophus lobatus* en la Costa oeste de Australia (White *et al.*, 2001), la formación de un par de bandas (opaca-hialina) correspondiente a un ciclo anual, se ha validado por medio del método indirecto como el análisis de Incremento Marginal (IM, e incluso por medio de esta técnica se ha validado el crecimiento embrionario para *Trygonoptera personata* y *T. mucosa* en la costa oeste de Australia (White *et al.*, 2002).

Ebert y Cowley (2009) realizaron una estimación de la edad y el crecimiento en la raya *Dasyatis chrysonota chrysonota*; de un total de 270 organismos. Tres especímenes fueron mantenidos en acuarios, los cuales mostraron diferencias

estacionales con una tasa media de crecimiento de 7.3 mm por mes durante el verano y de 3.8 mm por mes durante el invierno. La tasa de crecimiento de cautiverio del primer año después del nacimiento (66.7 mm anual) fue similar a los valores obtenidos del retrocálculo (64.6 mm anual); los parámetros de crecimiento de acuerdo a Von Bertalanffy para machos fueron $L_{\infty}=532$ mm, $k= 0.175$ y $t_0=-3.65$ y para hembras $L_{\infty}=913$ mm, $k= 0.070$ y $t_0=-4.48$, por lo que concluyeron que existen diferencias entre las tasas de crecimiento observadas de los organismos en cautiverio respecto de los que se encuentran en su medio natural. Para la raya *Torpedo californica* en las costas del sur de California, no fue posible la validación de un periodo de formación anual de un par de bandas por las características de sus vértebras (Neer y Cailliet, 2001). Neer y Thompson (2005) validaron por medio del análisis del incremento marginal (IM), la formación de un par de bandas (hialina y opaca) de crecimiento anual en *Rhinoptera bonasus*, presente en el norte del Golfo de México.

Villavicencio-Garayzar (2000) describió el primer trabajo sobre edad y crecimiento de rayas en México, con la especie *Narcine entemedor*, a través de las marcas de crecimiento en el borde vertebral. Se han realizado estudios de edad y crecimiento de la raya diamante *Dasyatis dipterura*, en Bahía Magdalena BCS (Smith *et al.*, 2007), del pez guitarra *Rhinobatos productus* en el Golfo de California (Márquez-Farías, 2007), de la raya *Raja inornata* (Castillo-Géniz, 2007) y la raya mariposa *Gymnura marmorata* (Rodríguez-Lorenzo, 2007) del norte del Golfo de California, y para la manta diablo *Mobula japonica* (Cuevas-Zimbrón, 2007) en Baja California Sur. En todos los casos se utilizó la interpretación de las bandas de crecimiento en las vértebras para la estimación de la edad y el análisis de incremento marginal (IM) para validar la periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento en estas estructuras.

2.3 Biología reproductiva

Observaciones sobre el cortejo pre-apareamiento en rayas fueron descritas por Tricas (1980). Chapman *et al.* (2003) y Yano *et al.* (1999) identificaron la conducta de cortejo durante el apareamiento en *Dasyatis americana* y *Manta birostris*, respectivamente. Fahy *et al.* (2007) lograron identificar (preliminarmente) el ciclo reproductivo y la fecundidad uterina de *Urobatis jamaicensis* en el sureste de Florida. En algunas especies como *Raja erinacea* y *Rioraja agassizi*, se han observado ciclos activos durante todo el año, pero que tienden a exhibir ciertos periodos de intensa actividad reproductiva (Wourms, 1977; Oddone *et al.*, 2007). Hamlett y Hysell (1988) realizaron una descripción detallada de las especializaciones del útero en elasmobranchios demostrando una variedad de adaptaciones estructurales y fisiológicas asociadas con el modo reproductivo utilizado en las especies que estudiaron, donde incluyeron especies ovíparas (*Raja erinacea* y *Raja eglanteria*).

Henningsen (2000) analizó algunos aspectos de la biología reproductiva de *D. americana* en condiciones de cautiverio, determinando que se presentan dos ciclos reproductivos al año. Determinó rangos de gestación de 135 – 226 días, reportando el ancho de disco para organismos neonatos de los 200 a los 340 mm; observó variaciones en el número de crías por hembra, con rangos de 2 a 10 embriones por camada, dependiendo del tamaño de la madre. Almeida *et al.* (2000) llevaron a cabo un estudio con la especie *Urotrygon microphthalmum* en aguas de Maranhão Brasil, donde analizaron aspectos reproductivos encontrando que las hembras alcanzan la talla de madurez a los 23.9 cm de longitud total y los machos a partir de 21.9 cm de longitud total; el número promedio de embriones por útero fue de tres.

Márquez-Farías y Blanco-Parra (2006) describieron la presencia de 24 especies de rayas en las capturas artesanales del Golfo de California, considerando a la raya *Rhinoptera steindachneri* como una de las especies más abundantes en el norte del Golfo de California. Para la misma especie, en esta misma área de estudio Bizzarro *et al.* (2006) estimaron una talla de madurez (70.2 cm ancho de disco), baja fecundidad (una cría por hembra), un prolongado periodo de gestación (11-12

meses), concluyendo que la especie puede ser particularmente susceptible a la explotación.

Y para la especie *Dasyatis dipterura* Smith *et al.* (2007) determinaron el crecimiento y la madurez, considerando que el Golfo de California en Baja California Sur es un área altamente importante para muchas especies de batoideos que se encuentran en la zona como residentes.

2.4 Distribución, biología, edad y crecimiento de los urotrygonidos

Miyake y McEachran (1986) describieron tres nuevas especies del género *Urotrygon*, en base a la morfología externa y características merísticas de *Urotrygon nana*, *U. reticulata* y *U. simulatrix* capturadas en Pacífico Este Tropical.

Tapia-García y Gutiérrez-Díaz (1998) destacaron que las rayas del género *Urotrygon* son componentes muy abundantes en las capturas de la pesca de arrastre de fondo para el Golfo de Tehuantepec entre los estados de Oaxaca y Chiapas. Para la parte sur del Pacífico mexicano Van Der Heiden y Plascencia (1990) describieron los rangos de extensión geográfica de la raya *U. nana* a lo largo del Pacífico. Castro-Aguirre y Espinosa-Pérez (1996) contribuyeron con la redescrición de la raya *U. nana*, la cual ha sido comúnmente confundida con *Urolophus nebulosus* (Garman, 1885) y con *Urotrygon munda*. McEachran *et al.* (1996) realizaron un análisis filogenético de la interrelación entre batoideos incluyendo al género *Urotrygon*.

Pérez-Flores (2002) realizó un primer estudio en el Golfo de Tehuantepec sobre la distribución, abundancia y reproducción de las rayas del género *Urotrygon*, identificando a *U. chilensis*, *U. rogersi*, *U. nana*, *U. munda*, *Urotrygon sp* y *U. aspidura*. Encontrando que la talla de primera madurez para *U. chilensis* fue de 213 mm, con una longitud total máxima de 360 mm.

Ebert (2003) agrupó a las rayas redondas en cuatro géneros con 36 especies descritas a lo ancho del mundo; en aguas de California la familia es representada por una sola especie, aunque durante los períodos de extremadamente cálidos *Urobatis maculatus* y *Urotrygon rogersi* llegan a la zona central de California;

durante el invierno la presencia de estas rayas son menos abundantes, distribuyéndose hacia aguas profundas.

Aspectos sobre la biología de *U. nana* fue descrita por Guzmán-Castellanos (2003) describiendo que la longitud total de primera madurez fue partir de 13.4 cm en machos y 16.6 cm de longitud total en hembras, y sugirió que las crías nacieron de mayo a agosto, con una fecundidad de 1 a 4 embriones por hembra.

Mejía-Mercado (2006) describió aspectos taxonómicos y biológicos de las rayas *U. aspidura* y *U. rogersi* distribuidas en aguas de Colombia, enfocándose en la descripción y comparación morfométrica.

Por su parte Mejía-Falla *et al.* (2012; 2014) consideraron parámetros reproductivos y de edad y crecimiento de *U. rogersi* que describieron que esta especie tiene una velocidad de crecimiento a edades tempranas, no son organismos longevos, alcanzan su talla de primera precozmente, lo que sugiere que son estrategas de tipo “r”, y no “K” como se ha sugerido para todos los elasmobranquios.

Rubio-Lozano (2009) Contribuyó con aspectos reproductivos de *U. chilensis* distribuida en las costas de Sinaloa, México. Encontrando que ambos sexos presentaron un crecimiento alométrico positivo, una talla de primera madurez en hembras a los 14.6 cm de ancho de disco y los machos a los 15.2 cm de ancho de disco. Con un ciclo reproductivo bianual, con tiempos de gestación aproximados de 4 meses y una fecundidad de 1.8 promedio. También encontró que los embriones nacen con una talla de 6.0–9.0 cm de ancho de disco y presentan dos ciclos de nacimiento entre marzo–abril y agosto–octubre.

En estudios recientes, Nava-Nava (2013) contribuyó de manera importante con la descripción de la biología reproductiva de *U. nana*, distribuida en las costas del estado de Sinaloa. Ortiz-Pérez (2014) describió aspectos biológicos de 388 organismos la raya *U. chilensis* como parte de la fauna acompañante, colectadas en un período de siete años.

3. JUSTIFICACIÓN

Los batoideos han sido recurrentes en la captura incidental, dentro de la pesquería del camarón que se realiza en el sureste del Pacífico Mexicano, y la abundancia de estos organismos sigue sin ser reportada a nivel de especie en las estadísticas pesqueras. En este escenario se encuentran las poblaciones de la raya *U. chilensis*, la cual es impactada constantemente por el esfuerzo pesquero de más de 61 cooperativas camaroneras distribuidas en el litoral del Golfo de Tehuantepec.

De acuerdo a la Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza, esta especie se encuentra sin ninguna categoría debido a que los datos existentes sobre su biología resultan insuficientes; por lo tanto, el presente estudio parte del supuesto que una correcta evaluación de su resiliencia ante la presión de pesca, requiere del conocimiento biológico de las especies y de un enfoque cuantitativo. Es por ello que se consideró imperativo describir los aspectos de la historia de vida de la raya *U. chilensis* como su tasa de crecimiento, mortalidad, edades de captura, biología reproductiva y parámetros demográficos por sexo. Esto permitirá estimar el poder de recuperación y predecir cómo cambiara su abundancia, lo cual es crucial para la correcta propuesta de medidas de manejo tendientes a su conservación.

4. OBJETIVOS

4.1 General

Determinar los principales aspectos de la historia de vida de la raya chilena *Urotrygon chilensis* en el Golfo de Tehuantepec, México.

4.2 Particulares

- a. Estimar la captura total y parámetros poblacionales como frecuencia de tallas y proporción sexual para machos y hembras.
- b. Estimar la frecuencia de tallas y proporción sexual para machos y hembras.
- c. Estimar la fecundidad, ciclo reproductivo, período de gestación y talla de primera madurez.
- d. Estimar el crecimiento individual y la estructura de edad por sexos.
- e. Estimar los parámetros demográficos, la sobrevivencia y la mortalidad natural.
- f. Estimar escenarios alternativos asumiendo una mortalidad por pesca.

5. HIPOTESIS

La resiliencia de la población de *Urotrygon chilensis* en el Golfo de Tehuantepec ante la presión de pesca creciente dependerá de las características de su biología reproductiva, crecimiento, estructura de edad, mortalidad natural y aspectos demográficos básicos. Características similares a estrategias “k” probablemente serán incompatibles con la sobrevivencia de la especie con el aumento en la presión de pesca. Al contrario, si posee algunas características similares a los estrategias en “r”, probablemente se traducirán en su persistencia en el Golfo de Tehuantepec, al menos hasta cierto nivel de presión de pesca.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Características del área del estudio

La captura de rayas se realizó en el Golfo de Tehuantepec situado al sur de la costa del estado de Oaxaca, entre las coordenadas 14° 10' y 16° 13' de Latitud Norte, 92° 15' y 95° 55' de Longitud Oeste (Figura 1). Esta área se caracteriza por presentar un clima cálido subhúmedo acompañado de fuertes lluvias durante los meses de mayo a octubre, mientras que en los meses de noviembre a abril se presentan secas (García, 1981). El Golfo de Tehuantepec tiene la particularidad de presentar durante el invierno vientos provenientes del norte denominados “Tehuano”, los cuales son originados por masas de aire continental polar que cruzan el Golfo de México (Tamayo, 1991). Para la misma región se presenta otro fenómeno conocido como “vientos nortes” que a diferencia de los “Tehuano” son menos intensos y se presentan durante los meses de noviembre a febrero, influenciando un área oceánica de la línea de costa hasta los 500 km. Los vientos nortes y Tehuano han sido descritos ampliamente por su importancia en el sistema de surgencias.

Estos vientos actúan sobre las aguas del Golfo de Tehuantepec permitiendo el aumento de la temperatura superficial del mar, provocando un movimiento de las masas del agua fría hasta una profundidad de 50 m. La distribución del viento provoca que la termoclina se acerque o aleje de la superficie, pues como esta llega en forma de chorro hace que existan zonas convergentes, asociando el sistema de surgencias con sistemas de altas presiones que dominan la circulación del Golfo (Lavin *et al.*, 1992).

Después del Golfo de California, el Golfo de Tehuantepec representa la segunda región más importante del país en la captura de camarón, dejando una derrama económica al comercializar especies importantes de camarón como: el blanco (*Litopenaeus vannamei*), el azul (*L. stylirostris*), el café (*Farfantepenaeus californiensis*) y el camarón rojo o cristal (*F. brevirostris*), siendo el camarón café y el blanco las especies que aportan el 44% y 35% respectivamente de las abundancias de la pesca anual (Ramos-Cruz, 2005). La captura de camarón en el

área de estudio se realiza de manera multiespecífica, por medio de redes arrastres de fondo, las cuales capturan todas aquellas especies asociadas al fondo marino (bentónicas) y asociadas a la distribución de las especies de camarón anteriormente mencionadas (Alverson *et al.*, 1994; Hall *et al.*, 2000).

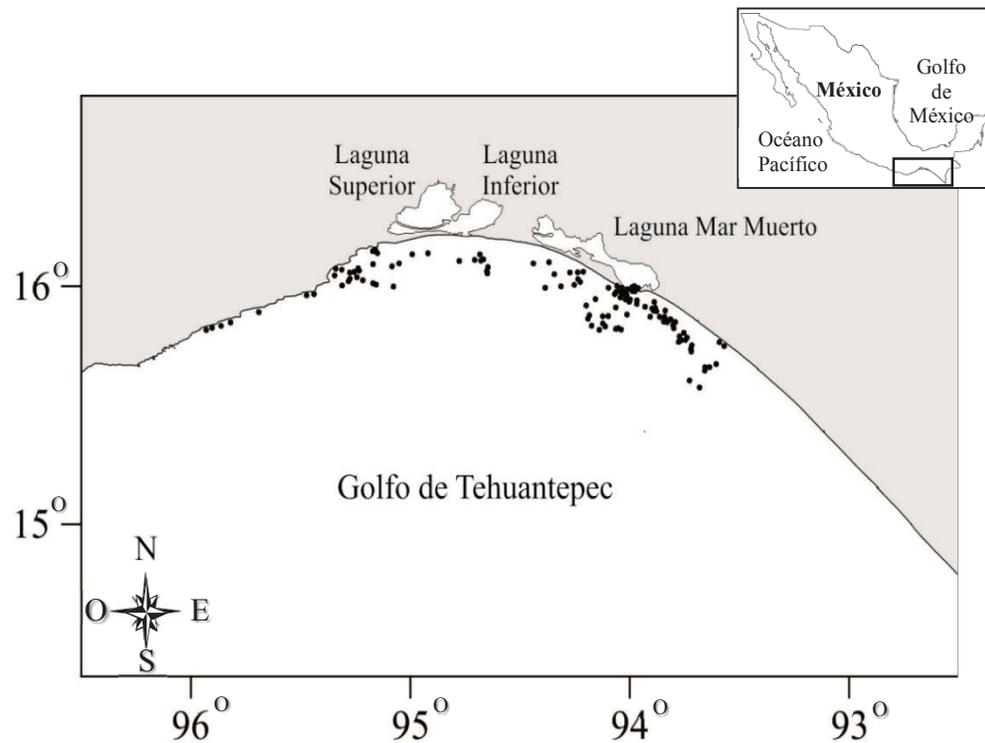


Figura 1. El Golfo de Tehuantepec representó el área de estudio. Los círculos en negro son las estaciones de muestreo en las que se obtuvieron muestras de *U. chilensis* durante el 2012.

6.2 Muestreo

Gran parte del total de rayas analizadas se obtuvieron a través de barcos camareros, así como de la pesca de escama. Durante el período de veda de camarón (julio y agosto), las muestras de rayas se obtuvieron dentro de la prospección de camarón que realizó el Instituto Nacional de Pesca de Salina Cruz, Oaxaca. Datos como: estación de muestreo, profundidad (brazas) y mes de captura durante el 2012, se obtuvieron de cada bitácora de muestreo de las embarcaciones. La mayor parte de la captura se efectuó con redes de arrastre camareras, las cuales estuvieron provistas con luz de malla de 50 mm, 30.5 m de abertura (boca) y una longitud de 30 m. La red fue maniobrada por un “aparejo doble” el cual fue instalado en cada uno de los extremos de la boca de la red, asegurado por una cadena de fierro que colgó de entre las tablas del aparejo; el objetivo fue hacer resistencia contra el agua, asegurando que la boca de la red se mantuviera siempre abierta desde la superficie hasta que tocara fondo durante el arrastre.

El tiempo de la maniobra tuvo una duración de aproximada de una hora, desde que la embarcación fue puesta en marcha y hasta que fue detenida para iniciar la obtención de las redes (Figura 2). Una vez finalizado cada lance de pesca, la captura fue depositada en cubierta, en donde se procedió a separar a las rayas capturadas del resto de la fauna de acompañamiento y del camarón, depositándolas en taras y en costales para ser congeladas a una temperatura de 10°C y evitar su descomposición. El procesamiento básico de muestras de cada mes fue realizado en su totalidad en el Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP-Salina Cruz) del Instituto Nacional de Pesca (INAPESCA). El trabajo final se concluyó en los laboratorios de Recursos Néctónicos y Ecología de Arrecifes así como en el de Ictiología del Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S. C., (CIBNOR).

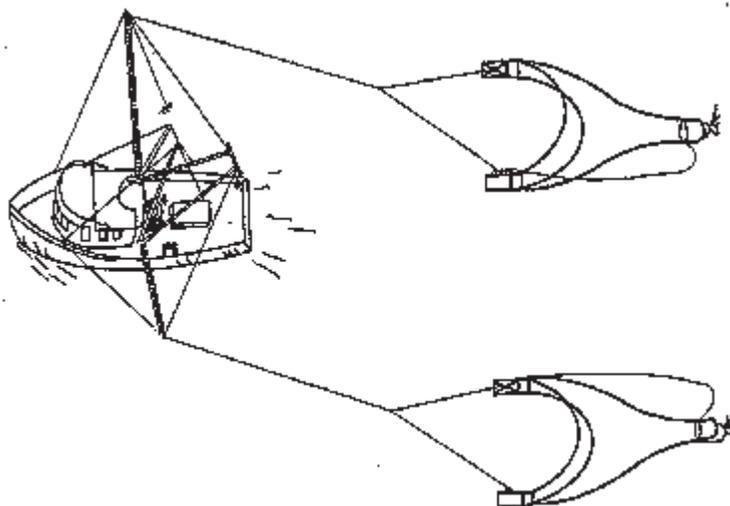


Figura 2. Red de arrastre de fondo, con doble aparejo utilizado en las faenas de captura de camarón en el Golfo de Tehuantepec, Oax. (INAPESCA, 2006).

6.3 Procesamiento de muestras

A los organismos capturados de la raya *U. chilensis* se les determinó el sexo de acuerdo con la presencia de órganos copuladores llamados gonopterigios presentes en machos y ausentes en hembras (Figura 3a). Los gonopterigios fueron medidos con un vernier electrónico marca Caliper con precisión de 0.1 mm. Con una cinta métrica se tomaron las siguientes medidas: longitud total (Lt) de la punta del rostro al extremo final de la aleta caudal, longitud del disco (LD) medida de la punta del rostro al borde posterior del disco y ancho del disco (AD) considerado como la distancia del borde derecho al borde izquierdo del cuerpo (Figura 3b).

Se realizó una descripción, medición y relación de variables morfométricas asociadas al desarrollo de las rayas tal como: Ancho del ovario (AO), diámetro del ovocito (Dovo), longitud de la glándula oviducal (LGO), ancho de útero izquierdo (AUI), ancho de útero derecho (AUD), longitud total del útero izquierdo (LUI), longitud total del útero izquierdo (LUD), longitud total de embriones (LtE).

El peso se registró en gramos (g) mediante una balanza granataria digital. Una vez medidos y pesados los organismos se les realizó un corte ventral longitudinal, con el objetivo de caracterizar y extraer: útero, glándula oviducal, ovocitos, testículos,

órgano epigonal y embriones. Cuando el tamaño y estado de cada estructura lo permitió, se midieron con un vernier digital con precisión de 0.1 mm; algunas estructuras fueron fijadas en formol al (10%) y el resto en alcohol a 75% para su preservación. Todas las medidas y análisis en machos y hembras se evaluaron en función de la longitud total (Lt).

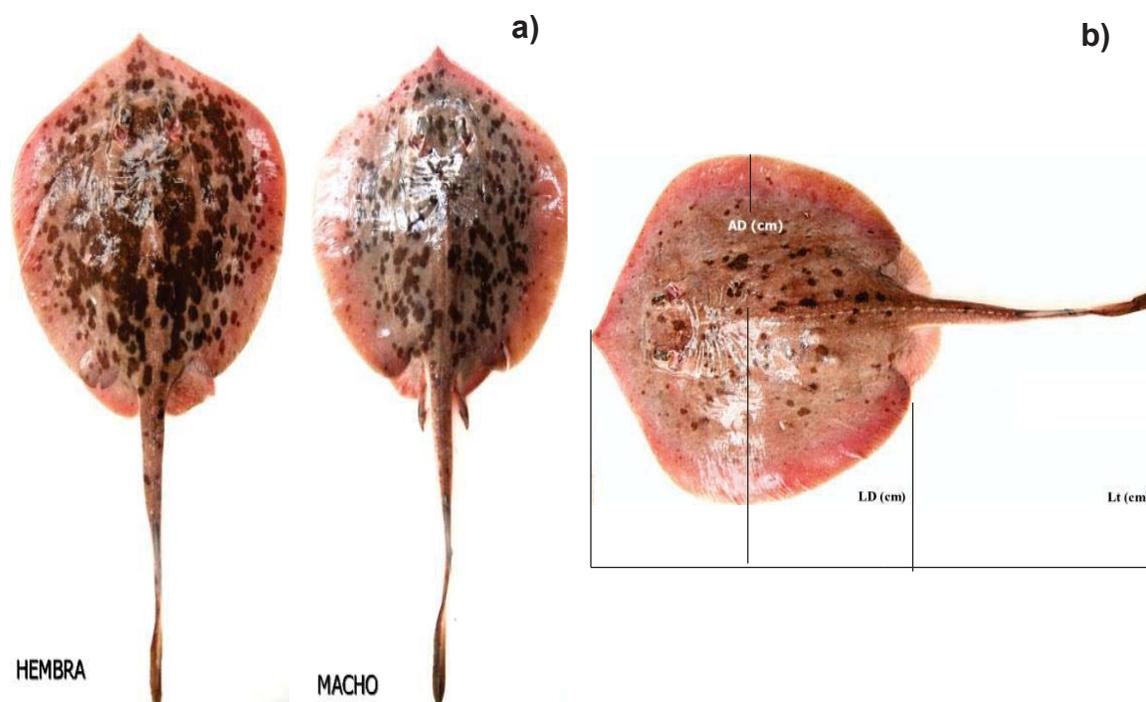


Figura 3. a) Organismos adultos de una hembra y macho, b) ancho de disco (AD), longitud de disco (LD) y longitud total (Lt) en *U. chilensis*. Foto: Guzmán-Castellanos AB.

6.4 Determinación del estado desarrollo

Machos y hembras fueron considerados inmaduros recién nacidos cuando presentaron cicatriz de nacimiento, estómago con remanencia de alimento y sin vitelo, la asignación del grado de madurez se realizó de acuerdo a la condición de los órganos reproductivos, con estados específicos y modificados de Hamlett (1999; 2005), Stehmann (2002).

Machos inmaduros: machos con órganos copuladores o gonopterigios pequeños y flexibles, los cuales no sobrepasaron las aletas pélvicas. Del mismo modo los

testículos y ductos deferentes fueron poco desarrollados.

Machos maduros: presentaron gonopterigios calcificados, que pueden ser rotados hacia la parte anterior sin doblarse sobrepasando las aletas pélvicas. Los testículos llegan a ser más largos y anchos en las últimas etapas de desarrollo, y se diferencia el órgano epígona, con lóbulos vascularizados

Hembras inmaduras: ovario y útero se encontraron poco desarrollados, aunque suele encontrarse vitelo y la glándula oviducal es poco visible.

Hembras maduras: Con ovocitos, estos fueron descritos de acuerdo al grado de vascularización y coloración, así como a la presencia y ausencia de vitelogénesis, donde ovocitos previtelogénicos se identifican por su color transparente, y aquellos que fueron vitelogénicos presentan una coloración amarilla más intensa. Se observó la condición del ovario, ovocitos y úteros, esperando encontrar para este estado el desarrollo máximo de dichas estructuras. Se describió la condición de los úteros y el grado de desarrollo de los trofonemas (vellosidades de la parte interna del útero que tienen la función de secretar los lípidos y proteínas que nutren a los embriones.

6.5 Análisis de la captura

6.5.1 Distribución por sexo y mes de muestreo

Con el propósito de identificar el uso del hábitat en cuanto al desplazamiento vertical, se identificó la profundidad de captura para *U. chilensis* la cual fue obtenida en brazas y transformada a metros para el análisis de los datos, estas profundidades fueron proporcionadas para cada mes de muestreo y analizadas de acuerdo al estado de madurez previa identificación (maduros e inmaduros).

La distribución de captura total para organismos de acuerdo a su estado de madurez se comparó mediante una prueba de Mann-Whitney (Zar, 1996):

$$U_1 = n_1 n_2 + \frac{n_1(n_1 + 1)}{2} - R_1 \quad (1)$$

donde: $R_1 =$ Es la suma de rangos, n_1 y $n_2 =$ son el número de observaciones.

La distribución mensual de captura se comparó mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1996):

$$H = \frac{\sum_{i=1}^k n_i (\bar{R}_i - \bar{R})^2}{N(N+1)} \quad (2)$$

donde: n_i es el número de observaciones en el grupo i . \bar{R}_i promedio de todos los rangos, dado explícitamente por $(N+1)/2$.

Una prueba de comparación múltiple de acuerdo al método de Dunn para datos no paramétricos (Zar, 1996) fue probada en caso de encontrar diferencias significativas entre la distribución de organismos maduros e inmaduros de ambos sexos:

$$Q = \frac{\bar{R}_B - \bar{R}_A}{SE} \quad (3)$$

donde: Q es estadístico de Dunn, \bar{R}_A y \bar{R}_B son el rango medio del grupo A $SE =$ es el error estándar.

Para evaluar las variaciones respecto de la captura total, entre machos y hembras, se aplicó un análisis de contingencia usando la Chi-cuadrada, al 95% de confianza (Zar, 1996):

$$X^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(O_i - e_i)^2}{e_i} \quad (4)$$

donde: X^2 es el estadístico de Chi-cuadrado, O_i es el valor o frecuencia observada y e_i es el valor o frecuencia esperada ($n \cdot 0.5$).

6.6 Estructura de la población

6.6.1 Relaciones morfométricas

La biología del desarrollo asignado para cada raya se basó en medidas y relaciones morfométricas previamente descritas; en el caso de las relación de Lt y del AD con respecto al peso de cada organismo, se estimó el valor de la pendiente a través de una una transformación logarítmica base 10, mediante el análisis de regresión lineal se estimaron los valores de los parámetros a y b de acuerdo a lo propuesto por Steel y Torrie (1988).

$$\log(P) = \log(a) + b \log(LT) \quad (5)$$

Un valor de pendiente igual a 3, describió una relación isométrica en el que la proporción del organismo se mantiene constante en una escala de tiempo; un valor de pendiente diferente de 3, describió una relación de tipo alométrico en donde una proporción cambia a través del tiempo (Pereiro, 1993). El tipo de alometría se probó mediante una prueba de *t* de Student (Zar, 1996):

$$t = \frac{b_1 - 3}{Sb_1} \quad (6)$$

donde: b_1 = pendiente, Sb_1 = error estándar de la pendiente.

En caso de encontrar diferencias significativas en la relación de la Lt, LD, AD vs el peso se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA).

6.6.2 Estructura de tallas

La estructura de tallas se obtuvo a través de histogramas de frecuencia, en caso de encontrar diferencias significativas entre machos y hembras, se procedió a realizar una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1996).

$$D = \text{Max} |F(Y1) - F(Y2)| \quad (7)$$

donde: $F(Y1)$ y $F(Y2)$ es la frecuencia acumulada relativa.

6.6.3 Proporción sexual

La proporción de sexos se estimó estableciendo una relación 1:1 entre el número de hembras dividido entre el número de machos (Zar, 1999). Dicha relación se probó mediante una prueba de Chi-cuadrada (χ^2) (Zar, 1999), con un nivel de significancia del 95% (Ec. 4). Esta proporción sexual se ajustó por medio de una regresión no paramétrica polinomial ponderada localmente (Arocha *et al.*, 1999; 2010), con el objetivo de que cada punto de los datos fuera ajustado a un polinomio, cuyo valor en la variable dependiente está cerca del punto al cual se está estimando su valor. Se utilizó un parámetro de suavización λ para controlar la flexibilidad de la función de regresión. Valores altos de λ producen una función mínima de ondulación como respuesta a la fluctuación de los datos. En caso contrario, los valores pequeños de λ producen una función muy cercana a los datos (Cleveland y Devlin, 1988) mostrando la proporción de hembras/machos que predominó por trimestre durante el período de muestreo.

6.7 Biología reproductiva

6.7.1 Sistema reproductor

El desarrollo de testículos y gonopterigios (gonop) en machos se relacionó con la longitud total de cada organismo, en las hembras esta relación se estimó con la longitud de la glándula oviducal (GOv) y el crecimiento del útero (U); para determinar si crecieron proporcionalmente se comprobó a través de una regresión lineal (Simpfedorfer, 1992):

$$Y = \alpha + \beta * Lt \quad (8)$$

donde: Y es la longitud de testículos, gonop, GO y U; α y β son constantes y Lt es la longitud total de cada organismo.

6.7.2 Fecundidad

Se describió la fecundidad considerando la presencia de ovocitos encontrados en el ovario. Para comprobar la condición ovárica, el número de ovocitos se relacionó con la talla materna Lt (cm); y se probó mediante una regresión lineal (Ec. 8) donde Y fue el diámetro de ovocito. Y la fecundidad uterina consideró el número de embriones encontrados en ambos úteros por hembra y al igual que en el caso anterior, la relación se probó mediante un análisis de regresión entre la talla materna Lt (cm) vs número de embriones la cual, se calculó a través de una relación lineal (Ec. 8); los resultados fueron graficados y una prueba chi-cuadrada descrita anteriormente (Ec. 4) mostró la proporción sexual embrionaria.

6.7.3 Condición reproductiva en hembras

Se trató de identificar un posible ciclo de ovulación, registrando los ovocitos de mayor tamaño de cada hembra, analizando la media de cada mes de muestreo con el fin de evaluar el desarrollo e identificar posibles periodos de ovulación, además se consideró una serie de tiempo a lo largo de los meses de muestreo.

- a) El período de gestación se describió de acuerdo a la condición de la talla embrionaria encontrada en las primeras etapas de desarrollo, hasta el tiempo en que estos se encontraron completamente definidos, y descritos como la talla máxima embrionaria por mes de muestreo. La talla de cada embrión se correlaciono con las medidas morfométricas del AD y Lt para detectar posibles diferencias durante el desarrollo y se probó por una relación lineal (Ec. 8).
- b) Se identificó el tamaño más pequeño de los organismos de vida libre y se comparó con la talla máxima embrionaria encontrada, para determinar la época y talla de nacimiento a lo largo del período anual.

6.7.4 Talla de primera madurez

Dado que la aportación de las hembras en una población es la que contribuye directamente al reclutamiento anual, y al mantenimiento en el equilibrio de la proporción, se consideró importante estimar la talla mínima de primera madurez en las hembras de *U. chilensis*, de acuerdo a los datos binomiales (0-inmaduras; 1-maduras) mediante cuatro hipótesis, las cuales fueron seleccionadas basadas en su uso y prevalencia para la estimación de la talla de primera madurez de los diferentes estudios en biología reproductiva en elasmobranquios (White y Potter, 2005; Licandeo *et al.*, 2006; White y Dharmadi, 2007; Smith *et al.*, 2007; Grijalba-Bendeck *et al.*, 2008; Rubio-Lozano, 2009; Moreno *et al.*, 2010; Trinnie *et al.*, 2012; Jirik y Lowe, 2012; Ramírez-Mosqueda *et al.*, 2012; Rossouw, 2014; Ortiz-Pérez, 2014).

Tres de estas relaciones describieron una función logística: Richards (1959); Bakhayoho (1983) y Brouwer y Griffiths (2005). La relación propuesta por Gompertz (1825) describió una función sigmoidea (Tabla I). Para todos los casos L_i fue considerada como la proporción de rayas maduras dentro de la clase de talla i ; L_{50} fue la talla en la cual el 50% de las hembras de la población se encontraron sexualmente maduras.

En el caso particular del modelo de Bakhayoho la talla de primera madurez L_{50} fue estimada como $L_{50} = -a/b$ y el resto de los parámetros de los modelos fueron descritos en la tabla I.

Tabla I. Modelos candidatos para la estimación de la talla de primera madurez en hembras de la raya *U. chilensis* durante 2012 en el Golfo de Tehuantepec, México.

Modelo	Formulación	Parámetros	Ec.
Gompertz (1825)	$L_i = \exp^{-\exp^{-\theta(L_{Ti}-L_{50})}}$	θ = Tasa a la que la madurez sexual es alcanzada.	(9)
Richards (1959)	$L_i = [1 - (1 - m)\exp^{-k(L_i-L_{50})}]^{1/(1-m)}$	m y k = Parámetros a estimar	(10)
Brouwer y Griffiths (2005)	$L_i = \frac{1}{1 + \exp^{-(L_{Ti}-L_{50})/\alpha}}$	α = Es la amplitud de la ojiva de madurez.	(11)
Bakhayoho (1983)	$L_i = \frac{1}{1 + \exp^{(\alpha+\beta*L_i)}}$	α y β = constantes del ajuste de regresión, que definen la forma y posición de la curva.	(12)

6.7.4.1 Estimación de parámetros

Los parámetros de los modelos (Richards; Bakhayoho; Brouwer y Griffiths y Gompertz) fueron definidos como p_i , los modelos candidatos a la longitud-talla de primera madurez fueron ajustados cuando el logaritmo de verosimilitud $-\ln L$ fue minimizado mediante el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter *et al.*, 1996), asumiendo la siguiente función de probabilidad para una distribución binomial:

$$-\ln L = -\sum_{i=1}^n \left[m_i * \ln\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) + n_i * \ln(1 - p_i) + \psi \right] \quad (13)$$

donde: m_i , es el número de hembras maduras en la clase de talla i , y n_i , es el tamaño de la clase de talla i . El coeficiente binomial fue representado por $\psi = \ln\left(\frac{n_i}{m_i}\right)$ (Brower y Griffiths, 2005).

6.7.4.2 Intervalos de confianza (IC)

Los intervalos de confianza para cada uno de los parámetros de los modelos candidatos de la talla de primera madurez, fueron estimados considerando una co-

variación entre ellos (Hilborn y Walters 1992). Por lo que se utilizó una rutina de simulación conocida como Monte Carlo. Por consiguiente se asumió que los datos simulados tuvieron las mismas propiedades estadísticas que los datos originales (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014) los cuales fueron simulados 2,000 veces.

Dado que esta técnica de análisis, también se reconoce como un estimador consistente por simulación (Gelman *et al.*, 1995), se estimó el sesgo (B) de los parámetros, utilizando como valor de referencia la mediana de las salidas de la simulación Montecarlo (Punt y Hilborn, 1996). La desviación estándar (sd) de las simulaciones se consideró un estimador del error estándar (SE) de los θ_i estimados. Una vez conocidos el valor promedio (\bar{x}) y la desviación estándar, se estimó el coeficiente de variación (CV) como $CV = sd/\bar{x}$ (Deriso *et al.*, 1985). El sesgo (B) y el porcentaje de sesgo ($\%B$) fueron estimados como $B = \bar{x} - \theta_i$ y $\%B = (\bar{x} - \theta_i)/\bar{x}_i \times 100\%$ (Jacobson *et al.*, 1994). Los intervalos de confianza fueron descritos por Haddon (2001):

$$\kappa = \Phi^{-1}\Lambda \quad (14)$$

$$I = \Phi(2\kappa \pm 1.96) \quad (15)$$

donde: Λ es la fracción de las simulaciones que son más pequeños que los parámetros originales estimados, Φ^{-1} representa el probit definido como el estándar inverso de la función de distribución normal acumulada, κ es el valor constante representando el probit transformado de Λ , y finalmente Φ es la función de distribución normal acumulada. 1.96 es el valor crítico ($\alpha < 0.05$).

6.7.4.3 Criterio de selección del modelo (AIC)

El criterio para seleccionar el mejor modelo que describió la relación en la talla de primera madurez, se basó en la teoría de la información de Akaike (Akaike, 1973) (AIC, Akaike information criterion). Esta se basa en la distancia Kullback-Leibler que mide la aproximación del modelo calculado con los datos reales, seleccionando así el mejor modelo candidato (Katsavenakis, 2006; Katsavenakis y Maravelias, 2008). Este enfoque jerarquiza los modelos basados en el valor del AIC comparando este valor entre los modelos candidatos. Aquel modelo que resulta con el valor más bajo

es el modelo candidato más conveniente (Cailliet *et al.*, 2006; Romine *et al.*, 2006; Griffiths *et al.*, 2010). La premisa más importante del método del *AIC* es que penaliza la cantidad de parámetros de cada uno de los modelos, basándose en el principio de parsimonia; es decir, existe un criterio basado en la bondad de ajuste del modelo a los datos, definido a través de la función objetivo de verosimilitud, al mismo tiempo existe una penalización asociada a la cantidad total de parámetros del modelo. En consecuencia se esperaría un mejor ajuste del modelo a los datos, en la medida que disminuye el número de los parámetros. El *AIC* equilibra adecuadamente estos dos componentes, y su resultado final es un criterio cuantitativo para la selección de modelos (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014).

La selección del mejor modelo basado en el *AIC* para describir la talla de primera madurez en la especie de estudio se consideró como:

$$AIC = (2 * -\ln L) + 2\theta_i \quad (16)$$

donde: θ_i es el número de parámetros por estimar y n es el número de observaciones (datos).

La diferencia del *AIC* fue obtenida para cada uno de los cuatro modelos candidatos:

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min} \quad (17)$$

dónde los modelos con un $\Delta_i < 2$ fueron considerados correctos estadísticamente, modelos con un Δ_i entre 4-7 fueron considerados como aceptables aunque tienen un soporte estadístico menor, y los modelos con un $\Delta_i > 10$ no tienen soporte estadístico (Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004; Hobbs y Hilborn, 2006).

El peso de Akaike (w_i) estimó la evidencia a favor de cada modelo a la talla de primera madurez del grupo de modelos (Akaike, 1973; Buckland *et al.*, 1997; Burnham y Anderson, 2002):

$$w_i = \frac{\exp(-0.5 \times \Delta_i)}{\sum_{k=1}^n \exp(-0.5 \times \Delta_k)} \quad (18)$$

Siguiendo la aproximación de la inferencia del multimodelo se estimó el valor promedio de la talla de primera madurez, como peso promedio usando los cuatro modelos candidatos con la predicción del peso de cada modelo candidato por w_i :

$$\hat{\theta}_i = \sum_{i=1}^n w_i \times L_{50} \quad (19)$$

donde: $\bar{\theta}$ es el valor promedio que se requiere estimar, $\hat{\theta}_i$ es el valor estimado multiplicado, w_i es el valor ponderado de Akaike para cada modelo i .

En este estimador se asumió que el valor del parámetro $\hat{\theta}_i$ correspondió a un valor esperado que cruza sobre todos los modelos donde el valor de $\bar{\theta}_i$ fue estimado de manera individual para cada modelo es decir, este procedimiento explica que el valor de $\hat{\theta}_i$ es mejor que aquel estimado para $\bar{\theta}_i$, sin importar si el valor de $\bar{\theta}_i$ correspondió al modelo candidato con el mejor valor del $AIC_{c,min}$. Esto implica una corrección al valor de $\bar{\theta}_i$ que mejora el valor del parámetro. Una vez estimado $\hat{\theta}_i$ se puede valorar su intervalo de confianza con base en la siguiente ecuación (Burnham y Anderson, 2002):

$$SE(L_{50}) = \sum_{i=1}^n w_i \times \left[\left(\text{var} \frac{L_{50}}{g_i} \right) + (L_{50} - \hat{\theta}_i)^2 \right]^{1/2} \quad (20)$$

donde: $\text{var} \frac{L_{50}}{g_i}$ corresponde a la varianza estimada de L_{50} de acuerdo con el ajuste de cada modelo candidato analizado a la talla de primera madurez g_i .

6.8 Edad y Crecimiento

6.8.1 Relación radio vertebral vs longitud total

La raya chilena presenta vértebras torácicas, precaudales y caudales, siendo las torácicas las que presentaron una mayor calcificación y mayor diámetro (Figura 4) por lo que fueron seleccionadas para el análisis y determinar si el crecimiento de la vértebra fue proporcional al crecimiento corporal, y si las vértebras resultaron ser estructuras apropiadas para estimar los parámetros de crecimiento. La segunda vértebra torácica de cada organismo se midió al milímetro más cercano mediante un vernier digital con precisión de 0.1 mm (Figura 5). Los coeficientes de la ecuación $Y = a + Lt^b$ se estimaron a través del método de mínimos cuadrados y la relación entre las variables se evaluó mediante la tasa de determinación (R^2) (Zar, 1999). Una relación positiva significativa indicó que las vértebras en esta especie fueron estructuras apropiadas para la estimación de los parámetros de crecimiento.

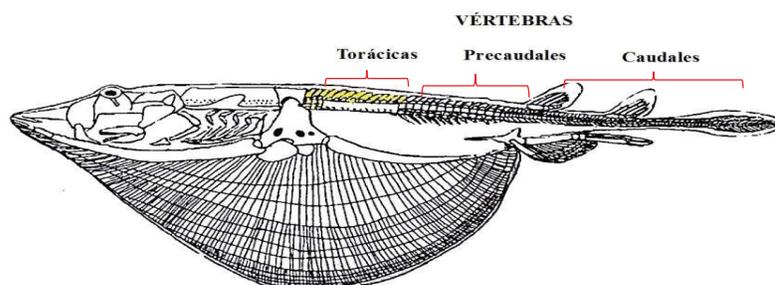


Figura 4. Principales estructuras esqueléticas (Compagno, 1999). La sección vertebral utilizada para *U. chilensis* se marca de color amarillo.

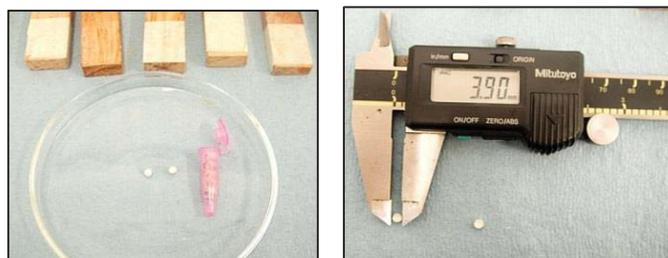


Figura 5. Medición diámetro de las vértebras torácicas de la raya *U. chilensis*.

6.8.2 Lectura de bandas de crecimiento

Para facilitar la lectura de las bandas de crecimiento se realizaron cortes sagitales a las vértebras, estos cortes se obtuvieron por medio de una cortadora de baja velocidad ISOMET-Buehler, empleando cuchillas de punta de diamante de 4 pulgadas y 16 mm de diámetro (Figura 6a). Para poder realizar los cortes sagitales a cada vértebra, estas se colocaron sobre una base de madera (4 cm x 2 cm), cuidando orientar cada estructura de modo tal que el corte no coincidiera con el espacio intervertebral. Se agregó una gota de resina epoxica 105 y un endurecedor 205 WestSystem para adherir cada vértebra a la madera dejándolas secar a temperatura ambiente por espacio de 24 horas (Figura 6b, c). La estandarización del grosor del corte se determinó en base a la manipulación de la cortadora y al tamaño de cada vértebra teniendo un protocolo de inicio entre 0.3 y 0.5 mm de grosor

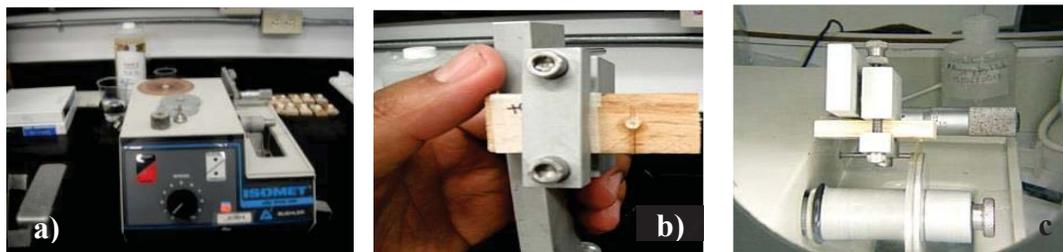


Figura 6. a) Cortadora empleada para los cortes vertebrales, b) montaje de vértebras, c) cortes longitudinales a las vértebras de *U. chilensis*.

De cada sección vertebral obtenida se identificó el cuerpo calcáreo (CC), la zona intermedialia (INT), el foco (F), el borde vertebral (BV) (en formación o completamente formado), una banda hialina (BH) y una banda opaca (BO), así como la marca de nacimiento (MN) la cual supone un cambio de ángulo del cuerpo calcáreo respecto a la intermedialia. Este cambio es el resultado del paso de la fase intrauterina a la de vida libre o de nacimiento (Walker y Ebert, 1991) (Figura 7).

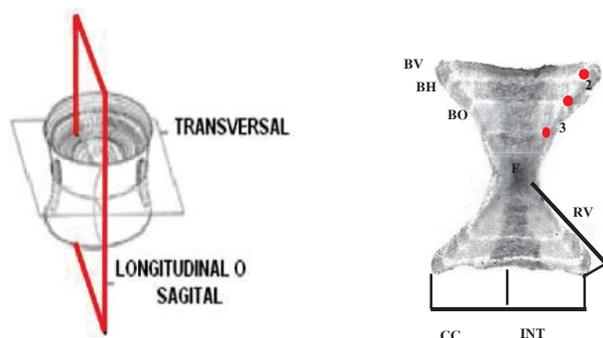


Figura 7. Corte longitudinal de la vértebra de una hembra de *U. chilensis*. BV: Borde vertebral; BO: banda opaca; BH: banda hialina; CC: Cuerpo calcáreo; INT: Intermedialia; MN: Marca de nacimiento; RV: Radio vertebral; F: Foco; 3 bandas hialinas (puntos en rojo). Foto: Guzmán-Castellanos AB

6.8.3 Asignación de la edad

Se realizaron conteos o lecturas de todas las secciones vertebrales obtenidas, en dichas secciones se identificaron pares de bandas (opacas y hialinas) las cuales han sido descritas en elasmobranchios para la asignación de la edad. Bajo el supuesto, de que una banda hialina está asociada a un crecimiento lento, ocurrido durante el invierno; y una banda opaca refleja un crecimiento rápido, sucedido durante el verano (Cailliet *et al.*, 2006; Branstetter y McEachran, 1986). El protocolo para la asignación de edad correspondió al número total de pares de bandas, cada banda hialina fue considerada como un año de edad cuando estuvo acompañada de una banda opaca (Cailliet y Goldman, 2004). Dicha asignación se realizó por conteos independientes (2 veces) por dos diferentes lectores sin previo conocimiento del sexo, mes de captura, ni talla del organismo. Un criterio de lectura entre los lectores fue establecido basándose en: a) en caso de encontrar bandas hialinas superpuestas (dobles o triples) estas fueron leídas como una sola banda siempre y cuando el patrón de distancia entre ellas no concordara con bandas anteriores o posteriores y se presentaran acompañada de una banda opaca, b) no incluyendo la marca de nacimiento dentro de la determinación de edad e iniciando el conteo del primer año de edad con una banda contigua a esta banda de nacimiento y c) aquellas bandas que no fueron legibles por presentar alguna deformidad en su estructura o el corte fue muy grueso, fueron descartadas.

6.8.4 Precisión y sesgo

Al realizar los conteos sobre un mismo corte vertebral existió la posibilidad de generar una alta variabilidad entre las asignaciones de edad de cada lector; para disminuir este sesgo y con el fin de detectar diferencias sistemáticas entre los lectores, se efectuó un análisis de regresión lineal simple entre las lecturas realizadas por cada lector (Campana *et al.*, 1995) Para evaluar la precisión en la determinación de la edad entre los lectores se utilizó la técnica del Porcentaje de Error Promedio (PEP) también conocido como Average Percent Error (APE) que evalúa la precisión de las lecturas (número de incremento que identifica cada lector) y la cual toma de acuerdo a Beamish y Fournier (1981) los siguientes supuestos: a) la variabilidad en las lecturas de cada organismo abarca todos los grupos de edad y se expresa en términos relativos, b) todas las fuentes de variabilidad serán iguales así como todos los diseños experimentales. Es decir, que no hay diferencias en el número de veces que la muestra sea leída y multiplicada por 100 se convierte en el porcentaje de error promedio para el j -ésimo organismo expresada de la siguiente forma:

$$\frac{1}{N} = \sum_{i=1}^R \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right] \quad (21)$$

donde: N es el número de muestra, R es el número de veces que se leyó cada muestra, x_{ij} es la i -ésima determinación de edad para el j -ésimo organismo y x_j es el promedio de las edades calculadas para el i -ésimo organismo.

En donde el conjunto de estimaciones de edad con el índice más bajo resultó ser el más preciso (Beamish y Fournier, 1981). Para obtener una mejor precisión en la repetición de las lecturas se usó el método de Chang (1982), el cual calcula el coeficiente de variación (CV).

$$X_j = \sqrt{\frac{(\sum (X_{ij} - X_j)^2)}{(R-1)}} \cdot \frac{1}{X_j} \quad (22)$$

donde: V_j es el coeficiente de variación para el j -ésimo organismo, R es el número de veces que ha sido leída o determinada la edad, X_{ij} es la i -ésima determinación para el j -ésimo organismo y X_j es la edad promedio calculada para el j -ésimo organismo.

Un porcentaje de acuerdo fue propuesto para la estimación entre las lecturas de un mismo lector y entre la lectura del lector 2. En la técnica denominada “Percent reader agreement) (PA) se calculó el PA para las lecturas con concordancia de más o menos 1 año (PA+/- 1 año), 2 PA+/- 2 año) y hasta 5 PA+/- 5 años) para un mismo lector y entre lectores.

$$PA = \left(\frac{LI}{Lt} \right) \times 100 \quad (23)$$

donde: LI es el número total de lecturas iguales y Lt el número total de lecturas realizadas para cada muestra.

6.8.5 Validación de la edad

El análisis MIR (Marginal Increment ratio por sus siglas en inglés) (Licandeo *et al.*, 2006) conocido también como tasa o proporción marginal, es un método indirecto para verificar la periodicidad temporal en la formación (deposición) de las bandas de crecimiento. Para poder llevar a cabo este análisis se realizó una observación a los cortes vertebrales mediante un estereoscopio Leica MS5 con sistema de cámara digital Leica DC150 de 8.0 megapíxeles de resolución, zoom óptico gran angular compacto de 3.6x aumentos y zoom digital de 4x aumentos conectado a un monitor LCD de computadora, al mismo tiempo se identificó el radio vertebral (RV) (longitud a partir del foco al borde vertebral), la distancia del foco a la penúltima banda hialina formada (R_n) y la distancia del foco a la última banda hialina (R_{n-1}) (Figura 8). Las medidas utilizadas para el MIR fueron obtenidas con imágenes digitalizadas con el software AxioVision Rel. Versión 4.6 en el laboratorio de Biología y Oceanografía Pesquera del CICIMAR.

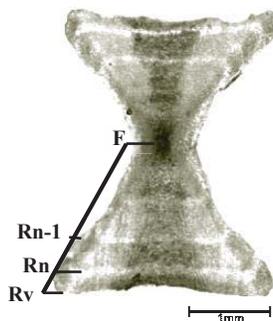


Figura 8. Corte longitudinal de la vértebra de una hembra de *U. chilensis*. F: Foco; RV = Radio vertebral; Rn = distancia del foco a la última banda completa; Rn-1 = distancia del foco a la penúltima banda formada. Foto: Guzmán-Castellanos AB

Para corroborar la frecuencia de la formación de bandas de crecimiento en las vértebras de la raya *U. chilensis* el MIR:

$$IM = \left(\frac{(R-Rn)}{(Rn-Rn-1)} \right) \quad (24)$$

donde: R es el radio vertebral, Rn es la distancia del foco a la última banda completa y Rn-1 es la distancia del foco a la penúltima banda formada.

6.8.6 Estimación del crecimiento

El modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938) ha sido ampliamente utilizado para describir los cambios en la talla de un organismo a través del tiempo, siendo más extensamente aplicado en vertebrados como los peces (Pardo *et al.*, 2013). Sin embargo, se debe tener en cuenta que en la mayoría de los elasmobranchios se presenta un desarrollo placentario. Esto significa que el crecimiento asintótico y continuo descrito por el modelo de von Bertalanffy, puede no resultar ser el mejor modelo. Como una alternativa a este modelo, en el presente estudio se consideraron diez modelos candidatos de crecimiento individual para machos y hembras de *U. chilensis* estos fueron: el modelo de crecimiento de Gompertz (MG) y Gompertz dos parámetros (MG2); el modelo de Gompertz dos fases (MG2F) (Ricker, 1979); el modelo logístico (ML) y el logístico dos parámetros (ML2) (Ricker, 1979); von Bertalanffy tres parámetros (MG), von Bertalanffy dos parámetros

(MVB2) y el modelo Bifásico (con 5 parámetros) (MB) el cual es una modificación de la versión del modelo de VBGM; y el modelo generalizado de Schnute (4 parámetros) en dos versiones (MSCH1) y (MSCH2) (Schnute, 1981) (Tabla II y III). Algunos de estos modelos incorporaron una talla de nacimiento con el parámetro (L_0), mejor descrito como el promedio teórico de la longitud cuando la edad es cero en lugar del parámetro (t_0) (Fabens, 1965; Cailliet *et al.*, 2006).

Esta modificación en el parámetro L_0 toma en cuenta las siguientes consideraciones: a) el valor de L_0 es conocido, consecuentemente es un valor fijo en el modelo de crecimiento (Pardo *et al.*, 2013), b) L_0 es conocido, pero hay un rango observado de valores, consecuentemente es estimado con una restricción (p. *ej.* la talla embrionaria mayor, y la talla menor de un recién nacido) (Henningsen y Leaf, 2010), y c) si L_0 es desconocido, entonces el parámetro puede ser estimado (Matta y Gunderson, 2007). Esta aportación permite entonces ajustar el valor de L_0 a la talla de nacimiento y representa la oportunidad para salvar un grado de libertad en el proceso de ajuste, y como consecuencia modelos de crecimiento individual, pueden incorporar la estimación de dos parámetros solamente (Neer *et al.*, 2005; Braccini *et al.*, 2007; Pierce y Bennett, 2010). Los modelos de crecimiento que asumen una curva sigmoide como el modelo de Gompertz y el modelo Logístico, poseen dos curvas horizontales que asumen un tipo de crecimiento exponencial con un punto de inflexión. En el caso de los modelos generalizados como el modelo de Schnute, sugieren algunas ventajas en la modelación como: a) los parámetros tienen una interpretación biológica, b) los parámetros son estadísticamente estables y no muestran co-variación y c) los sub-modelos son estimados basados en los valores límites de los parámetros (p. *ej.* el modelo puede describir una curva tipo-S con una talla asintótica y el punto de inflexión cruzar el eje del tiempo a la edad 0) (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014) (Tabla II y III).

Tabla II. Modelos de crecimiento individual propuestos para la estimación del crecimiento en machos y hembras de la raya *U. chilensis*.

Modelos de crecimiento	Acrónimo	Formulación	Ec.
Gompertz tres parámetros	MG	$L_T = L_\alpha (e^{-e^{-\kappa(t-t_0)}})$	(25)
Gompertz dos parámetros	MG2	$L_T = L_0 e^{k(1 - e^{-at})}$	(26)
Gompertz dos fases	MG2F	$L_T = L_0 (e^{G(1 - e^{(kt)})})$, $G = \ln(L_\alpha/L_0)$	(27)
Logístico tres parámetros	ML	$L_T = L_\alpha / (1 + e^{-\kappa(t-t_0)})$	(28)
Logístico dos parámetros	ML2	$L_T = L_\alpha / \left(1 + \left(\frac{L_\alpha}{L_0}\right) (e^{-\kappa t})\right)^{-1}$	(29)
Von Bertalanffy tres parámetros	MVB	$L_T = L_\alpha (1 - e^{-\kappa(t-t_0)})$	(30)
Von Bertalanffy dos parámetros	MVB2	$L_T = L_\alpha - (L_\alpha - L_0) e^{-\kappa t}$	(31)
Modelo bifásico dos fases	MB	$L_T = L_\alpha (1 - e^{-kA_t(t-t_0)})$, $A_t = 1 - h/(t - t_h)^2 + 1$	(32)
Schnute ($a \neq 0$, $b \neq 0$)	MSCH1	$L_T = \left[\gamma_1^b + (\gamma_2^b - \gamma_1^b) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{\frac{1}{b}}$	(33)
Schnute ($a \neq 0$, $b=0$)	MSCH2	$L_T = \gamma_1 e^{\left[\ln\left(\frac{\gamma_2}{\gamma_1}\right) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]}$	(34)

Tabla III. Parámetros de los modelos candidatos propuestos para la estimación del crecimiento en machos y hembras de *U. chilensis*.

Parámetros	Significado
$L\alpha$	Longitud asintótica en la cual el crecimiento es cero
k	Coficiente de crecimiento
t_0	Edad o tiempo cuando la longitud es teóricamente igual a cero
L_0	Talla de nacimiento
G	Tasa instantánea de crecimiento en el tiempo t
y_1	Talla a la edad τ_1
y_2	Talla a la edad τ_2
τ_1	Primera edad especificada
τ_2	Segunda o máxima edad especificada
α	Constante de la tasa relativa de la tasa de crecimiento relativa
β	Incremento de la tasa relativa de la tasa relativa de crecimiento
A_t	Incremento de la edad (modificado por $L\alpha$)
t_h	Punto de inflexión, la edad en la cual la transición entre dos fases de crecimiento ocurre.
h	Determina la magnitud de las diferencias máximas entre MVB y MB

6.8.6.1 Estimación de los parámetros de crecimiento

Los parámetros de los modelos candidatos de crecimiento fueron definidos anteriormente como θ_i . Donde los θ_i de cada modelo fueron estimados basados en una función objetivo negativa de verosimilitud ($-lnL(\theta_i|data)$) (Hilborn y Mangel, 1997). Este método de ajuste selecciona aquellos valores de los θ_i maximizando la probabilidad de que las observaciones actuales, hubieran ocurrido si los parámetros fueran verdaderos. Los residuales fueron asumidos con un error de tipo multiplicativo (Wang y Liu, 2006) expresado como $[(ln L_{obs} - ln L_{esp})]$; dado que los datos a la talla-edad fueron más dispersos en los individuos más viejos, el error permitió estabilizar la varianza, estimados por la siguiente función objetivo.

$$-lnL(\theta_i|data) = \sum \left(-\frac{1}{2} * \ln(2\pi) \right) - \left[-\frac{1}{2} * \ln(\sigma^2) - \left(\frac{(\ln L_{obs} - \ln L_{est})^2}{2\sigma^2} \right) \right] \quad (35)$$

donde: L_{obs} es la talla a la edad observada, L_{est} es la talla a la estimada, y la varianza (σ^2) fue estimada por una solución analítica.

$$\sigma^2 = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\ln(L_{obs}) - \ln(L_{est}))^2} \quad (36)$$

donde: n representa el número de rayas observadas, los θ_i fueron estimados maximizando la función del logaritmo negativo de la verosimilitud a través del algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996).

6.8.6.2 Intervalos de confianza (IC)

Los intervalos de confianza (IC) de los parámetros de los modelos candidatos fueron estimados considerando la covarianza entre ellos (Hilborn y Walters, 1992) usando una simulación Monte Carlo en su rutina de bootstrap parametrizada, cada modelo fue simulado 2,000 veces. Esta técnica es un estimador consistente por simulación (Gelman *et al.*, 1995), que asume que los datos simulados tienen las mismas propiedades estadísticas que los datos originales (Fournier y Archibald, 1982).

La simulación fue paramétrica, asumiendo una distribución de probabilidad normal con media = 0 y varianza $\sigma^2 = 1$ para los residuales (Magnusson *et al.*, 2012). Los diferentes componentes de salida para cada simulación fueron: desviación estándar (sd) como el error estándar (ES) de los θ_i estimados, y la media (\bar{x}) como una estimación del valor medio de los θ_i .

El coeficiente de variación CV fue estimado como $CV = sd/\bar{x}$ (Deriso *et al.*, 1985), el sesgo (B) y el porcentaje de sesgo (%B) fueron estimados de acuerdo a lo siguiente: $B = \bar{x} - \theta_i$ y $\%B = (\bar{x} - \theta_i)/\bar{x}_i \times 100\%$ (Jacobson *et al.*, 1994), donde θ_i es el mejor parámetro estimado para cada modelo candidato de crecimiento ajustado para los datos originales. Es decir, que los IC fueron estimados usando el sesgo corregido por el método de percentiles, y dependiendo del sesgo que presentó cada valor óptimo del parámetro, con respecto de la media de la distribución, los percentiles variaron (Haddon, 2011).

Al mismo tiempo se calculó una distribución normal estándar inversa acumulada δ^{-1} partiendo de las salidas con valores óptimos (F) menores de las simulaciones Z_0 percentiles inferiores P_{inf} y percentiles superiores P_{sup} la distribución de los valores simulados fueron calculados para obtener los IC de los θ_i a través de las

siguientes formulaciones .

$$Z_0 = \delta^{-1}(F) \quad (37)$$

$$P_{inf} = \delta(2Z_0 - 1.96) \quad (38)$$

$$P_{sup} = \delta(2Z_0 + 1.96) \quad (39)$$

donde: δ es la función de distribución normal acumulada, y los valores de +/- 1.96 son el valor crítico de la curva normal inversa para los IC al 95% (Haddon, 2011).

6.8.6.3 Criterio de selección del modelo

Los modelos candidatos propuestos para la estimación del crecimiento de la raya *U. chilensis*, comparten algunos de los parámetros en su formulación, sin embargo, no comparten el mismo número de parámetros y por lo tanto se requiere hacer una comparación del desempeño que tienen entre modelos. Bajo esta premisa, la selección del modelo se basó en el criterio de información de Akaike (AIC) anteriormente descrito (ecuación 13) (Burnham y Anderson, 2002). El soporte estadístico que tuvo cada modelo candidato fue considerado a partir de la estimación de las diferencias de Akaike Δ_i , (ver supuestos y formulación en la ecuación 14) (Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004; Hobbs y Hilborn, 2006). Para cuantificar la aplausibilidad y la evidencia a favor que tuvo el modelo ganador sobre el resto de los modelos candidatos, de acuerdo a las ponderaciones se estimó el peso de Akaike (w_i) ecuación 15 (Akaike, 1973; Burnham y Anderson, 2002).

6.9 Demografía

En base a la información biológica, como la fecundidad, proporción sexual, talla de primera madurez, parámetros de crecimiento y la longevidad generada en las secciones anteriores, se aplicó un modelo demográfico determinístico basado en una tabla de vida estructurada por edad, con la finalidad de obtener una 1) estimación de la productividad de la población 2) identificar los parámetros demográficos más relevantes de la población y 3) evaluar el impacto de la mortalidad por pesca bajo diferentes escenarios.

6.9.1 Parámetros poblacionales

6.9.1.1 Mortalidad Natural (M)

Para determinar la tasa de mortalidad natural (M) en la población de *U. chilensis*, se probaron diferentes hipótesis a partir de modelos empíricos (Tabla IV). Cada uno de estos métodos de M tiene una variación en los resultados sobre una misma especie, lo cual conlleva a implicaciones en la evaluación del recurso (Simpfendorfer, 1999). Por lo tanto, tener diferentes hipótesis permite estimar un valor representativo de M. El método propuesto por Beverton y Holt (1957) y posterior por Gulland y Holt (1959) supone que aquellas especies con un crecimiento lento, no pueden compensar una M alta, por lo que desaparecerán rápidamente. Por su parte Rikther y Efanov (1976) sugieren que existe una relación directa entre M y T_{max} (edad en el que el 50% de la población es sexualmente madura). Hewitt y Hoenig (2005) parten de la propuesta realizada por Hoenig (1983) incorporando el supuesto que por lo menos el 5% de una población analizada llega alcanzar una edad máxima observada. Jensen (1996) describió tres diferentes variantes para determinar la relación entre los parámetros de historia de vida de un organismo y su mortalidad natural, así Jensen A incorporó las interacciones óptimas entre la reproducción y la sobrevivencia. Jensen B supone una relación teórica entre el valor de k derivado de la ecuación de von Bertalanffy y M; y por último Jensen C.

Tabla IV. Métodos empíricos para estimación de mortalidad natural, donde k : es el parámetro de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy; Z : es la mortalidad total; t_{mad} : es la edad de madurez sexual; t_{max} : es la edad máxima estimada.

Método	Ecuación
Beverton y Holt (1957)	$M=1.5*k$
Rikther y Efanov (1976)	$M=152/(T_{mad}50\% ^{0.720})-0.155$
Hoening (1983)	$\ln(Z)= 1.46-1.01*\ln(t_{max})$
Jensen (1996 a)	$M= 1.65/ t_{mad}$
Jensen (1996 b)	$M= 1.5 k$
Jensen (1996 c)	$M= 1.6 k$
Hewitt y Hoenig (2005)	$M= 3/ t_{max}$

6.9.1.2 Sobrevivencia (l_x)

Para determinar la sobrevivencia (l_x) se consideró la longevidad estimada (t_{max}) de 14 años para hembras:

$$l_x = N_0 \exp^{-(M+F)t} \quad (40)$$

dónde: M es la mortalidad natural, F es la mortalidad por pesca, l_x es el número de individuos en la edad t , N_0 es el número inicial de individuos que supone un rendimiento por recluta, que analiza si la población se reemplazaría a si misma a través de un recluta (Simpfendorfer, 1999).

6.9.1.3 Fecundidad por edad (m_x)

A partir de los resultados obtenidos en la sección de biología reproductiva en el presente estudio, se consideró una proporción sexual embrionaria de 1:1, por lo que la fecundidad fue dividida por la mitad para incorporar a la construcción de la tabla de vida únicamente la parte proporcional a las hembras, ya que uno de los supuestos, es que la tasa reproductiva es determinada únicamente por las hembras.

6.9.1.4 Edad de madurez sexual (t_{max})

Para calcular la edad de madurez sexual se aplicó la ecuación inversa de von Bertalanffy (Sparre y Venema, 1997).

$$t_{mad} = t_0(1/k) * \ln(1 - L_{50}/L_{\infty}) \quad (41)$$

dónde: t_{mad} : es la edad de madurez, L_{∞} , k y t_0 : son los parámetros de crecimiento, L_{50} : es la longitud en la cual el 50% de los organismos están sexualmente maduros.

6.9.2 Modelo Demográfico

6.9.2.1 Tabla de vida

Para la construcción de la tabla de vida se consideró la sobrevivencia (l_x), la fecundidad por edad de crías hembras (m_x), la probabilidad de sobrevivencia de una edad a la edad siguiente (g_x); $e^{-rx} * (l_x) * m_x$ es la aproximación a la tasa intrínseca de crecimiento que debe ajustarse con la ecuación de Euler. Una vez obtenidos estos valores se utilizó la metodología propuesta por Simpfendorfer (1999b) y Gotelli (2001) como sigue a continuación:

6.9.2.2 Parámetros demográficos

Los parámetros demográficos como la tasa neta reproductiva (R_0), el tiempo generacional (G), la tasa intrínseca de crecimiento de la población (r), la tasa anual neta de crecimiento de la población (λ), la tasa de incremento poblacional por generación (rG) y el valor teórico de duplicidad (T_{x2}), fueron estimados para la población de hembras de la raya chilena *U. chilensis*. Para tal propósito se utilizó la información generada en la descripción de la biología reproductiva de la especie. El valor de la distribución estable por edades (C_x) y el valor reproductivo (V_x) se obtuvieron mediante el programa de CSIRO Poptools V3.2 generando las matrices respectivas. Los parámetros se estimaron en condiciones naturales, incorporando solo el efecto de la mortalidad natural (M) y en condiciones de explotación considerando valores teóricos de mortalidad por pesca (F). Los parámetros del

modelo de crecimiento individual de von Bertalanffy, así como de la longevidad máxima observada fueron obtenidos del análisis de edad y crecimiento anteriormente descrito en el presente documento.

La tasa neta reproductiva (R_0) se consideró como el número de hembras que reemplazan a cada hembra al final de su vida:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x \quad (42)$$

donde: R_0 es la tasa neta reproductiva descrita como una medida de incremento que está en función del tiempo generacional, l_x es la proporción original de la cohorte que sobrevive hasta a edad x , m_x es el número promedio de hembras nacidas de una madre de edad x .

El tiempo generacional (G) es el tiempo promedio que transcurre en años entre el nacimiento de los padres y la descendencia:

$$G = \frac{\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x x}{R_0} \quad (43)$$

La capacidad de crecimiento de la población o tasa de incremento poblacional por generación (rG), es una aproximación de la tasa intrínseca de crecimiento r :

$$r = \ln(R_0) / G \quad (44)$$

La tasa intrínseca de incremento de la población (r) se estableció a través del ajuste de la ecuación Euler-Lotka (Krebs, 1985), la cual representa la capacidad de crecimiento de la población.

$$1 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx} \quad (45)$$

donde: r es la tasa intrínseca de incremento poblacional.

A pesar de que la R_0 y r son parámetros comparativos, para realizar los análisis de sensibilidad se utilizó la tasa anual de crecimiento poblacional (λ) que se calculó como:

$$\lambda = e^r \quad (46)$$

Si $\lambda > 1$ la población crece, si $\lambda = 1$ la población se mantiene estable, si $\lambda < 1$ la población disminuye

El parámetro comparativo T_{x2} , el cual se define como el tiempo en el cual la población se duplica, se estimó por medio de la ecuación 44:

$$T_{x2} = \ln(2) / r \quad (47)$$

6.9.3 Análisis de perturbación

Se llevó a cabo un análisis de elasticidad para evaluar la influencia de los parámetros demográficos con respecto a la tasa de crecimiento con respecto a la tasa de crecimiento poblacional. La elasticidad (E_{ij}) se determinó de acuerdo al método propuesto por Caswell (1989).

$$E_{ij} = \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{a_{ij}}{\lambda} \right) = \left(\frac{\partial \ln(\lambda)}{\partial \ln(a_{ij})} \right) \quad (48)$$

donde: E_{ij} es la elasticidad de los elementos de la matriz de elasticidad.

6.9.4 Escenarios con mortalidad por pesca (F)

Se evaluaron diferentes escenarios determinísticos hipotéticos con la finalidad de estimar el efecto de la mortalidad por pesca (F) a diferentes edades de primera captura sobre la tasa de crecimiento poblacional. Todos los escenarios asumen sus parámetros demográficos constantes $M = 0.30$, $m_x = 1.42$, $T_{\max} = 4$ años y la

longevidad de 14 años. Así mismo, consideran que la selectividad y la ojiva de madurez son tipo filo de cuchillo. Cada escenario considera diferentes edades de primera captura, y en cada edad de primera captura se evaluaron mortalidades por pesca $F = 0.1$ a $F = 1$, con $\Delta F = 0.1$.

Escenario 1: Edad de primera captura a partir de los 2 años

Escenario 2: Edad de primera captura a partir de los 4 años

Escenario 3: Edad de primera captura a partir de los 6 años

Escenario 4: Edad de primera captura a partir de los 8 años

Escenario 5: Edad de primera captura a partir de los 10 años

Escenario 6: Edad de primera captura a partir de los 12 años

Escenario 8: Edad de primera captura a partir de los 14 años

7. RESULTADOS

7.1 Captura total

Durante el muestreo realizado en el 2012 en el Golfo de Tehuantepec, se obtuvieron un total de 701 rayas chilenas *U. chilensis*, el 70% de la captura correspondió a hembras y el 30% a machos. Los mayores porcentajes de organismos pequeños se presentaron durante los meses de enero (39.8%) y febrero (32%), durante el mes de agosto no se registraron hembras pequeñas (OP); por su parte las hembras grandes (OG) estuvieron presentes en todos los meses de muestreo, con un porcentaje de captura en enero (39.8%) y julio (39.8%) (Tabla V), de estas, hembras grávidas fueron abundantes durante los meses de enero (15%), marzo (13.4%), abril (12.7%) y noviembre (16.6%) (Figura 9). Los machos, al igual que las hembras tuvieron un mayor porcentaje de captura durante los meses de enero (39.3%) y febrero (47.3%), y los machos OG fueron capturado mayormente durante los meses de enero (19.3%), julio (39.7%) y agosto (12.2%) (Tabla VI) (Figura 10). El análisis de contingencia indicó que existieron diferencias significativas entre la captura por tamaño ($X^2 = 16.2$, $gl = 2$, $p < 0.001$).

Tabla V. Porcentajes de captura para hembras de *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec. Organismos pequeños (OP), organismos grandes (OG), Frecuencia (F), número de organismos (n).

Meses	HEMBRAS			
	OP		OG	
	n	F (%)	n	F (%)
Enero	71	39.8 %	52	16.4 %
Febrero	57	32 %	31	9.8 %
Marzo	4	2.2 %	39	12.3 %
Abril	7	3.9 %	28	8.8 %
Mayo	3	1.6 %	8	2.5 %
Julio	3	1.6 %	61	19.3 %
Agosto	-	-	18	5.7%
Noviembre	17	9.5 %	50	15.8 %
Diciembre	16	8.9 %	29	9.1 %

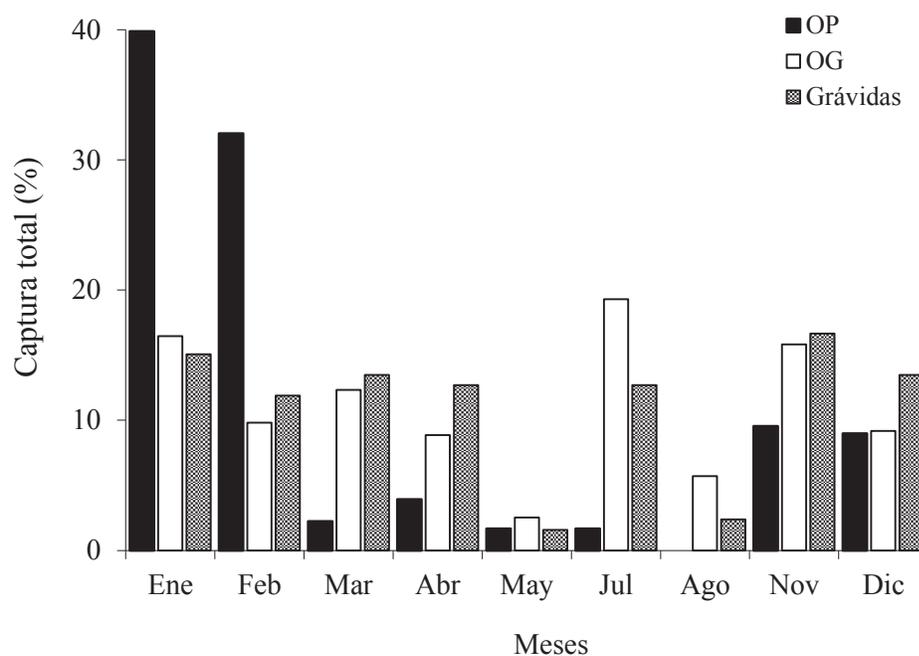


Figura 9. Captura total de hembras de *U. chilensis*, en el Golfo de Tehuantepec durante los meses de muestreo.

Tabla VI. Porcentajes de captura para machos de *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec. Organismos pequeños (OP), organismos grandes (OG), Frecuencia (F), número de organismos (n).

Meses	MACHOS			
	OP		OG	
	n	F (%)	n	F (%)
Enero	43	38.3 %	19	19.3 %
Febrero	53	47.3 %	8	8.1 %
Marzo	4	3.5 %	1	1 %
Abril	3	2.6 %	7	7.1 %
Mayo	1	0.8 %	8	8.1 %
Julio	3	2.6 %	36	36.7 %
Agosto	-	-	12	12.2 %
Noviembre	1	0.8 %	1	1 %
Diciembre	4	3.5 %	6	6.1 %

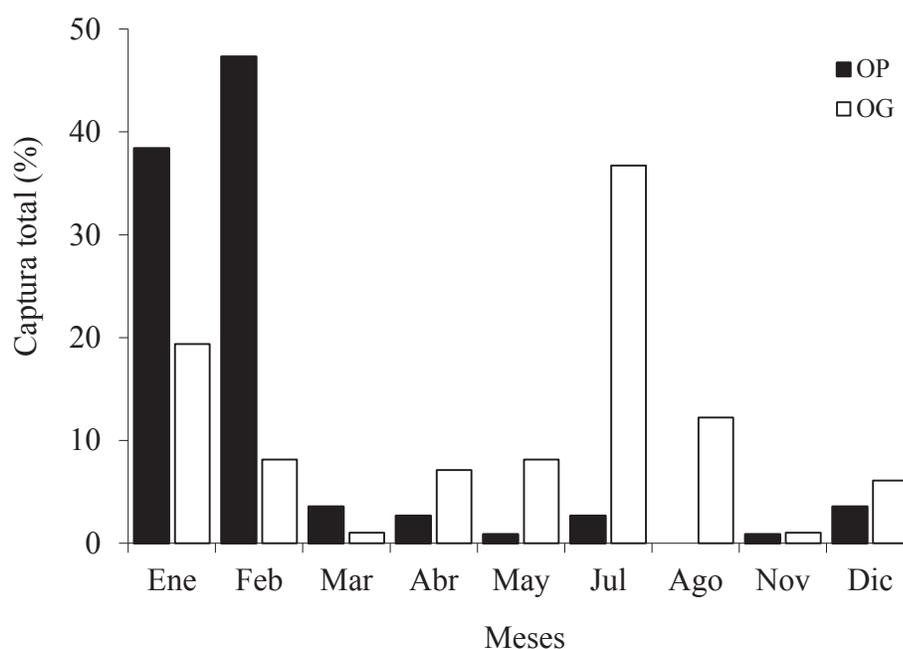


Figura 10. Captura total de organismos pequeños (OP) y organismos grandes (OG) en machos de *U. chilensis*, en el Golfo de Tehuantepec.

7.2 Profundidad de captura de acuerdo al sexo

La distribución batimétrica de captura fue de 13 a 64 m de profundidad, organismos con tallas entre 13 y 20 Lt (cm) se encontraron en un rango de distribución de 13 a 34 m, mientras que organismos con tallas entre 27.7 y 30.8 Lt (cm) se ubicaron en un rango de profundidad mayor (Figura 11). En cuanto a la distribución por sexos se observó, que las hembras ($\bar{x} = 25.3$ Lt cm) se distribuyen batimétricamente de modo más amplio, de 13 a 64 m ($\bar{x} = 24.4$ m) a diferencia de los machos ($\bar{x} = 22.3$ Lt cm) que permanecieron entre 13 y 55 m ($\bar{x} = 22.4$ m) de profundidad. La prueba estadística de Mann-Whitney mostró que existieron diferencias significativas ($U = 42690.50$, $p = 0.00$) entre organismos pequeños y grandes para ambos sexos ($U = 46689.50$, $p = 0.04$) de acuerdo a la profundidad de captura (Figura 12).

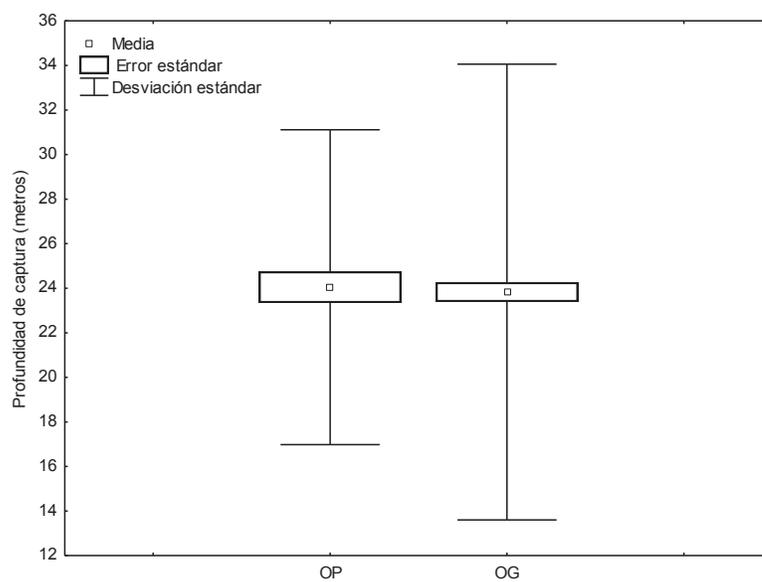


Figura 11. Profundidad de captura de organismos pequeños (OP) y grandes (OG) para ambos sexos de la raya *U. chilensis*.

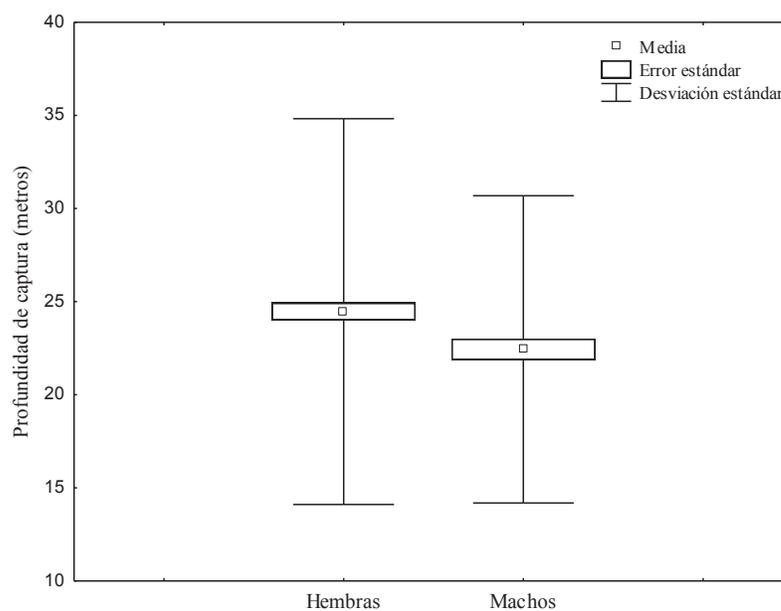


Figura 12. Profundidad de captura de hembras y machos de *U. chilensis* en el Golfo de Tehuantepec durante el 2012.

7.3 Distribución por mes de muestreo

La profundidad batimétrica a la que se distribuyeron los organismos, varió de 13.3 m ($\bar{x} = 20.4$ m) durante los meses de marzo y abril, a una máxima de 55 m ($\bar{x} = 30.4$ m) en los meses de julio y diciembre, permaneciendo en noviembre a una profundidad máxima de 19.3 m (Figura 13). Las hembras estuvieron presentes a mayor profundidad durante los meses de julio y agosto ($\bar{x} = 43$ m), y el resto de los meses se registraron a una profundidad de 38.4 m; los machos se observaron entre los 13 y los 35 m, con un máximo de distribución en el mes de diciembre. Durante enero, febrero y julio machos y hembras mostraron un desplazamiento similar. Se encontraron diferencias significativas durante los meses de muestreo para *U. chilensis* ($H = 74$, $gl = 2$, $p < 0.05$). La prueba de comparación múltiple para hembras, indicó diferencias entre los meses de enero-febrero ($Q = 1.01$, $p < 0.05$) y noviembre-diciembre ($Q = 2.9$, $p < 0.05$) (Figura 14). Las diferencias encontradas por mes de muestreo para los machos se observaron durante el mes de abril ($Q = 0.181$, $p < 0.05$) (Figura 15).

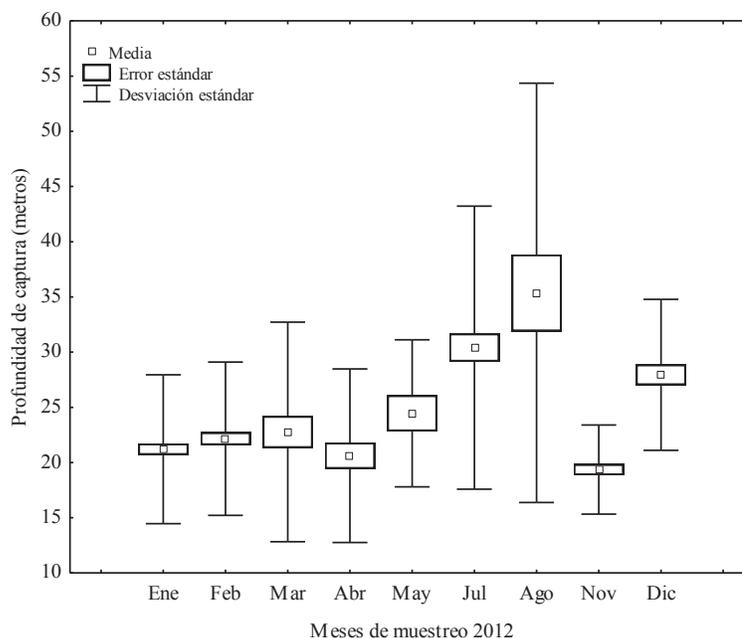


Figura 13. Distribución vertical de la raya *U. chilensis* durante los meses de muestreo en el Golfo de Tehuantepec.

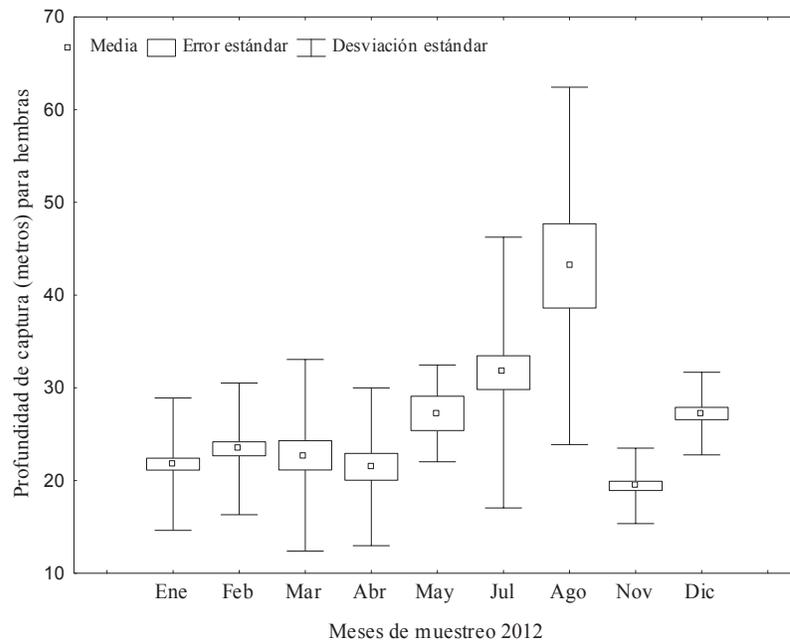


Figura 14. Distribución vertical para hembras de *U. chilensis* durante los meses de muestreo, en el Golfo de Tehuantepec.

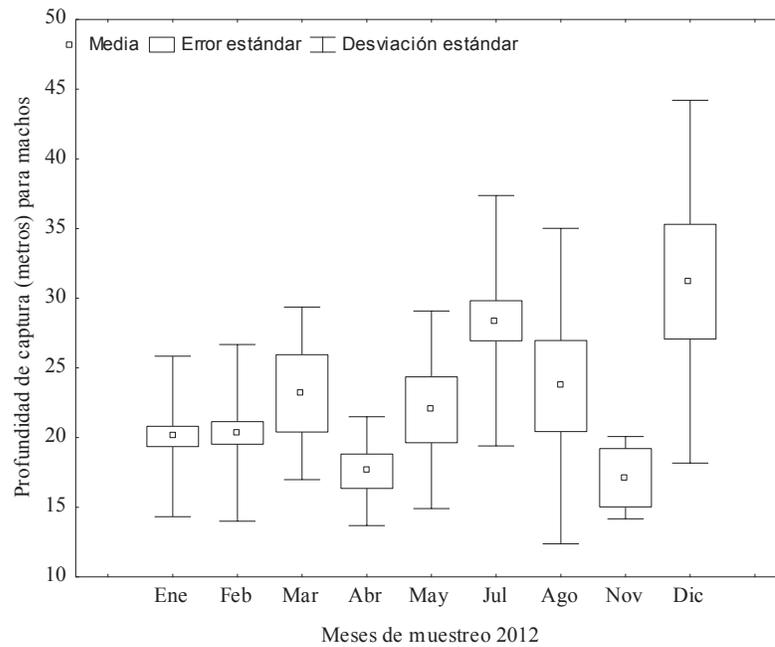


Figura 15. Distribución vertical para machos de *U. chilensis* durante los meses de muestreo, en el Golfo de Tehuantepec.

7.4 Estructura poblacional

7.4.1 Longitud total - peso total para ambos sexos

Las hembras y los machos presentaron una relación de tipo potencial con respecto al crecimiento en longitud total L_t (cm) y al incremento en peso P_t (g). En el caso de las hembras con tallas de 10.9 a 39.5 L_t (cm) presentaron pesos entre 2.8 a 448.2 g, y la relación peso-longitud tuvo un valor de pendiente de 3 ($a = 0.0058$, $R^2 = 0.96$) (Figura 16). Los machos presentaron L_t y P_t menores de 10.9 a 33.8 L_t (cm) con P_t de 6.8 a 230.3 g, la pendiente estimada fue de 3 ($a = 0.0038$, $R^2 = 0.92$) (Figura 16). La prueba t indicó que la pendiente fue diferente a 3 para hembras ($\text{♀ } t = 0.17$, $gl = 491$, $p < 0.05$) indicando un crecimiento alométrico positivo, en el que están creciendo más en P_t que en L_t ; la prueba para los machos no fue diferente de 3 ($\text{♂ } t = 9.10$, $gl = 210$, $p > 0.05$) indicando que ambas proporciones L_t y P_t incrementaron al mismo tiempo ya que el crecimiento fue isométrico.

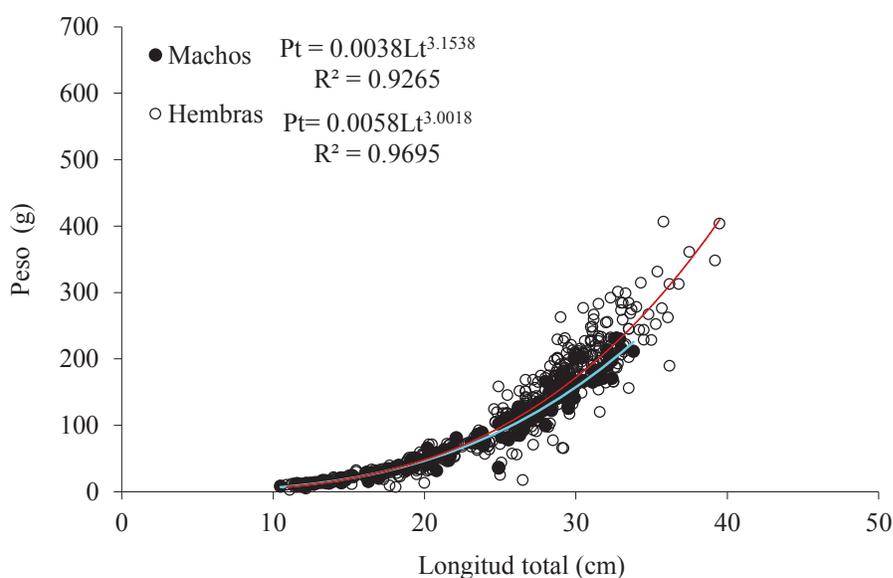


Figura 16. Relación longitud total – peso total en hembras (línea roja) y machos (línea azul) en *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

7.4.2 Longitud de disco – peso total para ambos sexos

Al comparar la longitud del disco LD (cm) respecto del peso total Pt (g) hembras y machos presentaron una relación de tipo potencial. Las hembras presentaron una LD de 4.7 a 22.5 cm, con pesos entre 2.8 a 406.4 g. La relación para ambas variables mostró un valor de pendiente de 2.9 ($a = 0.05$, $R^2 = 0.92$) (Figura 17). Los machos presentaron una LD de 5.3 a 16 cm, con pesos a partir de 6.8 a 230.3 g, en la cual la relación LD vs Pt estimó un valor de pendiente de 2.9 ($a = 0.06$, $R^2 = 0.86$) (Figura 17). De acuerdo a lo observado, los machos presentaron tallas y pesos menores, en comparación con las hembras, de acuerdo a la prueba *t-student* ($\text{♀ } t = -2.22$, $gl = 491$, $p \leq 0.01$), ($\text{♂ } t = -1.25$, $gl = 210$, $p \leq 0.01$) ambos sexos mostraron un crecimiento alométrico negativo, en el que están creciendo más en LD con respecto al Pt.

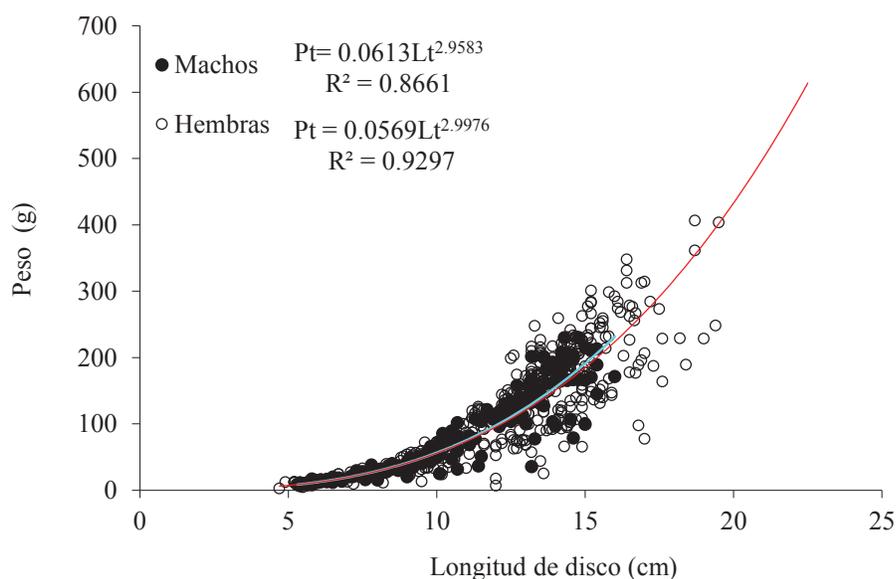


Figura 17. Relación longitud de disco – peso en hembras (línea roja) y machos (línea azul) en *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

7.4.3 Relación ancho de disco - peso total para ambos sexos

La relación de tipo potencial también fue observada en la relación ancho de disco AD (cm) vs peso total Pt (g) para ambos sexos. En el caso de las hembras, presentaron AD entre 5.6 a 23 cm y Pt entre 3 a 403.6 g. Los machos tuvieron intervalos de AD de 6.5 a 18.8 cm, con pesos de 6.8 a 230.3 g. La línea de tendencia observada en la relación mostró un valor de pendiente mayor a 3 para ambos sexos ♀ $b = 3$ ($a = 0.02$, $R^2 = 0.95$), ♂ $b = 3$ ($a = 0.01$, $R^2 = 0.92$) (Figura 18). De acuerdo a la prueba *t-student* la pendiente fue igual a 3 para ambos sexos (♀ $t = 8.60$, $gl = 491$, $p = 0.05$), (♂ $t = 12.23$, $gl = 210$, $p = 0.05$) presentando un comportamiento de crecimiento isométrico, en el que hembras y machos aumentan en ancho de disco al mismo tiempo que aumentan en peso.

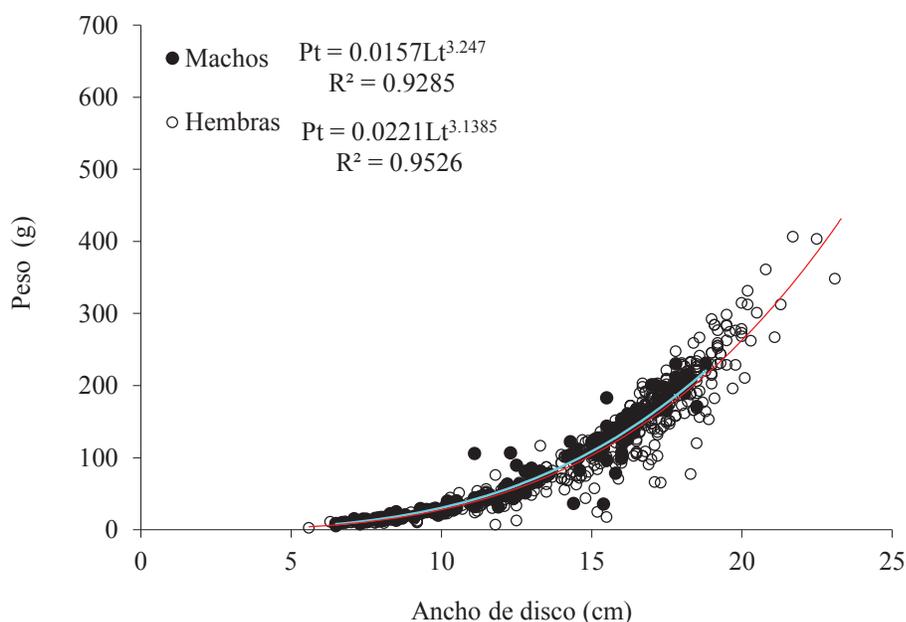


Figura 18. Ancho de disco – peso en hembras (línea roja) y machos (línea azul) en la raya chilena *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

7.4.4 Longitud total-longitud y ancho de disco para ambos sexos

Tanto hembras como machos presentaron una correlación lineal significativa entre el crecimiento en talla y longitud del disco. Las hembras entre 10.9 a 39.5 Lt (cm) presentaron longitudes de disco entre 4.7 a 22.5 Lt (cm) y un ancho de disco entre 5.6 a 22.3 Lt (cm), la relación Lt – LD dada por la ecuación de la recta fue $LD = 0.4Lt + 0.1$, $R^2 = 0.9$; para la relación Lt-AD la ecuación fue $AD = 1.1Lt + 0.7$, $R^2 = 0.9$ (Figura 19). Los machos presentaron tallas de 10.5 a 33.8 Lt (cm), con una longitud de disco de 5.3 a 16 cm y ancho de disco de 6.5 a 18.8 cm, estas relaciones presentaron ecuaciones de la recta de $LD = 0.4Lt + 0.6$, $R^2 = 0.9$; $AD = 1.1Lt + 1.3$, $R^2 = 0.9$ (Figura 20). Lo anterior indicó que hembras y machos crecen proporcionalmente en talla vs la longitud y ancho de disco.

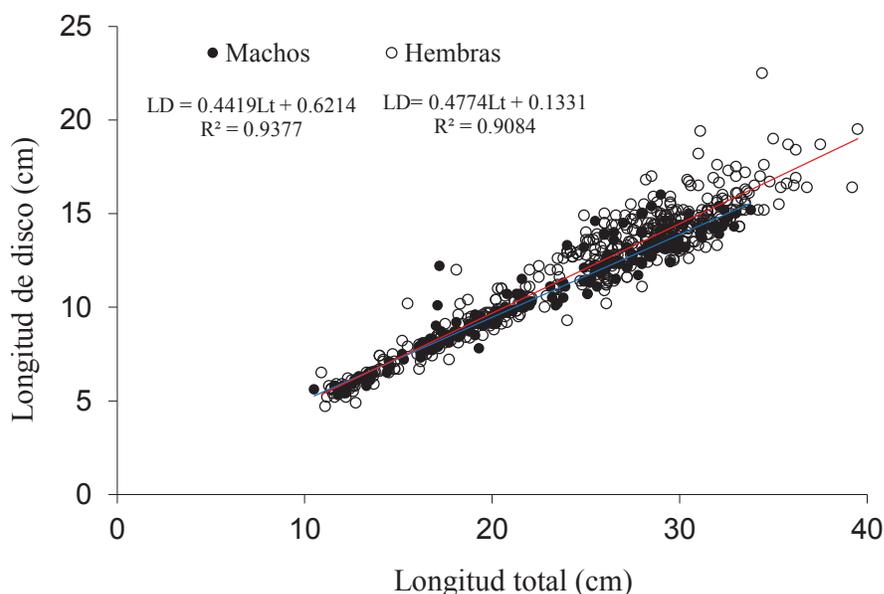


Figura 19. Relación longitud total – longitud de disco (cm) en hembras (línea roja) y machos (línea azul) de *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

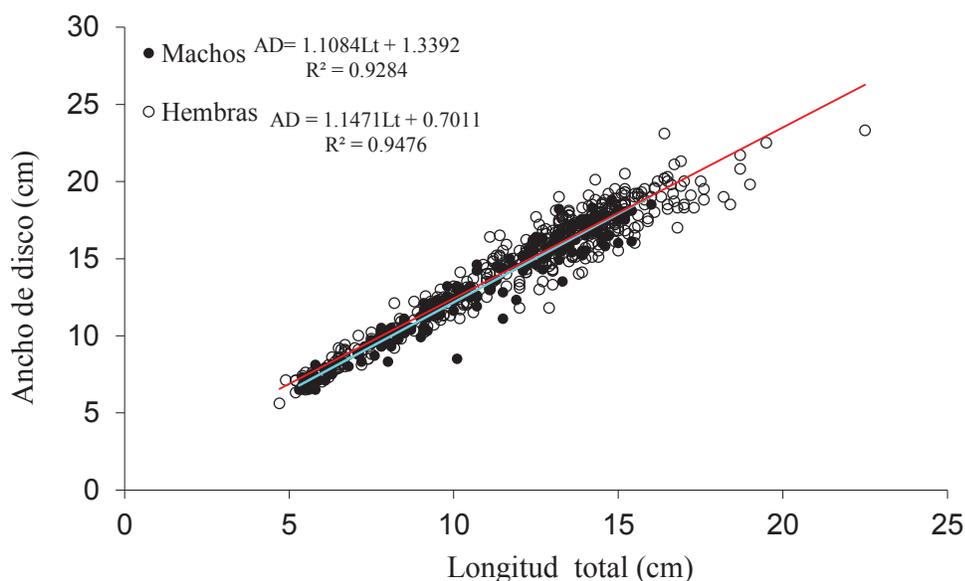


Figura 20. Relación longitud total – ancho de disco (cm) en hembras (línea roja) y machos (línea azul) de *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

7.4.5 Composición de tallas

La estructura de tallas encontrada durante el período de muestreo fluctuó de 10.5 a 39.5 Lt (cm) ($n = 701$, $\bar{x} = 24.4$, $sd = 6.4$, mediana = 26.1, moda = 29.5). De acuerdo a la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov se encontraron diferencias significativas entre la distribución de frecuencia de tallas ($D_{max} = 0.05$, $p < 0.01$). Al realizar el análisis por sexos se observó que las hembras tuvieron las tallas mayores y los machos las más pequeñas. Las hembras presentaron un intervalo de talla entre 10.9 a 39.5 Lt (cm) ($n = 491$, $\bar{x} = 25.3$, $sd = 6.3$, mediana = 27.2, moda = 29); con una composición trimodal, observando una primera moda en un intervalo que va de 10 a 15.5 Lt (cm), una segunda moda a partir de los 16 a 27 Lt (cm) y una tercera moda de los 27.4 a 39.5 Lt (cm). La hembra de menor talla se capturó durante febrero (10.9 Lt cm) y en julio la hembra más grande (39.5 Lt cm). En general las tallas menores en las hembras se presentaron en los meses fríos, de noviembre a febrero, y las tallas mayores el resto del año (Tabla VII) (Figura 21). Los machos registraron un intervalo de talla de 10.5 a 33.8 Lt (cm) ($n = 210$, $\bar{x} = 22.3$, $sd = 6.2$,

mediana = 21.6, moda = 29.5). Al igual que en las hembras, se observó una distribución trimodal, la primera se encontró un intervalo que va de 10.5 a 15.3 Lt (cm) ($\bar{x} = 13$, $sd = 1.1$), una segunda moda de 16.1 a 27.4 Lt (cm) ($\bar{x} = 21.1$, $sd = 3.5$). Y una última moda fue observada entre 27.5 a 33.8 en un intervalo que va de ($\bar{x} = 29.8$, $sd = 1.6$). En el mes de febrero se capturó al macho más pequeño de (10.5 Lt cm) y al igual que en las hembras, la talla máxima se registró en julio (33.8 Lt cm). En general las tallas menores en los machos se distribuyeron en los meses fríos, de noviembre a marzo, y con tallas mayores y con pocas diferencias el resto del año (Tabla VIII) (Figura 22).

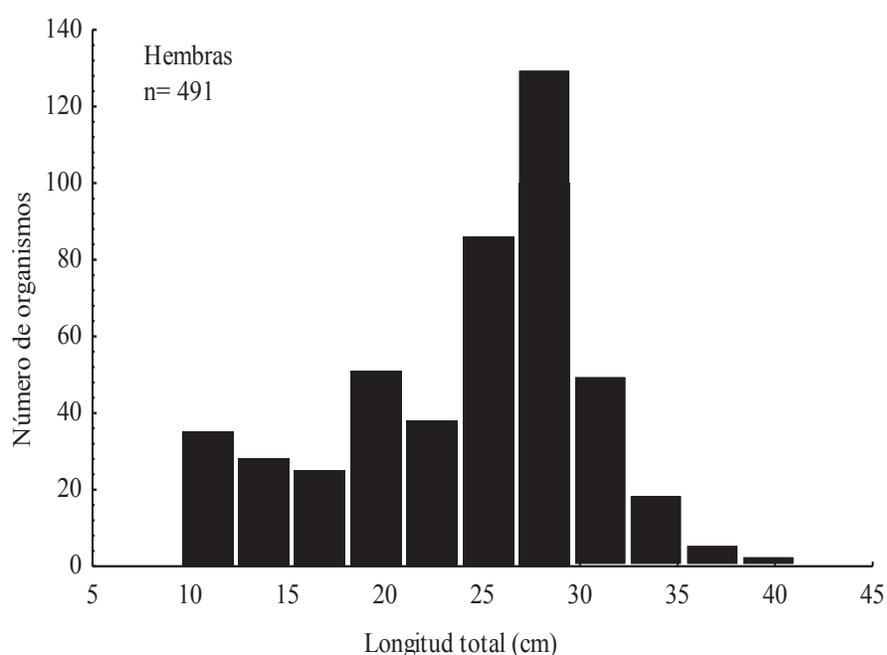


Figura 21. Frecuencia de tallas para el total de hembras capturadas de *U. chilensis*.

Tabla VII. Estadística descriptiva, talla mínima (Min), talla máxima (Máx), desviación estándar (sd), promedio de talla de captura (\bar{x}) y número de organismos (n) hembras de *U. chilensis*.

Hembras						
	Min	Máx	Mediana	sd	\bar{x}	n
Enero	11.1	34	22.8	6.2	22.1	123
Febrero	10.9	33.2	18.8	6.5	20.5	91
Marzo	19	31.5	29	2.9	28.2	43
Abril	14	32.5	29.1	4.3	27.4	34
Mayo	29	35	32.8	1.8	32.6	8
Julio	18.6	39.5	30.4	4.0	30.6	64
Agosto	26	34.5	30.5	2.3	30.8	18
Noviembre	14	34.3	28.1	4.6	27.3	65
Diciembre	14	34.4	26	4.7	25.1	45

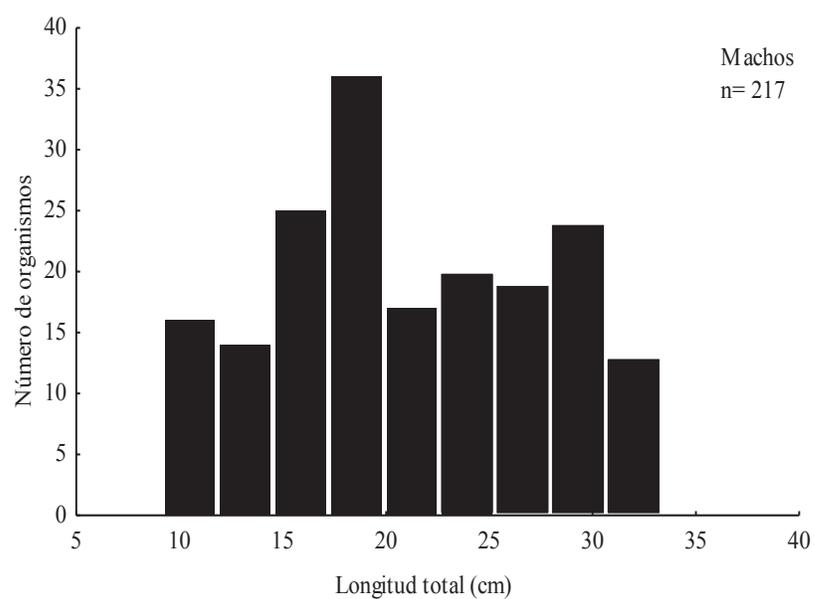


Figura 22. Frecuencia de tallas para el total de machos capturadas de *U. chilensis*.

Tabla VIII. Estadística descriptiva, talla mínima (Min), talla máxima (Máx), desviación estándar (sd), promedio de talla de captura (\bar{x}) y número de organismos (n) machos de *U. chilensis*

	Machos					
	Min	Máx	Mediana	sd	\bar{x}	N
Enero	11.8	30	20.1	4.5	20.9	62
Febrero	10.5	27.5	17.4	4.4	17.6	64
Marzo	16.1	27.5	20.2	4.6	21	7
Abril	23.1	30.3	27.5	2.2	27.6	7
Mayo	13.3	32.6	29.8	6.7	27.3	9
Julio	12.8	33.8	28.7	4.7	28.3	39
Agosto	26	32.9	29.5	1.8	29.7	17
Noviembre	12.8	26.5	19.6	9.6	19.6	2
Diciembre	16.3	30.5	25.4	5	24	10

7.4.6 Proporción de sexos

La proporción sexual mostró diferencias estadísticas significativas ($p < 0.05$) en todos los meses de muestreo, excepto en el mes de mayo y agosto, donde la proporción fue la esperada de 1:1 (hembra por macho); de acuerdo a la prueba de X^2 ($gl = 1$, $p < 0.05$) (Tabla IX). La proporción sexual agrupada por trimestre, se observó que durante el invierno la proporción de hembras fue mayor, y la proporción de machos se presentó en un intervalo muy pequeño (15 a 17 cm) (Figura 23a). Esta relación sexual fue completamente contraria, para la temporada de primavera la cual mostró una tendencia hacia la talla únicamente de los machos de 15 a 35 Lt (cm) (Figura 23b), siendo el verano la temporada que mostró una proporción cercana a 1 en la talla de hembras de 28 Lt (cm) y machos de 30 Lt (cm) (Figura 24c) y finalmente durante la última temporada la proporción de sexos por tamaño mostró una tendencia hacia la talla de hembras de 14 a 36 Lt (cm) (Figura 24d).

Tabla IX. Proporción de sexos para hembras y machos de *U. chilensis* en el Golfo de Tehuantepec durante el 2012.

Mes	Hembras	Machos	Proporción (♀ / ♂)	χ^2	<i>p-level</i>
Enero	123	62	1.9:1	20.1	0.00007
Febrero	91	64	1.4:1	4.7	0.03016
Marzo	43	7	6.1:1	25.9	0.00000
Abril	34	7	4.8:1	17.7	0.00002
Mayo	8	9	1:1	0.06	0.80650
Julio	64	39	1.6:1	6.07	0.01375
Agosto	18	17	1:1	0.03	0.86249
Noviembre	65	2	3.2:1	59.24	0.00000
Diciembre	45	10	4.5:1	22.27	0.00002

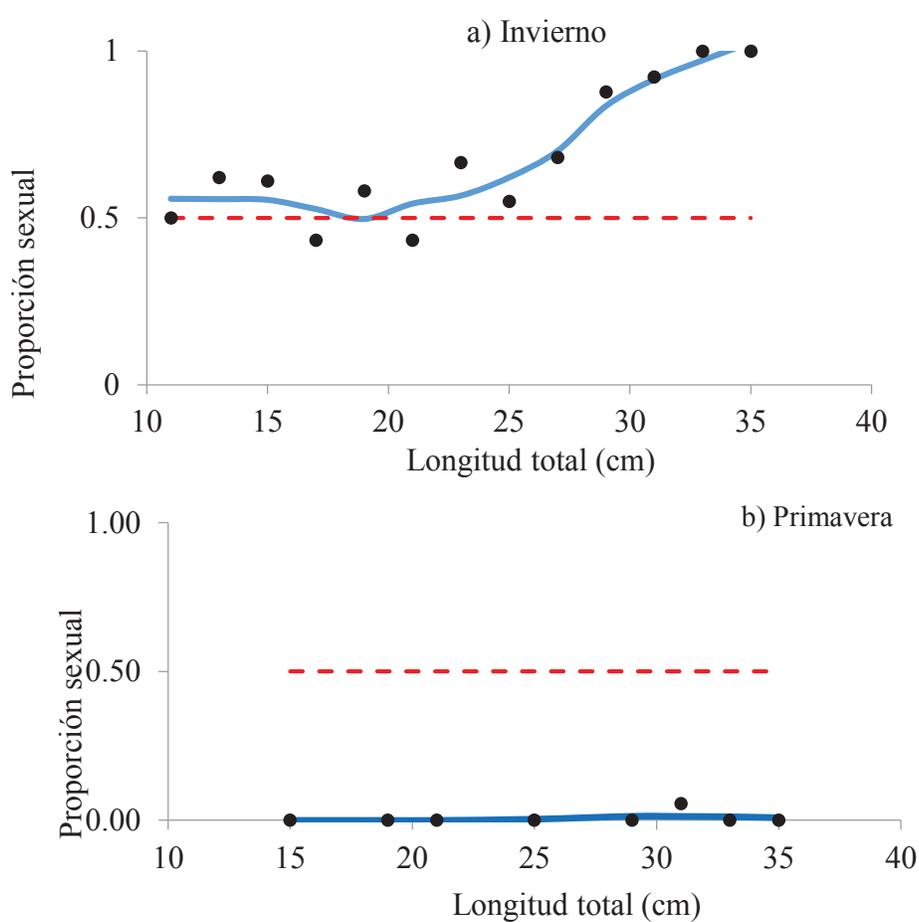


Figura 23. La curva indica el modelo ajustado a los datos con una $\lambda=5$. La línea punteada color rojo designa la proporción sexual 1:1 (hembra por macho) y los puntos en negro corresponden a los datos observados durante a) invierno y b) primavera.

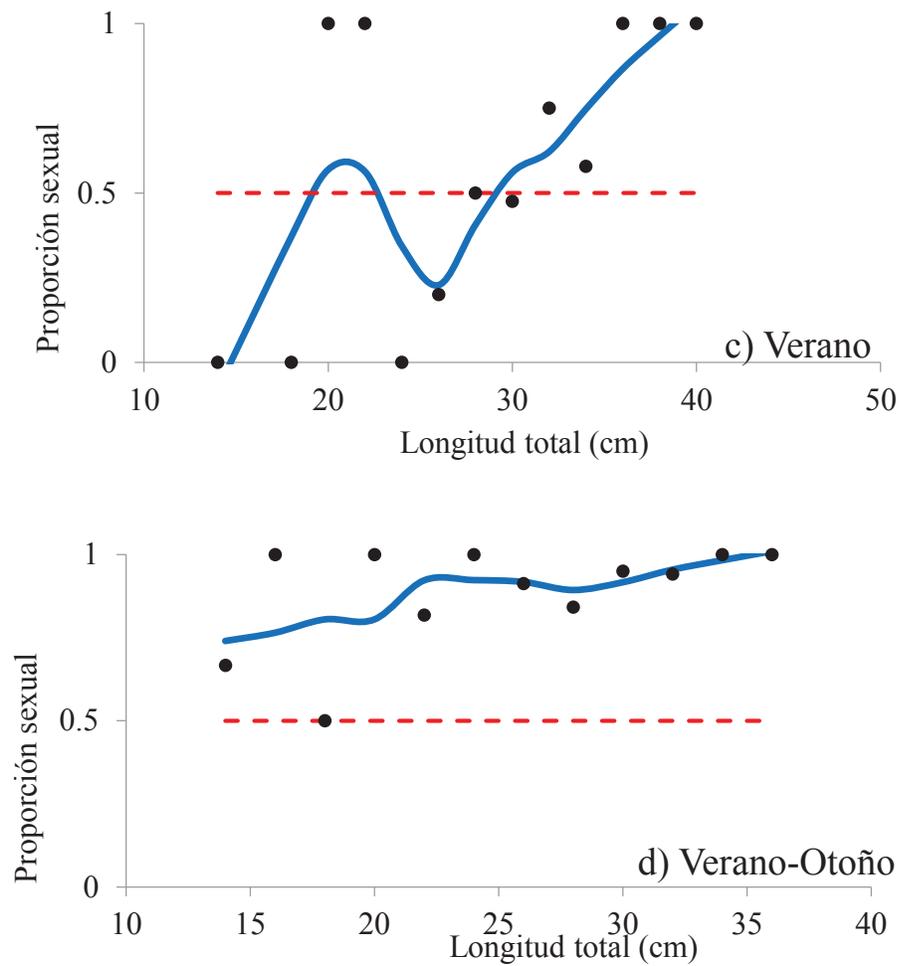


Figura 24. La curva indica el modelo ajustado a los datos con una $\lambda=5$. La línea punteada color rojo designa la proporción sexual 1:1 (hembra por macho) y los puntos en negro corresponden a los datos observados durante c) verano y d) verano-otoño.

7.5 Biología reproductiva

7.5.1 Relación longitud total - longitud de gonopterigio

En un total de 201 machos fue evidente la presencia de ambos gonopterigios y testículos a diferentes gados de desarrollo. La longitud del gonopterigio fluctuó en un intervalo de 0.6 a 5 cm ($\bar{x} = 2.4$ cm) con una relación $L_{gonop} = 0.17 Lt - 1.5$ $R^2 = 0.9$ (Figura 25 a). En organismos de 10.5 a 27.2 Lt (cm) ($n = 102$) el gonopterigio tuvo un desarrollo gradual; estos se encontraron sin calcificar y sin sobrepasar en longitud a las aletas pélvica; la relación entre longitud total y la del gonopterigio fue descrita por la ecuación lineal $L_{gonop} = 0.16 Lt - 0.8$, $R^2 = 0.6$, lo que indica que conforme el organismo aumentó en talla, lo hace proporcionalmente el gonopterigio (Figura 25 b). En organismos maduros ($n = 99$) se observó una mayor dispersión de los datos de la relación entre la talla en longitud del organismo y la longitud del gonopterigio. Esta dispersión fue más evidente entre 22.3 y 27.2 Lt (cm) que muy probablemente esté relacionada con el cambio de estado de madurez, de neonato a juvenil. A partir de los 25.2 a 33.8 Lt (cm) los gonopterigios con longitudes entre 1.8 a 5 cm ($\bar{x} = 3.5$ cm) sobrepasaron las aletas pélvicas, la tendencia entre la Lt y la L_{gonop} fue lineal positiva entre ambas variables $L_{gonop} = 0.16 Lt - 1.13$, $R^2 = 0.6$ (Figura 25 c). Al mismo tiempo se observó que los gonopterigios se presentaron desde la etapa embrionaria, observándose incluso en el embrión más pequeño.

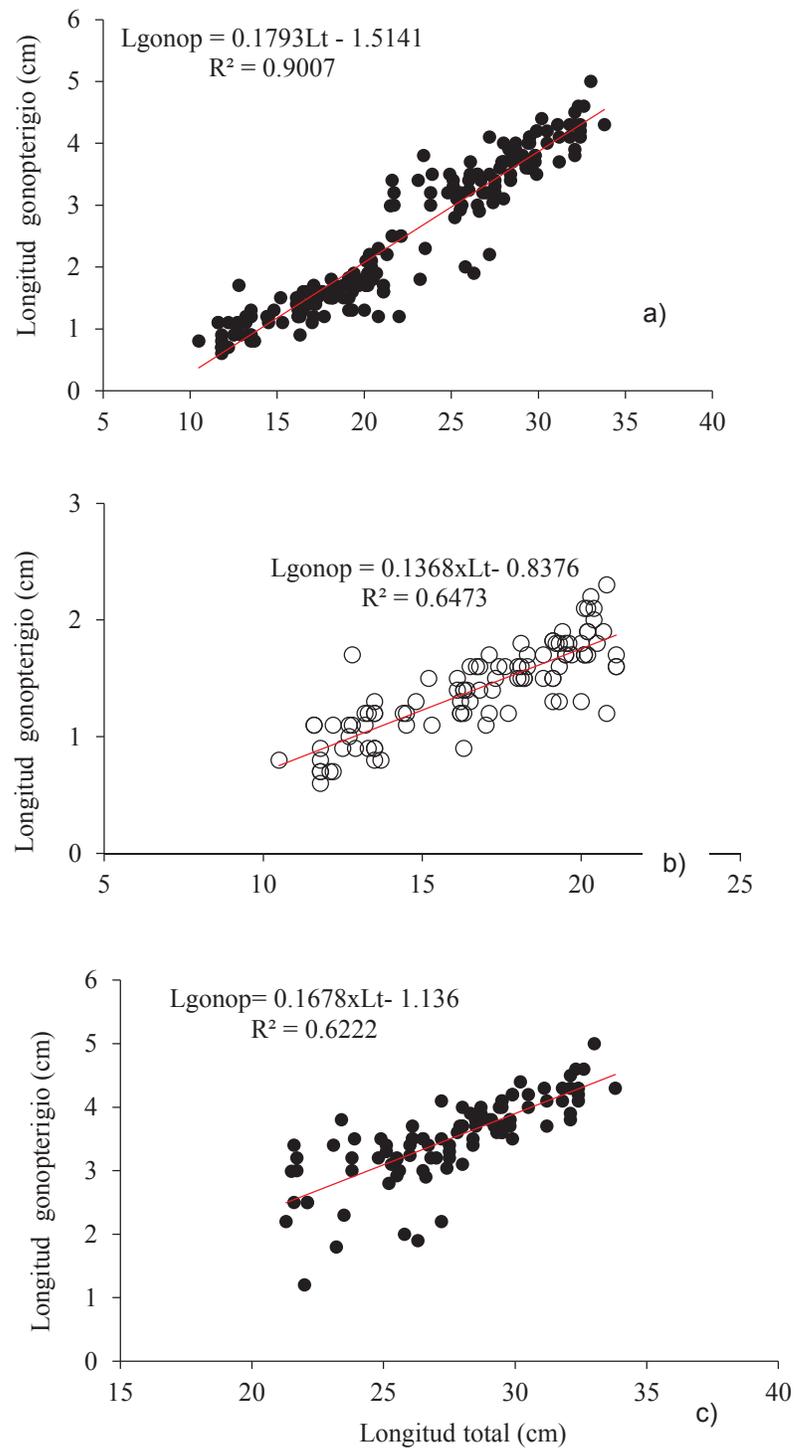


Figura 25. Relación longitud total y la longitud del gonopterigio a) total de la muestra n=201, b) machos inmaduros, c) machos maduros de *U. chilensis*.

7.5.2 Relación longitud total - longitud de testículos

A partir de los 10.5 Lt (cm) los machos desarrollaron ambos testículos, esta talla representó al organismo de vida libre más pequeño. Los testículos en machos inmaduros midieron desde 0.3 a 3 cm de largo ($\bar{x} = 1.7$ cm), hasta los 15.3 Lt (cm) se encontraron poco desarrollados y transparentes. También se localizaron machos inmaduros entre 16.3 a 23.4 Lt (cm) muy probablemente es la etapa de transición de inmaduro a maduro. La relación lineal fue dada por la ecuación $L_{tes} = 0.196 Lt - 1.4$, $R^2 = 0.6$ (Figura 26).

Los machos maduros presentaron testículos granulosos, de color rojizo, de 2 a 7 (cm) ($\bar{x} = 3.7$ cm) en tallas de 23 a 32 Lt (cm) la relación lineal entre el desarrollo de los testículos fue proporcional a la longitud total del organismo descrita por: $L_{tes} = 0.35 Lt - 6.1$, $R^2 = 0.5$ (Figura 27).

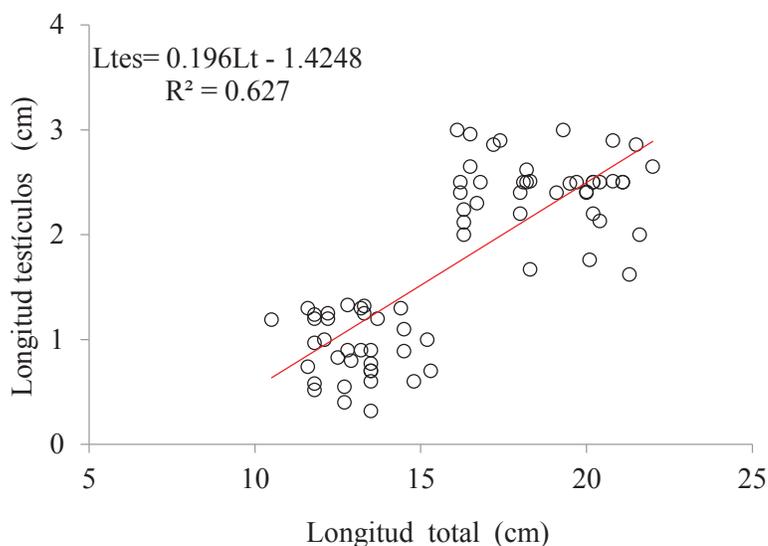


Figura 26. Longitud del organismo y la longitud de testículos en machos inmaduros de la raya *U. chilensis*.

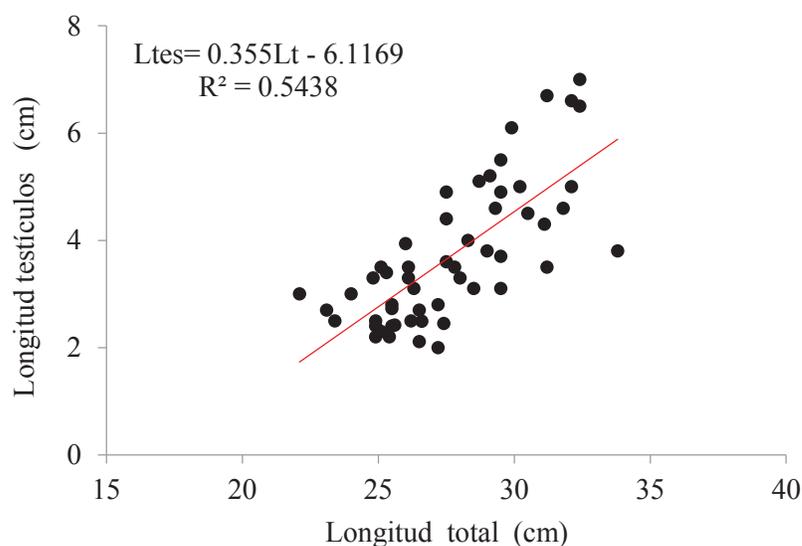


Figura 27. Longitud del organismo y la longitud de testículos en machos maduros de la raya *U. chilensis*.

7.5.3 Relación longitud total-glándula oviducal

El desarrollo de la glándula oviducal (GOv) fue visible en hembras a partir de los 18 Lt (cm), lo cual coincidió con el desarrollo de ovarios. El diámetro de la glándula oviducal en hembras inmaduras presentó un intervalo entre 0.8 y 3 cm, y en hembras entre los 25 y 39.2 Lt (cm) presentaron diámetros máximos de 7.3 cm y fueron consideradas como maduras (Figura 28). El crecimiento de la glándula oviducal comenzó a presentarse durante los meses de enero a marzo, manteniendo una constante en el aumento del diámetro hasta el mes de diciembre. Durante abril y agosto se registró un número menor de organismos ($n = 9$), y en mayo no se registró ningún dato, la relación lineal entre el diámetro de la glándula oviducal y la Lt fue: $GOv = 0.24 Lt - 3.1$, $R^2 = 0.6$ (Figura 29).

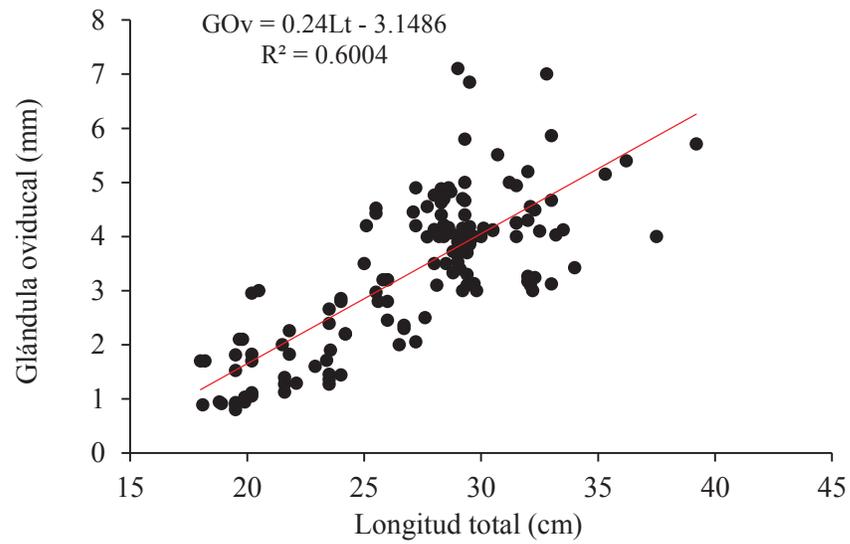


Figura 28. Relación del incremento del diámetro de la glándula oviducal y la longitud total de hembras de *U. chilensis*.

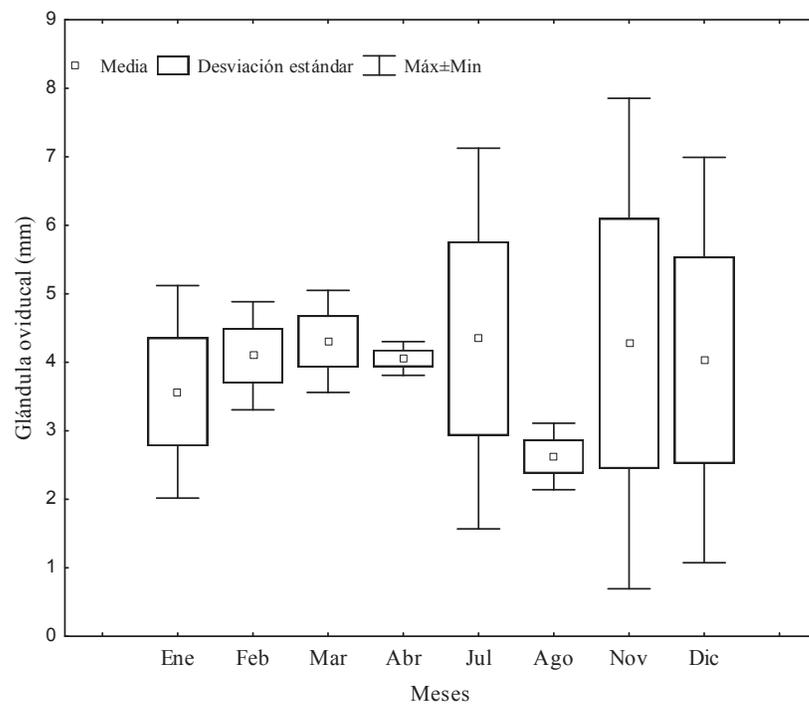


Figura 29. Desarrollo de la glándula oviducal en hembras de *U. chilensis* durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

7.5.4 Desarrollo de úteros

U. chilensis puede presentar simultáneamente el desarrollo de ambos úteros, pero con una tendencia al desarrollo del útero izquierdo preferentemente. Un total de 316 úteros fueron medidos en ancho y longitud, el 24% correspondió a úteros desarrollados en la cavidad del lado derecho, y el 76% correspondió a úteros izquierdos. La medida morfométrica en longitud total del útero derecho ($\bar{x} = 3$ cm) y útero izquierdo ($\bar{x} = 4$ cm), y su relación con el ancho del útero derecho $AUD = 0.49 Lt - 0.11$, $R^2 = 0.5$ ($\bar{x} = 1.4$ cm) y útero izquierdo $AUI = 0.49 Lt - 0.05$, $R^2 = 0.54$, ($\bar{x} = 2$ cm) mostró una tendencia lineal positiva la cual indicó, que conforme aumenta la longitud del útero, aumenta su ancho. Sin embargo el coeficiente de correlación fue muy bajo para ambos úteros (Figura 30).

Hembras inmaduras comenzaron el desarrollo de los úteros a partir de las tallas entre 16.3 a 21 Lt (cm) estos úteros presentaron paredes muy delgadas, sin presencia de embriones, ni trofonemas, además de ser coincidentes con el desarrollo de los ovarios y la glándula oviducal apenas visible. En la relación de talla vs longitud de útero izquierdo $LUI = 0.20 Lt - 0.2$, $R^2 = 0.3$ y útero derecho $LUD = 0.2 Lt - 2.9$, $R^2 = 0.5$, se observó una alta dispersión de los datos en organismos a partir de los 28.2 a 49.5 Lt (cm). Las tallas entre 28.2 a 39.2 Lt (cm) presentaron el desarrollo de 57 úteros en la cavidad uterina derecha y 219 en la izquierda, todas estas tallas desarrollaron hilos trofonemas y embriones en diferentes grados de desarrollo, siendo más desarrollados los del lado izquierdo, consideradas como hembras maduras (Figura 31). Conforme las hembras de la raya chilena comienzan su crecimiento en longitud total (cm), la longitud y ancho de los úteros parece aumentar también.

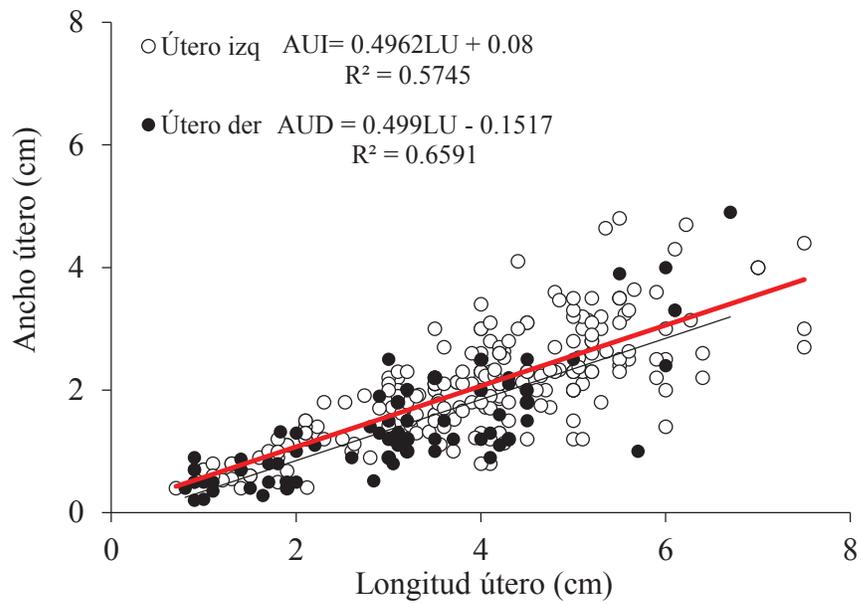


Figura 30. Longitud y ancho del útero en hembras de la raya *U. chilensis*.

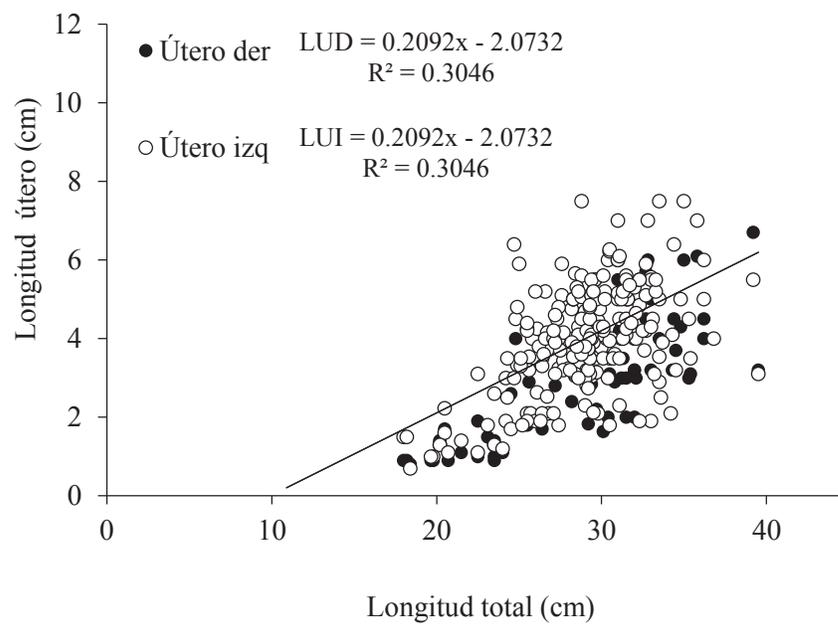


Figura 31. Longitud y ancho del útero en hembras de la raya *U. chilensis*.

7.5.5 Fecundidad

Un total de 223 ovocitos con un diámetro máximo de 9.5 mm ($\bar{x} = 3.8$ mm) fueron observados siempre en el ovario izquierdo de 123 hembras con tallas entre 18 a 35 Lt (cm) ($\bar{x} = 28.3$ mm). Tallas de 18 a 24.2 Lt (cm) presentaron ovocitos de color transparente (0.6 a 2.8 mm diámetro) y tallas de 24 y 34 Lt (cm) exhibieron ovocitos de color amarillo (0.6 a 9.8 mm diámetro). De acuerdo al modelo lineal, no existe una relación entre el diámetro de los ovocitos y la Lt ($R^2 = 0.43$) (Figura 32). Sin embargo los resultados observados, parecen mostrar una relación positiva entre el diámetro máximo de ovocito y el grado de madurez de las hembras (Figura 33). La fecundidad uterina en hembras grávidas con tallas de 24.3 a 39.2 Lt (cm) ($\bar{x} = 29.2$, $n = 126$) presentaron una dominancia en el número de embriones ($n = 172$) en comparación con el útero derecho ($n = 16$).

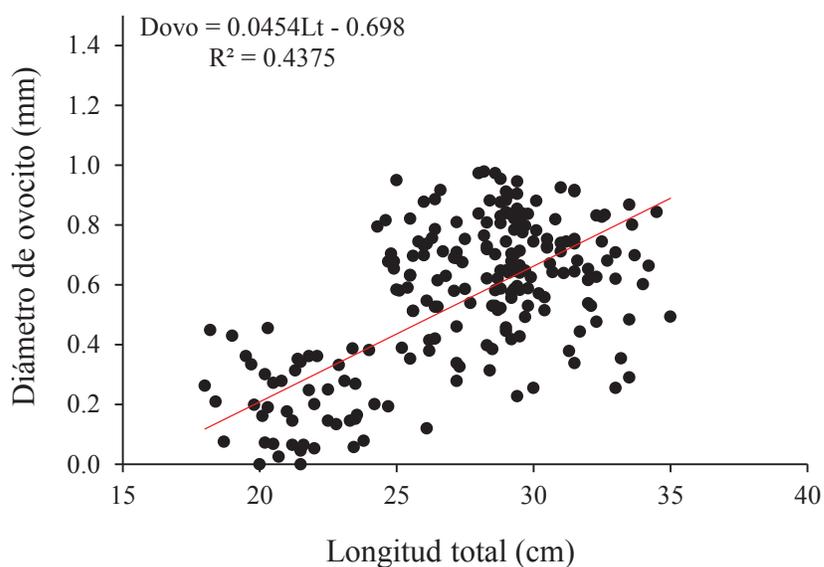


Figura 32. Relación de la longitud total y el diámetro de los ovocitos en la raya *U. chilensis*.

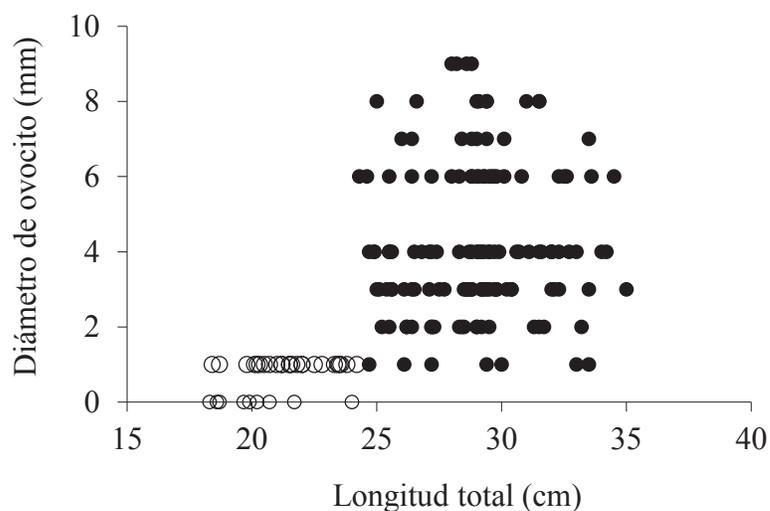


Figura 33. Diámetro máximo de ovocito para hembras maduras e inmaduras de la raya *U. chilensis* durante el 2012.

Esta fecundidad uterina varió de uno a cinco embriones por hembras la frecuencia de aparición de un solo embrión fue 61.9% ($n = 78$) y cuatro embriones 2.38% ($n = 3$) fue la más típica (Figura 34). La fecundidad en el útero izquierdo fue de máximo 3 embriones y en el derecho de 2 embriones. La relación de la longitud embrionaria vs la longitud total fue positiva (Figura 35) ($n=126$, $r^2=0.10$). La proporción sexual encontrada en embriones fue de 1:1, la prueba de X^2 mostró diferencias estadísticas significativas ($X^2 = 0.99$, $gl = 2$, $p < 0.05$).

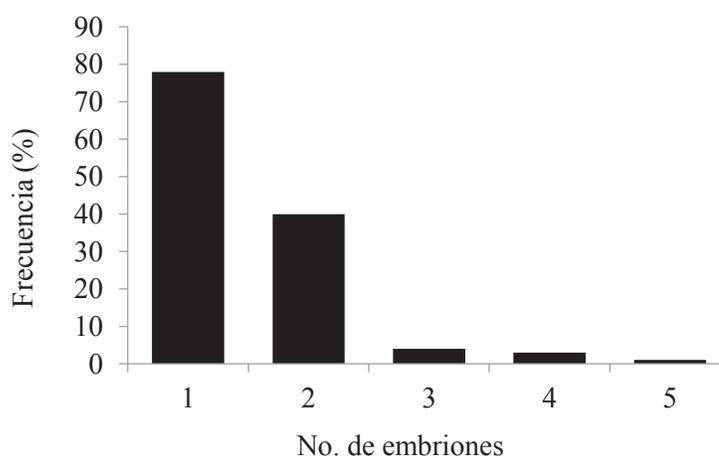


Figura 34. Distribución de frecuencias de embriones por hembra de la raya *U. chilensis*.

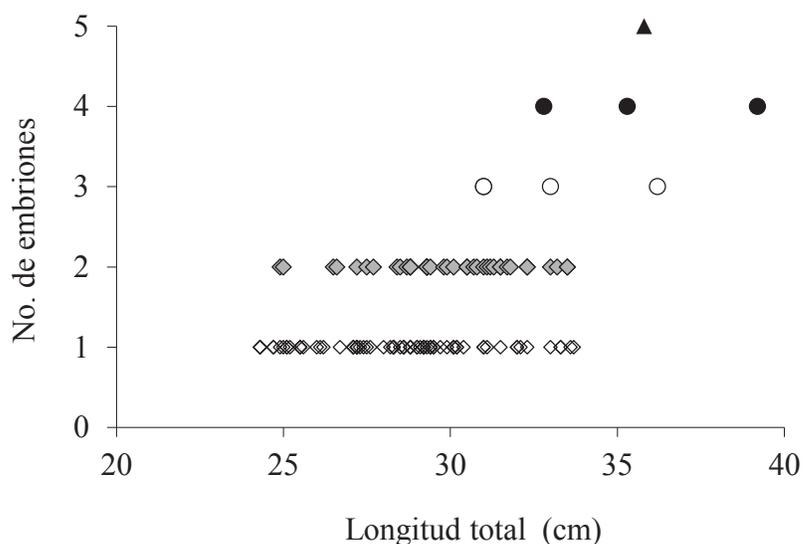


Figura 35. Relación entre el número de embriones por hembra, y la longitud total para *U. chilensis*.

7.5.6 Ciclo de ovulación

Al analizar el diámetro de los ovocitos por mes se observó lo siguiente: a) hembras con tallas de 18 Lt (cm) desarrollaron ovocitos ($\bar{x} = 2.2$ mm diámetro) apenas visibles y muy poco vitelo de febrero-abril; durante mayo y junio no se registraron y un segundo período de maduración parece ocurrir de julio-noviembre con diámetros máximos en marzo y abril, con la particularidad que estas hembras no presentaron desarrollo de úteros (Figura 36). b) se observaron hembras con tallas promedio de 29.3 Lt (cm) que presentaron el desarrollo de ovocitos ($\bar{x} = 6.1$ mm diámetro) más definidos con una coloración amarilla, marzo y abril fueron coincidentes con el desarrollo máximo al mismo tiempo que presentaron el desarrollo de ambos úteros, pero sin la presencia de embriones (Figura 37). c) hembras consideradas en su etapa máxima de madurez ($\bar{x} = 28.8$ Lt cm) presentaron ovocitos completamente maduros de abril a noviembre (Figura 37). Esto sugiere que el desarrollo de los ovocitos es gradual a lo largo de los meses de muestreo, identificando dos períodos de ovulación a principios del invierno y en verano, así como dos períodos de máximo crecimiento en otoño y primavera (Tabla X) (Figura 38).

Tabla X. Estadística descriptiva de la cantidad de ovocitos entrados pro mes durante el 2012. N: número de organismos, Diám máx: Diámetro máximo de ovocito, Diám mín: Diámetro mínimo de ovocito, *sd*: desviación estándar.

Mes	n	Promedio	Diám. máx	Diám. mín.	<i>sd</i>
Enero	51	3.1	6.7	0.7	1.6
Febrero	29	3.4	6	0.6	1.6
Marzo	31	5.3	9.4	1.5	2
Abril	22	5.9	9.8	1.7	2.6
Mayo	8	5.4	7.6	3.1	1.6
Julio	23	3.8	6.6	0.6	1.6
Agosto	9	3.6	6.3	1.6	1.5
Noviembre	25	3.9	8.9	0.8	2.4
Diciembre	25	3.4	7.7	0.5	1.6

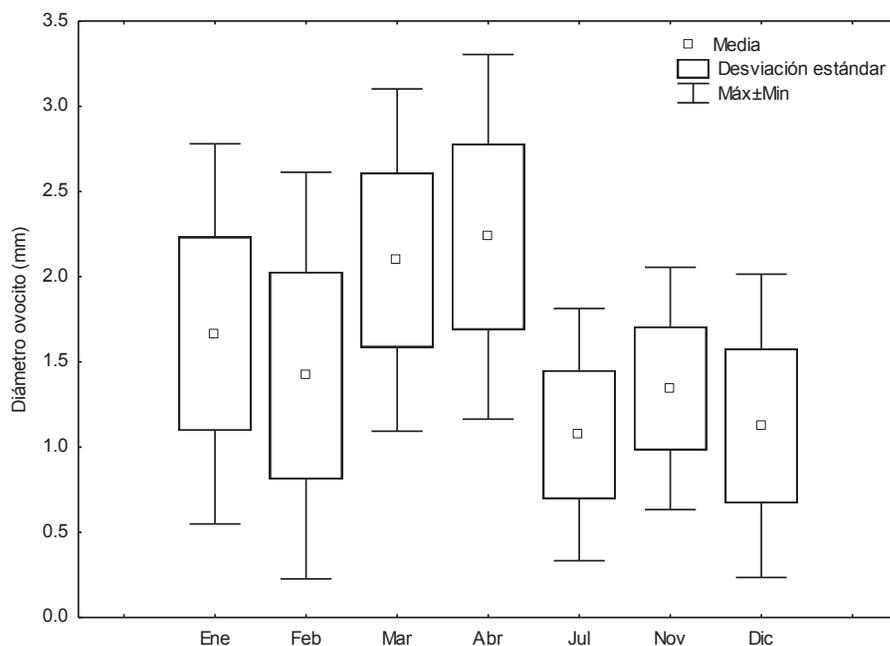
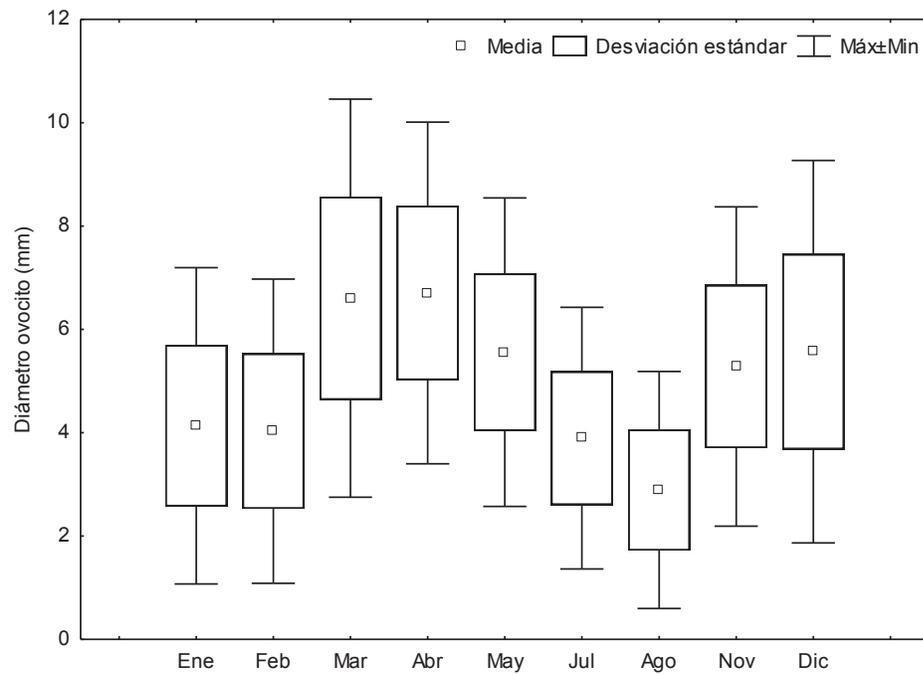


Figura 36. Promedio del diámetro máximo de ovocitos en hembras durante los meses de muestreo de 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

**Figura**

Promedio mensual del diámetro de ovocitos en a) hembras inmaduras y b) hembras maduras sin desarrollo de embriones, de la raya *U. chilensis*.

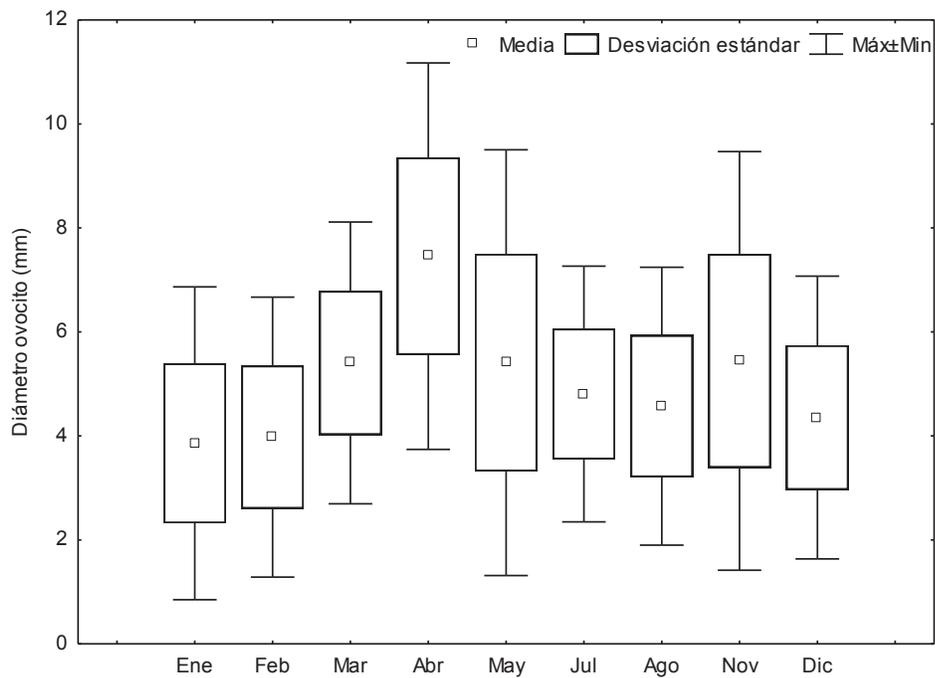
37.

Figura 38. Promedio mensual del diámetro de ovocitos en hembras maduras con presencia de embriones en la raya *U. chilensis*.

7.5.7 Período de gestación

Un total de 188 embriones con tallas entre 1.6 y 16 Lt (cm) fueron registrados en 123 hembras grávidas; este intervalo de talla correspondió a 172 embriones que estuvieron presentes durante todo el año. Durante abril, julio y agosto se observó un promedio máximo en la Lt embrionaria, la cual fue menor de diciembre a marzo, con posibles períodos de nacimiento en primavera, y un posible segundo período durante el verano (Tabla XI) (Figura 39). Embriones del útero izquierdo mostraron el desarrollo del embrión más pequeño encontrado de 1.6 Lt (cm) y tallas máximas de 13.9 Lt (cm) en el mes de marzo-abril y julio-agosto. Por su parte embriones del útero derecho mostraron una talla de 3.6 a 12.2 Lt (cm), con una talla máxima en el mes de julio y noviembre. Los meses de marzo-abril y noviembre se identificaron como períodos de ovulación, lo que permite suponer que al mismo tiempo que sucede la fecundación se da inicio al desarrollo embrionario con un posible período de gestación de tres a cuatro meses.

Tabla XI. . Estadística descriptiva de la cantidad de embriones encontrados pro mes durante el 2012. n: número de organismos, Máx: talla máxima Lt (cm), Mín: talla mínima Lt (cm), *sd*: desviación estándar.

Tota de Embriones encontrados					
	n	\bar{x}	Máx	Mín	<i>sd</i>
Enero	22	8.8	12	6.2	1.5
Febrero	21	8.9	11.5	6.1	1.6
Marzo	24	9.6	12.5	7	1.6
Abril	20	9	13.5	4.4	2.1
Mayo	5	10.9	12.1	9.8	1.1
Julio	34	8.6	13.9	2	2.8
Agosto	4	11.4	13.5	9.5	2.2
Noviembre	35	9.3	12.5	5.8	1.9
Diciembre	23	7.2	11.3	1.6	2.7

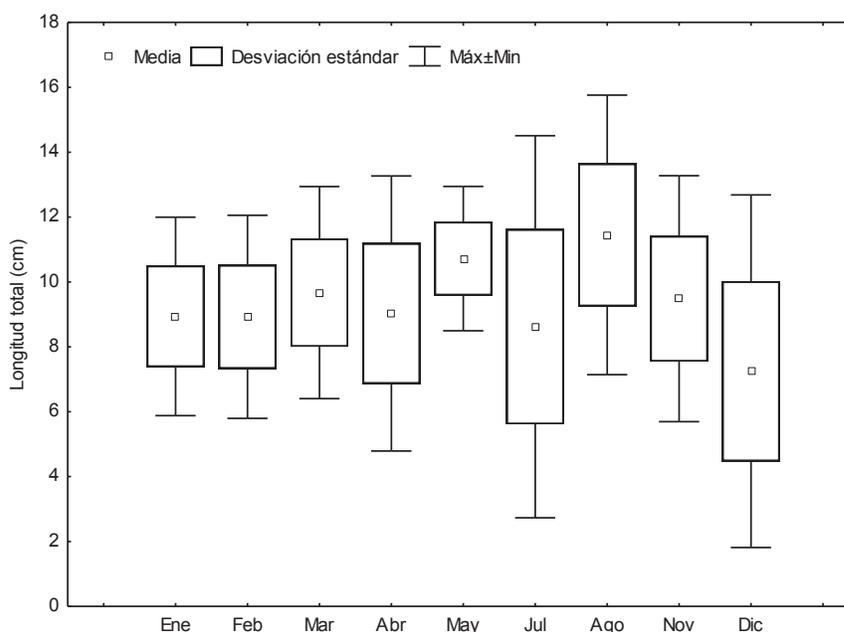


Figura 39. Talla embrionaria encontrada de la raya *U. chilensis* en el Golfo de Tehuantepec.

7.6 Talla de nacimiento

Se encontraron embriones de todas las tallas durante los meses de muestreo, sin embargo los promedios máximos en la talla embrionaria se observaron entre los 12 y 16 Lt (cm). Por su parte organismos considerados como recién nacidos dada su condición de madurez previamente descrita (Figura 40) tuvieron promedios de tallas máximas de nacimiento entre 10 y 14.5 Lt (cm) coincidentes a la máxima talla embrionaria reportada, sugiriendo que nacen en ese intervalo de talla. Sugiriendo que muy posiblemente crecen durante los meses de diciembre a marzo para nacer en un primer período de marzo a abril, y un segundo período puede ocurrir de julio a agosto, es decir, que estos embriones podrían comenzar su desarrollo durante el mes de diciembre del año anterior.

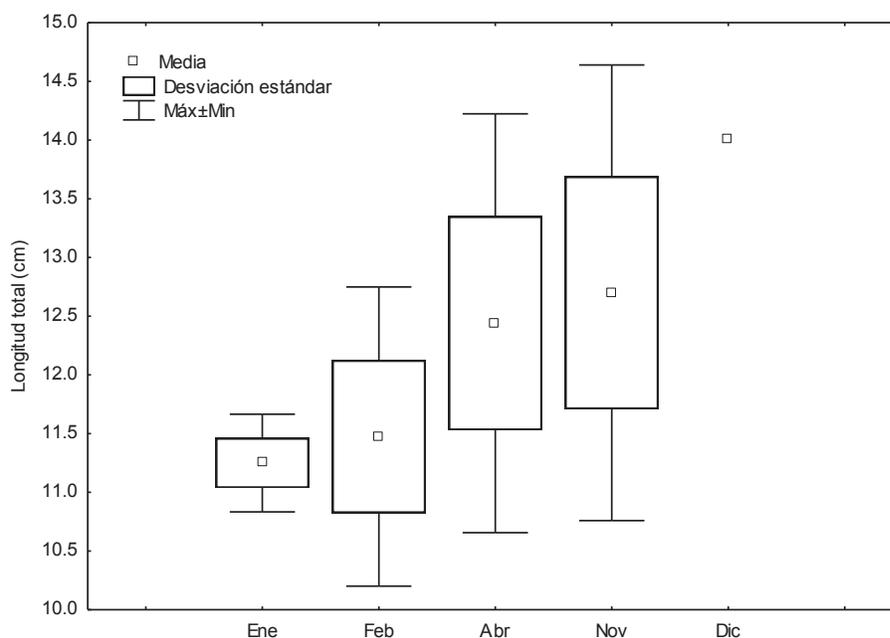


Figura 40. Talla de nacimiento encontrada de la raya *U. chilensis* en el Golfo de Tehuantepec.

7.6.1 Longitud total- ancho de disco y longitud total embrionaria

La ecuación dada entre la talla materna y la talla embrionaria mostró un coeficiente de correlación y un valor de la pendiente muy bajo: $L_{\text{tembrión}} = 0.3L_t - 0.12$, $R^2 = 0.15$ (Figura 41). $L_{\text{tembrión}} = 0.45AD + 1.03$, $R^2 = 0.11$ (Figura 42). Hembras maduras con tallas a partir de los 24.3 Lt (cm) presentaron embriones con tallas entre 4.7 a 10.3 Lt (cm), y tallas maternas de 30.4 a 33.2 Lt (cm) presentaron embriones con las mismas longitudes totales que las encontradas en hembras de tallas menores.

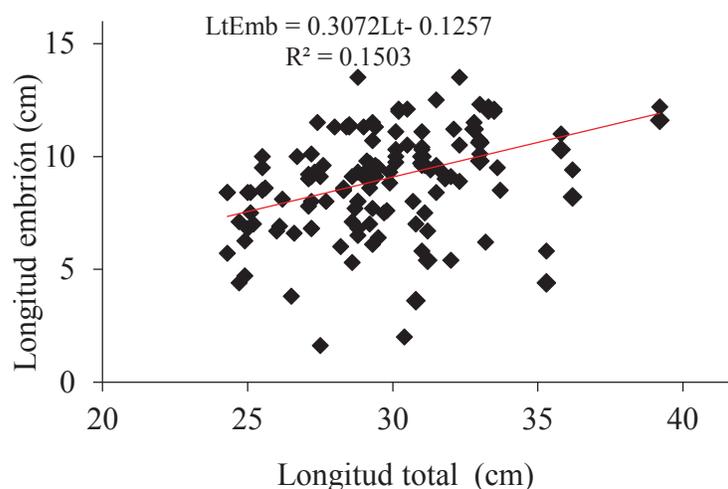


Figura 41. Longitud total de hembras gávidas y la talla embrionaria.

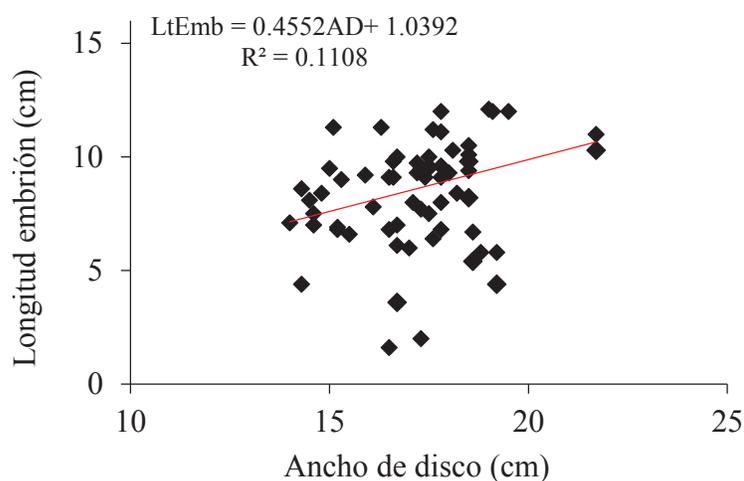


Figura 42. Relación entre el ancho del disco en hembras gávidas y la talla embrionaria.

7.7 Talla de primera madurez

La talla de primera madurez se estimó para 490 hembras, de las cuales 224 se determinaron como hembras inmaduras con tallas entre 10.9 y 19.5 Lt (cm) ($\bar{x} = 25.3$, $ds = 6.3$, mediana = 27.2, moda = 29) y 266 hembras fueron consideradas como maduras con tallas de 22.4 a 39.5 Lt (cm) ($\bar{x} = 25.3$, $ds = 6.3$, mediana = 27.2, moda = 29) (Figura 43). De acuerdo al criterio de información de Akaike, el método de Richards, fue el que describió de manera más verosímil el ajuste de los

datos con un valor de $AIC = 25.06$, $\omega_i = 91.2$, contrario al método de Gompertz, el cual no tuvo ninguna aproximación para describir los datos en la estimación de la talla de primera madurez ya que arrojó un valor de $AIC = 42.7$ y un peso de $\omega_i = 0.01$ (Tabla XII). Los resultados obtenidos para los parámetros calculados por el algoritmo negativo de máxima verosimilitud mostró que las hembras de *U. chilensis* alcanzaron la talla de primera madurez L_{50} a los 25.8 Lt (cm). Por su parte los métodos de Brouwer-Giffiths y Bakhayokho resultaron coincidentes al determinar que las hembras alcanzaron la talla L_{50} a los 24.61 Lt (cm) (Tabla XIII). En contraste a los tres métodos logísticos descritos anteriormente, el método sigmoideo de Gompertz, estimó que las hembras alcanzan su talla de primera madurez a los 22.9 Lt (cm) (Figura 44). El método de Bakhayokho presentó el menor valor de sesgo y de porcentaje de sesgo para el parámetro L_{50} , denotando que el valor promedio estimado por simulación fue cercano al valor estimado del parámetro L_{50} para los datos observados (Figura 44).

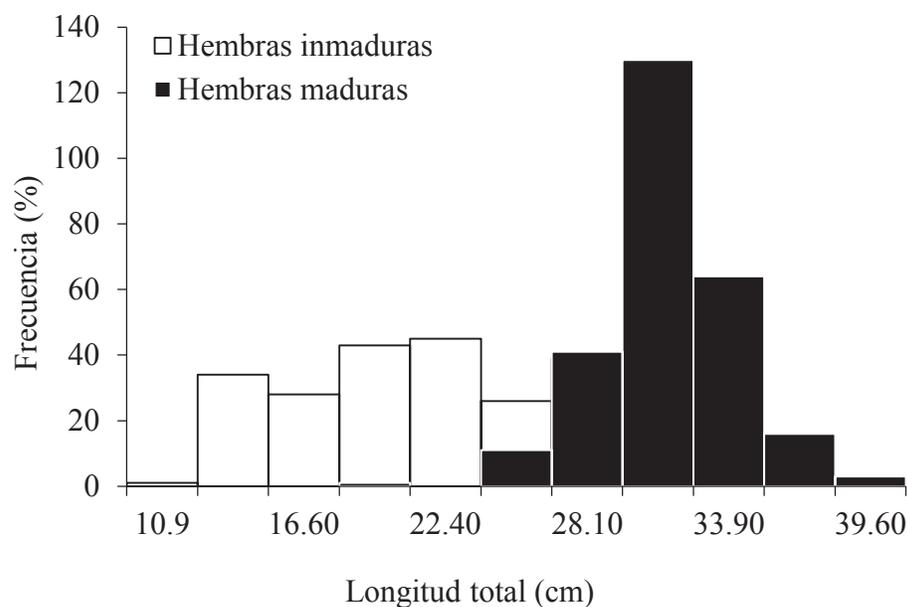


Figura 43. Histograma de frecuencia de madurez gonádica en la raya *U. chilensis*, durante el 2012 en el Golfo de Tehuantepec.

Tabla XII. Valores obtenidos para cada uno de los modelos de estimación de primera madurez en *U. chilensis*. θ_i = parámetros, Δ_i = diferencia del AIC, y ω_i = la evidencia a favor que mostró cada modelo de acuerdo al criterio de Akaike (AIC).

Modelos	θ_i	Valor	\bar{x}	sd	CV	Sesgo	% sesgo	IC Min	IC Máx
Richards	K	1.13	1.26	0.53	0.42	0.13	10.15	0.09	2.18
	m	4.01	2.91	1.01	0.48	0.10	2.34	2.04	5.99
	L_{50}	25.89	25.32	1.54	0.06	-0.57	-2.26	22.8	28.9
Brouwer-Giffiths	α	1.54	1.42	0.15	0.10	-0.12	-8.26	1.26	1.83
	L_{50}	24.61	23.06	2.16	0.09	-1.00	-4.21	20.3	28.8
								7	1
Bakhayokho	α	15.96	15.60	1.88	0.12	-0.36	-2.32	12.2	19.6
	β	-0.65	-0.63	0.11	-0.17	-0.01	1.83	-0.87	-0.43
	L_{50}	24.61	22.90	2.71	0.11	0.39	1.58	19.2	29.9
Gompertz	θ	0.39	0.38	0.06	0.17	-3.35	-3.35	0.29	0.52
	L_{50}	22.88	21.38	3.02	0.14	-7.03	-7.03	16.9	28.8
								7	0

Tabla XIII. Valores obtenidos para cada modelo candidato de primera madurez en hembras de acuerdo al criterio de selección AIC. θ_i = parámetro, AIC= criterio de selección, Δ_i = diferencia AIC, ω_i = peso de Akaike.

Modelos	θ_i	AIC	Δ_i	ω_i
Richards	3	25.06	0.00	91.25
Brouwer-Giffiths	2	30.67	5.61	5.51
Bakhayokho	3	31.75	6.69	3.22
Gompertz	2	42.79	17.73	0.01

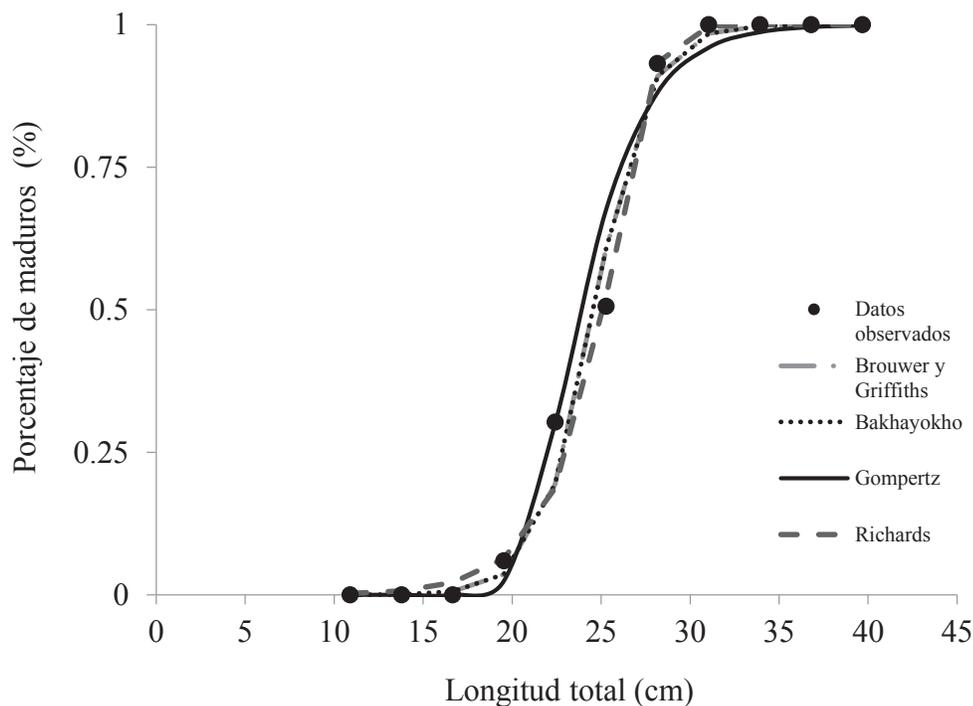


Figura 44. Ajuste de los modelos a la talla de primera madurez en *U. chilensis*

El sesgo para el método de Richards fue de -0.57 (-2.2%) para el método de Gompertz fue de -1.5 (-7%) y finalmente el sesgo estimado para el método de Brouwer-Giffiths fue de -1 (-4.2%). Las salidas de las simulaciones para los parámetros estimados para hembras inmaduras y maduras se muestran en el figura 45. Dado que tres de los cuatro métodos propuestos, describieron los datos observados a la talla de primera madurez, se realizó un enfoque de la inferencia de multimodelos a partir de la evidencia a favor obtenida al estimar el valor del parámetro L_{50} . Los resultados mostraron que el promedio obtenido para L_{50} fue de 25.7 cm (IC = 22.6 - 28.9 Lt cm), cercano al valor obtenido por el método de Richards, que estimó la talla de primera madurez a los 25.8 Lt (cm) (IC = 22.8 - 28.9 Lt cm) (Tabla XIV) (Figura 46).

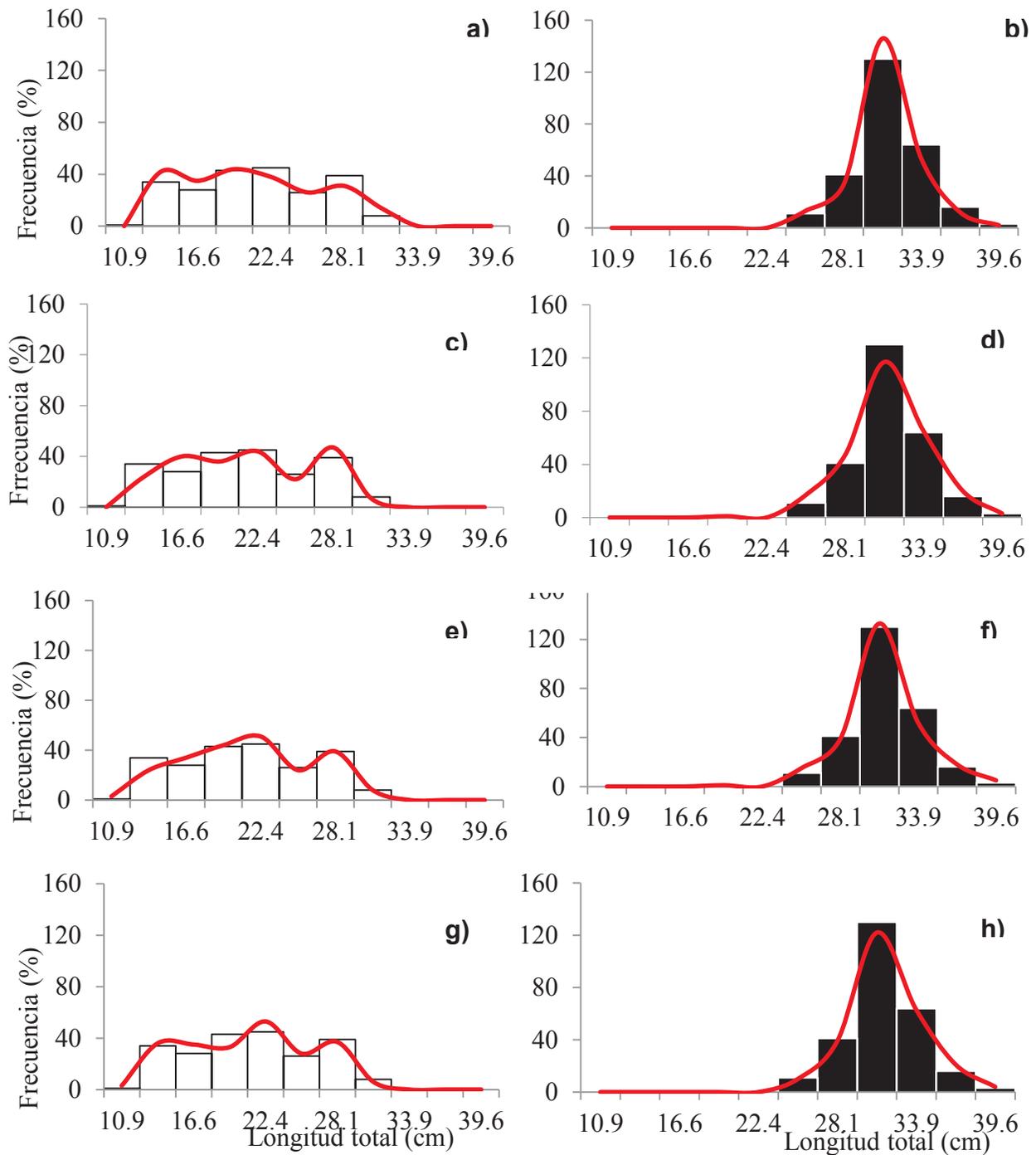


Figura 45. Simulaciones de salida para los parámetros de los modelos: a-b) Richards, c-d) Brouwer-Giffith, e-f) Bakhayokho y g-h) Gompertz. Los datos observados en barras de lado izquierdo corresponden a hembras inmaduras y las del lado izquierdo a hembras maduras. La línea en rojo indica la frecuencia estimada a través de la simulación.

Taba XIV. Valor obtenido para el parámetro L_{50} , de acuerdo a la teoría de multimodelo. Se muestran los intervalos de confianza (IC) al 95%, mínimos y máximos y el valor medio para cada uno de los modelos de acuerdo al peso ω_i .

Modelos	L_{50}	IC mín	IC máx	ω_i	L_{50} min	L_{50} máx
Richards	25.89	22.87	28.91	23.62	20.87	26.38
Brouwer-Giffiths	24.61	20.37	28.84	1.36	1.12	1.59
Bakhayokho	24.61	19.29	29.92	0.79	0.62	0.96
Gompertz	22.88	16.97	28.80	0.00	0.00	0.00
Valor promedio				25.78	22.61	28.94

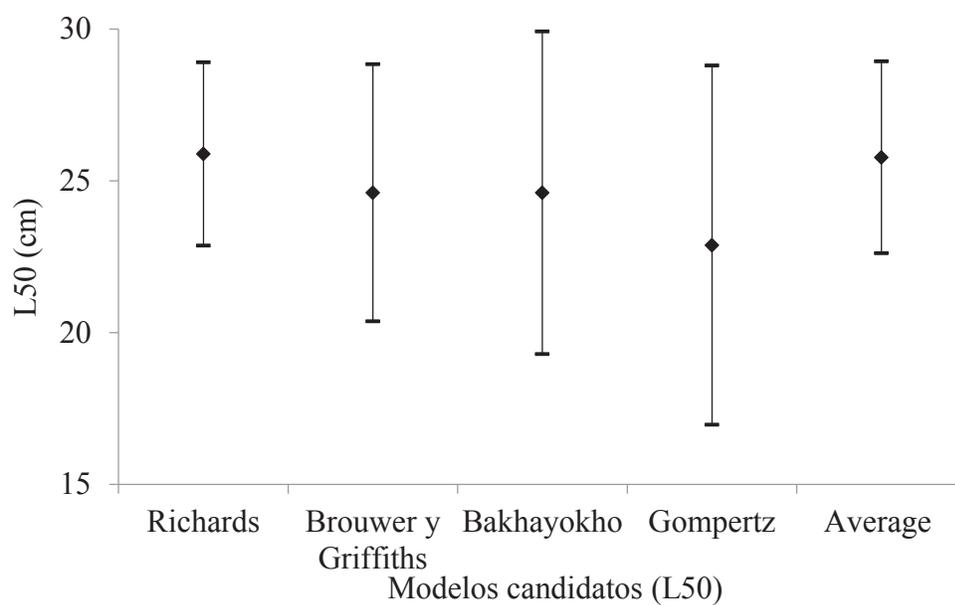


Figura 46. Modelo promedio a partir de la evidencia a favor obtenida al estimar el valor del parámetro L_{50} en hembras de la raya *U. chilensis*.

7.8 Edad y crecimiento

7.8.1 Relación longitud total – diámetro vertebral

La relación entre la longitud total (Lt) vs el diámetro vertebral (Rv) tuvo un ajuste de tipo lineal, en donde el intercepto y la pendiente variaron significativamente entre sexos ($p= 0.0001$). Se observó también una alta dispersión en hembras, por lo que se consideraron los resultados por separado obteniendo las siguientes relaciones: Hembras: $Dv = 0.14Lt - 1.1$, $R^2 = 0.85$, $n = 491$ (Figura 47). Machos: $Dv = 0.12Lt - 0.85$, $R^2 = 0.84$, $n = 205$ (Figura 47).

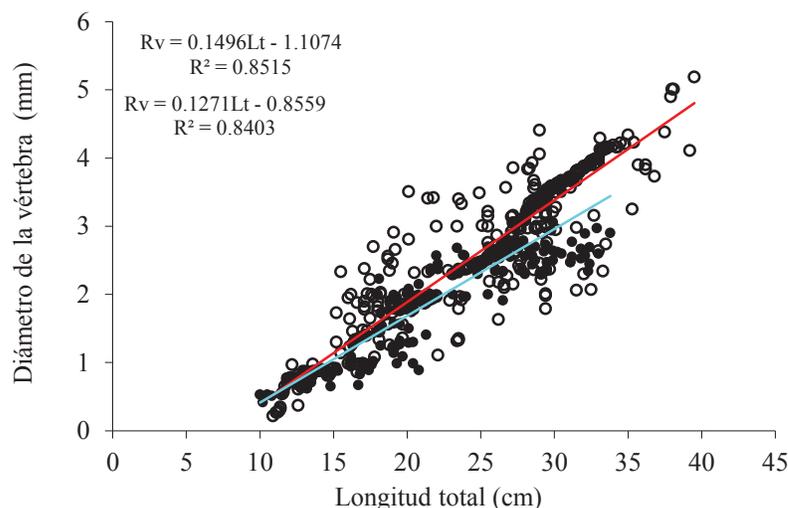


Figura 47. Relación entre la longitud total (cm) y el radio vertebral mm en hembras (línea roja) y machos (línea azul) de la raya *U. chilensis*.

7.8.2 Asignación de la edad

La edad estimado a partir del conteo de bandas de crecimiento, fue de 14 años en el caso de las hembras y de 12 años en el caso de los machos. El análisis de sesgo realizado sobre las lecturas de cada lector, indicó una alta precisión en la estimación de la edad. Se observó un incremento en la dispersión y alejamiento de la bisectriz teórica en la lectura de los grupos de edad de dos a cinco años y de doce a catorce años, a diferencia de los grupos de edad de siete a once años, por lo que la

asignación de edad en estos organismos jóvenes y muy viejos dificultando un poco la lectura (Figura 48). El porcentaje de error promedio (APE = 6.7%) (t -Student = 1.53, $p = 0.13$), el coeficiente de variación (CV = 9.5 %) y el porcentaje de acuerdo (PA = 93.1%), indicaron que la asignación de la edad fue consistente y las lecturas aceptables y reproducibles.

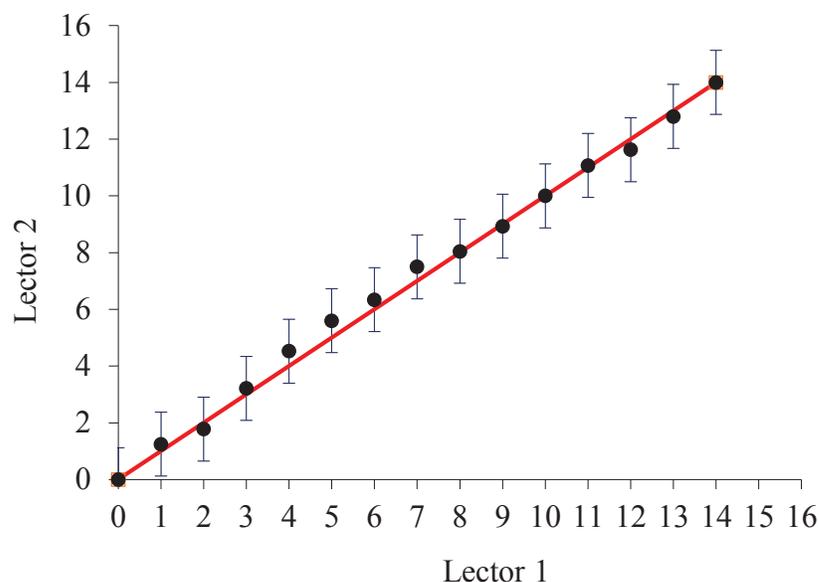


Figura 48. Gráfico de sesgo/edad de los pares de lecturas realizadas en cortes vertebrales de la raya *U. chilensis*. Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% para la media de las lecturas. La línea roja corresponde a la asignación 1 a 1 o visectriz.

7.8.3 Validación de la edad

Los incrementos marginales en los grupos de edades analizadas fueron significativamente diferentes entre meses ($H_{(8,696)} = 12.2$; $p < 0.001$). Se observó una disminución entre los meses de enero y abril, con un mínimo incremento en el mes de febrero ($\bar{x} = 0.13$, $ds = 0.05$) a abril ($\bar{x} = 0.19$, $ds = 0.06$) y comenzando a incrementar en el mes de mayo ($\bar{x} = 0.2$, $ds = 0.13$), indicando el inicio de la formación de la banda opaca. De julio hasta diciembre se detectó un aumento en los incrementos marginales, observándose un máximo en los meses de noviembre ($\bar{x} = 0.7$, $ds = 0.05$) y diciembre ($\bar{x} = 0.7$, $ds = 0.1$) cuando ha finalizado la formación

de la banda. Esto permite suponer que la deposición de las bandas de crecimiento fue anual en las rayas *U. chilensis*. La prueba de comparación múltiple mostró diferencias significativas, entre enero y mayo ($p < 0.005$), agosto ($p < 0.005$), noviembre ($p < 0.001$) y diciembre ($p < 0.005$) pero no entre enero y abril ($p < 0.05$) (Tabla XV) (Figura 49).

Tabla XV. Estadística descriptiva de los valores marginales por mes: promedio (\bar{x}), máximos (máx), mínimos (min), desviación estándar (*d.e*) y número de organismos por mes de muestreo (*n*).

Meses	\bar{x}	Máx	Min	<i>sd</i>	<i>n</i>
Enero	0.1	0.33	0.10	0.05	169
Febrero	0.1	0.23	0.05	0.05	135
Marzo	0.1	0.24	0.07	0.05	50
Abril	0.1	0.27	0.06	0.06	41
Mayo	0.2	0.50	0.08	0.13	18
Julio	0.3	0.57	0.12	0.14	107
Agosto	0.3	0.54	0.25	0.09	29
Noviembre	0.7	0.86	0.64	0.05	78
Diciembre	0.7	0.92	0.57	0.11	69

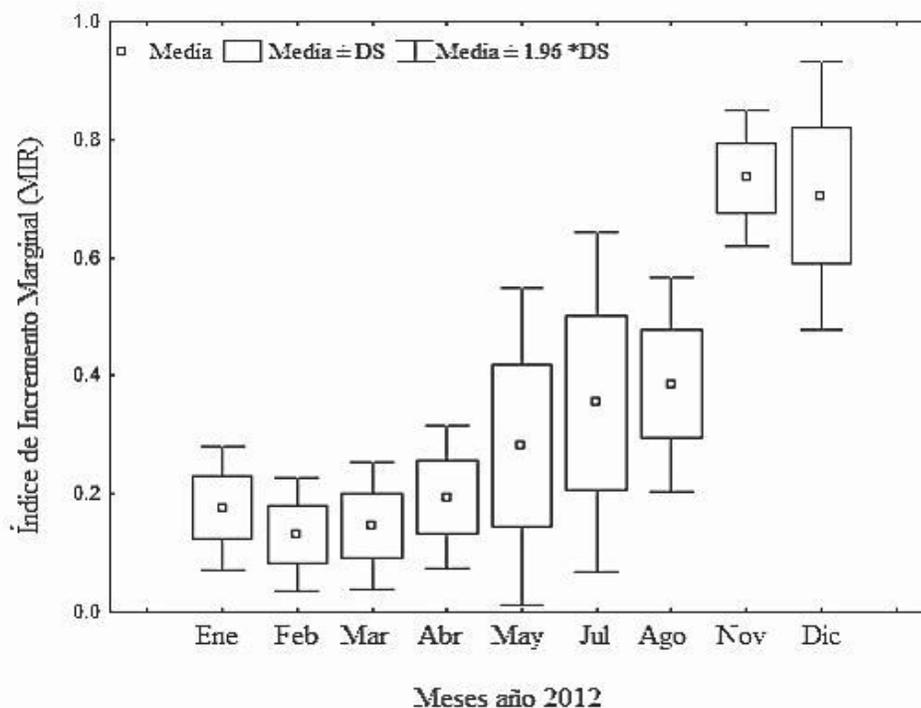


Figura 49. Valores de los Incrementos marginales (MIR) en la raya *U. chilensis* a lo largo del 2012.

7.8.4 Estructura de edad en *U. chilensis*

Del total de vértebras analizadas, 696 fueron utilizadas para la estimación de los datos de edad y el crecimiento en organismos con tallas entre 10.5 a 39.5 Lt (cm) ($\bar{x} = 23$). La distribución de frecuencias en el número de organismos respecto de la edad, tuvo una variación de cero a catorce años, siendo la edad de seis años la más representativa con un (16.8 %), seguida por las edades de tres (10 %), cuatro años (12.3 %) y cinco años (13.5 %); por su parte los organismos más longevos constituyeron apenas el 0.5 % del total (Figura 50).

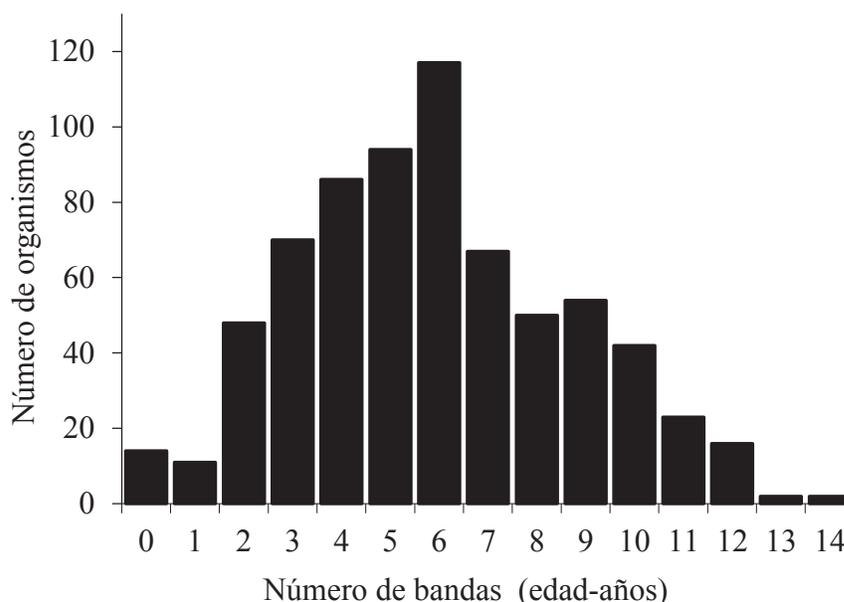


Figura 50. Distribución de frecuencias para la estructura de edad en la raya *U. chilensis*.

7.8.5 Estimación de la edad y el crecimiento individual

Con base en los resultados en la asignación, validación y estructura de edad para hembras y machos de *U. chilensis*, se estimó el patrón de crecimiento a partir de los datos a la edad-talla en 491 hembras (Figura 51) y 210 machos (Figura 52) para los diez modelos candidatos de crecimiento propuestos. En el caso de las hembras las curvas teóricas mostraron que los modelos de MG2F y MG2 presentaron un traslape, el modelo de MSCH2 describió una asíntota por encima de los datos observados, y los modelos de MG, ML y MSCH1 consideraron que las hembras alcanzan su talla asíntótica a partir de los 10 años de edad. Por su parte el MB mostró el mejor ajuste a los datos, considerando que las hembras tienen un crecimiento acelerado en sus primeros dos años de vida, a partir de los tres años hay una mayor variabilidad de los datos, y es a partir de los tres años que las hembras comienzan un crecimiento acelerado hasta alcanzar una longitud asíntótica cercana a los ocho años de edad, posterior a esta edad, las hembras crecen más lentamente hasta alcanzar la talla máxima estimada de 14 años (Figura 51). En el caso de los machos, mostraron patrones similares a las hembras en los

modelos de crecimiento, siendo el MG2 el modelo que mejor se ajustó a los de edad-longitud total, donde al igual que las hembras a partir de tres años de edad comienzan un crecimiento acelerado hasta alcanzar su longitud asintótica; los modelos de MSCH1 y MSCH2 no presentaron un traslape en el ajuste de las curvas a diferencia del resto de los demás modelos (Figura 52).

Hembras y machos crecen de manera diferente, de acuerdo a los parámetros de L^∞ el cual fue mayor en machos que en hembras, y valor de k fue menor en hembras que en machos, sugiriendo que los machos crecieron más lentamente que las hembras de la raya chilena. Considerando que el parámetro de edad hipotética (t_0) cuando los organismos tienen una talla cero, no tiene significado biológico, se estimó la longitud de nacimiento L_0 para ambos sexos considerando un rango observado de valores basados en la talla embrionaria más grande y la talla más pequeña de una raya recién nacida; el parámetro L_0 fue incorporado por los modelos de Gompertz dos parámetros (MG2) y Gompertz dos fases (MG2F) en el cual las hembras presentaron un $L_0 = 10.9 L_t$ (cm) y los machos de $L_0 = 10.5 L_t$ (cm) (Tablas XVI y XVII).

En las hembras los modelos de ML-2F presentaron una $L^\infty = 4.5$ y un valor de $k = 0.09$, el modelo de MVB-2 estimó valores de $L^\infty = 59.46$ y un valor de $k = 0.06$, finalmente el modelo de MVB presentó $L^\infty = 159.45$ y un valor de $k = 0.06$, lo anterior indicó que estos modelos subestimaron y sobrestimaron el valor de la longitud máxima observada de 39.5 Lt (cm). En los machos LGM2 estimó un valor de $L^\infty = 4.33$ y un valor de $k = 0.11$, para MVB-2 los valores de $L^\infty = 197.39$ y un valor de $k = 0.1$ y finalmente el MVB también sobrestimaron la longitud máxima observada de 33.7 Lt (cm) al presentar valores de $L^\infty = 193.83$ y un valor de $k = 0.01$. Comparativamente los coeficientes de crecimiento en estos modelos, variaron de 0.01 a 0.11 para los machos, y en hembras la variación fue menor de 0.06 a 0.09, indicando que la relación entre los parámetros L^∞ y k denotaron una covariación, consecuentemente, estos parámetros de crecimiento no tuvieron una interpretación biológica aceptable, por lo que fueron considerados modelos de crecimiento no aplausibles para describir los datos.

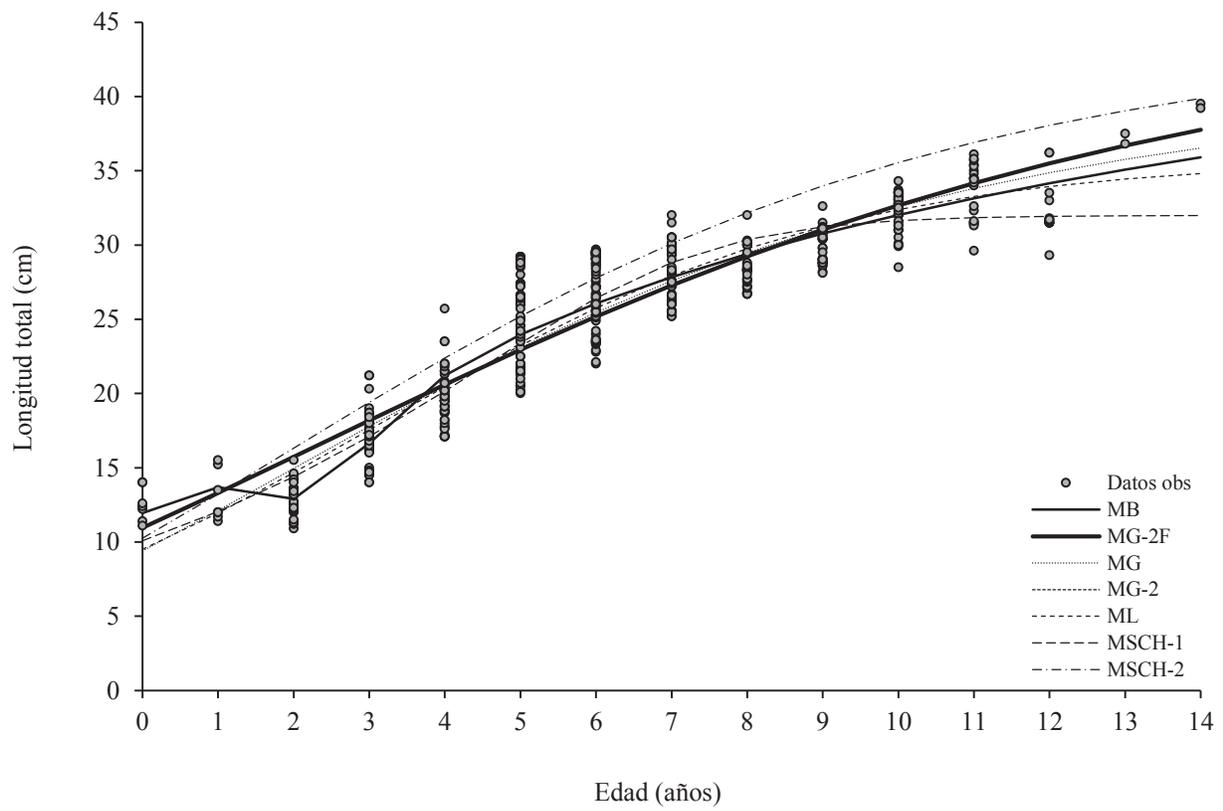


Figura 51. Curvas de crecimiento estimadas para hembras de la raya chilena *U. chilensis*.

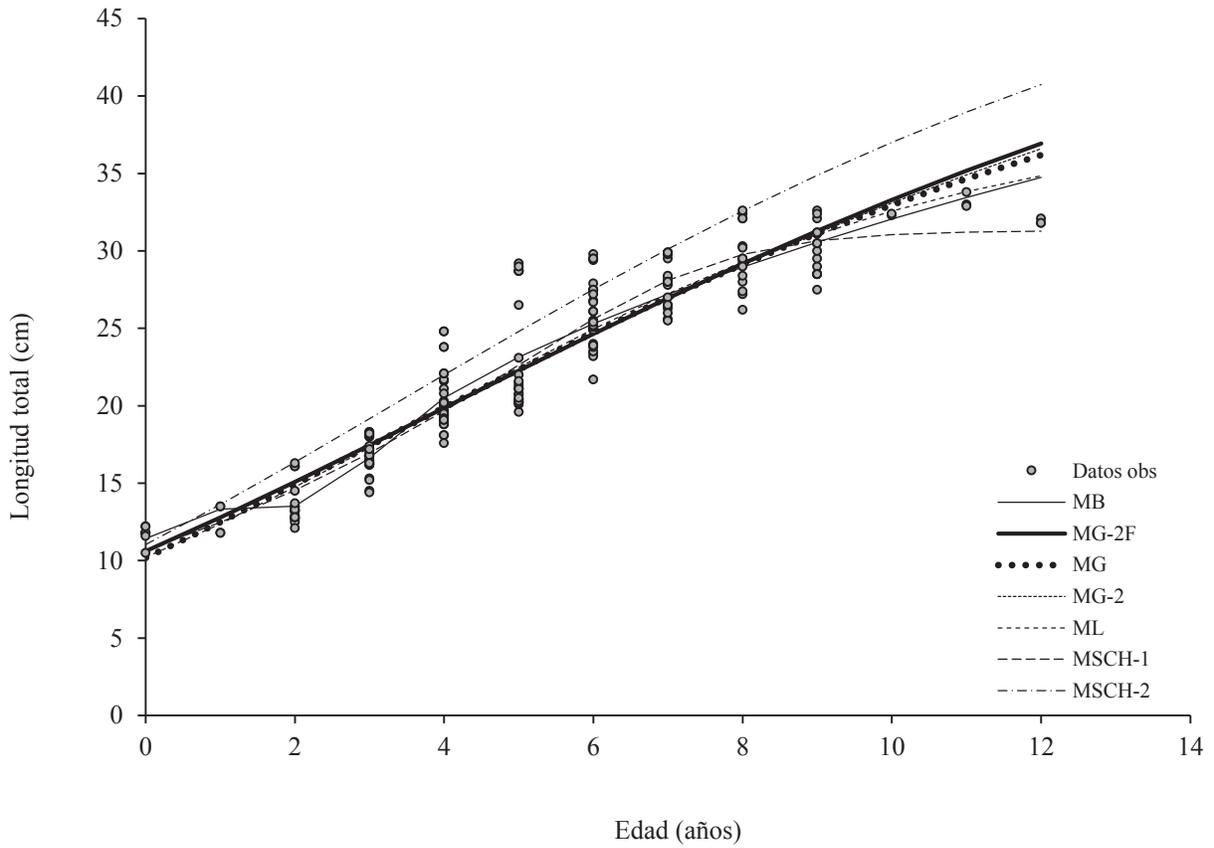


Figura 52. Curvas de crecimiento estimadas para machos de la raya chilena *U. chilensis*.

Tabla XVI. Valor de los parámetros obtenidos para cada uno de los modelos candidatos de crecimiento individual en hembras de la raya chilena *U. chilensis*. θ_i = parámetro, \bar{x} = media, $d.e$ = desviación estándar, CV= coeficiente de variación, sesgo, % sesgo corregido, IC min= intervalo de confianza mínimo, IC máx= intervalo de confianza máximo.

Modelos	θ_i	valor	\bar{x}	sd	CV	sesgo	% sesgo	IC min	IC máx
MB	L_∞	43.9	34.1	17	0.5	-9.85	-28.8	10.58	77.3
	k	0.1	-0.6	1.4	-2.3	-0.70	16.2	-2.66	2.8
	t_0	-3.4	-2.6	1.5	-0.5	0.81	-30.4	-6.44	-0.5
	h	0.3	0.3	0.01	0.03	-0.01	-2.7	0.35	0.3
	t_h	2.2	2.1	0.05	0.02	-0.11	-5.0	2.17	2.3
MG2	k	1.4	1.6	0.05	0.02	0.24	14.5	1.33	1.5
	α	0.1	0.1	0.00	0.04	0.04	8.3	0.15	0.1
	L_0	10.9							
MG2F	G	1.41	1.4	0.01	0.00	0.00	-0.3	1.39	1.4
	k	-0.1	-0.2	0.00	-0.02	-0.05	26.7	-0.15	-0.1
	L_0	10.9	-	-	-	-	-	-	-
MG	L_∞	40.3	38.8	0.3	0.01	-1.51	-3.9	39.59	41.1
	k	0.1	0.2	0.00	0.01	0.01	5.0	0.19	0.1
	t_0	1.9	1.7	0.05	0.03	-0.25	-14.7	1.86	2.0
MSCH1	α	0.8	0.7	0.04	0.06	-0.05	-6.8	0.74	-4.0
	β	-4.5	-4.2	0.2	-0.06	0.34	-7.9	-5.12	10.2
	y_1	10.1	10.2	0.06	0.01	0.12	1.1	9.99	33.2
	y_2	32.9	31.9	0.1	0.00	-0.09	-0.2	32.68	40.8
	r_1	0.00	-	-	-	-	-	-	-
	r_2	14	-	-	-	-	-	-	-
	y_∞	31.9	31.8	0.1	0.00	-0.09	-0.2	31.62	32.2
	r^*	4.1	4.1	0.4	0.2	-0.29	-0.2	3.51	5.2
	y^*	21.6	11.1	0.08	0.01	0.33	0.1	21.44	21.7
ML	L_∞	35.8	35.1	0.2	0.01	-0.05	-0.1	35.36	36.2
	k	0.3	0.3	0.00	0.01	0.00	0.5	0.32	0.3
	t_0	3.1	2.9	0.06	0.02	-0.02	-0.8	3.01	3.2
MSCH2	α	0.1	0.2	0.00	0.02	0.01	4.9	0.18	0.2
	y_1	10.2	9.4	0.05	0.01	0.06	0.6	10.16	10.3
	y_2	39.8	36.4	0.4	0.01	-0.11	-0.2	38.92	40.8
	r_1	0.00	-	-	-	-	-	-	-
	r_2	14	-	-	-	-	-	-	-
	y_∞	39.6	38.4	0.2	0.01	-1.05	-0.3	39.13	40.1
	r^*	1.7	0.1	0.04	0.22	-0.10	-55.5	1.70	1.8
	y^*	14.5	13	7.2	0.23	5.33	16.6	0.34	28.3
ML2P	L_∞	4.5	4.5	0.01	0.00	0.00	-0.09	4.4	4.5
	k	0.09	0.08	0.00	0.02	-0.01	-6.4	0.09	0.09
	L_0	11							
MVB2	k	0.06	0.078	0.00	0.04	0.00	-3.3	0.06	0.07
	L_∞	59.4	52.2	1.3	0.03	1.01	1.9	56.7	62.1
	L_0	9.4							
MVB	L_∞	159.4	153.1	19.5	0.03	-6.2	-11.7	121.23	197.6
	k	0.06	0.07	0.00	0.05	0.01	15.6	0.06	0.07
	t_0	-2.77	-2.6	0.05	-0.02	0.1	-4.5	-2.87	-2.6

Tabla XVII. Valor de los parámetros obtenidos para cada uno de los modelos candidatos de crecimiento individual en machos de la raya chilena *U. chilensis*. θ_i = parámetro, \bar{x} = media, sd = desviación estándar, CV = coeficiente de variación, sesgo, % sesgo corregido, IC min = intervalo de confianza mínimo, IC máx = intervalo de confianza máximo.

Modelos	θ_i	Valor	\bar{x}	sd	CV	Sesgo	% sesgo	IC min	IC máx
MG2	α	1.57	44.47	1.37	0.03	-3.76	-8.45	41.78	46.83
	k	0.13	0.15	0.01	0.04	0.01	7.75	0.14	0.16
	L_0	10.40	2.52	0.22	0.09	-0.61	-24.26	2.06	2.91
MG2F	G	1.59	1.48	0.03	0.02	-0.14	-9.21	1.53	1.65
	k	-0.13	-0.15	0.01	-0.04	-0.03	18.32	-0.11	-0.15
	L_0	10.40	-	-	-	-	-	-	-
MG	L^∞	48.23	44.47	1.37	0.03	-3.76	-8.45	45.55	50.90
	k	0.14	0.15	0.01	0.04	0.01	7.75	0.13	0.15
	t_0	3.13	2.52	0.22	0.09	-0.61	-24.26	2.70	3.56
MSCH2	α	0.14	0.91	0.08	0.09	-0.05	-5.34	0.13	0.15
	y_1	11.04	10.75	0.07	0.01	0.07	0.66	10.91	11.17
	y_2	40.75	31.08	0.25	0.01	-0.19	-0.62	39.10	42.40
	τ_1	0.00	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	12.00	-	-	-	-	-	-	-
	y_∞	46.13	30.88	0.10	0.00	-0.02	-0.19	45.60	46.65
	r^*	2.67	00	0.00	1.48	0.00	87.13	2.31	3.03
	y^*	16.97	22.00	0.08	0.01	-0.33	-0.14	13.17	20.76
ML	L^∞	38.59	37.10	0.58	0.02	-0.54	-1.46	35.90	38.19
	K	0.27	0.28	0.01	0.02	0.01	2.79	0.27	0.29
	t_0	3.77	3.43	0.14	0.04	-0.13	-3.90	3.16	3.70
MSCH1	α	0.95	0.91	0.08	0.09	-0.05	-5.34	0.79	1.11
	β	-6.18	-5.85	0.59	-0.10	0.33	-5.62	-7.34	-5.02
	y_1	10.68	10.75	0.07	0.01	0.07	0.66	10.55	10.80
	y_2	31.27	31.08	0.25	0.01	-0.19	-0.62	30.79	31.75
	τ_1	0.00	-	-	-	-	-	-	-
	τ_2	12.00	-	-	-	-	-	-	-
	y_∞	31.13	30.88	0.10	0.00	-0.02	-0.19	30.93	31.32
	r^*	4.90	00	0.00	1.48	0.00	87.13	4.89	4.99
y^*	22.40	22.00	0.08	0.01	-0.33	-0.14	22.24	22.55	
MB	L^∞	53.19	41.43	20.89	0.50	-11.77	-28.41	12.26	94.13
	k	0.07	-0.66	1.32	-2.00	-0.73	11.23	-2.52	2.65
	t_0	-3.74	-2.60	1.40	-0.54	1.15	-44.20	-6.48	-1.00
	h	0.26	0.20	0.01	0.05	-0.07	-34.98	0.24	0.28
	t_h	2.29	2.32	0.10	0.04	0.03	1.42	2.10	2.48
LGM2	L^∞	4.3	4.16	0.01	0.00	-0.17	-4.1	4.3	4.3
	k	-0.11	0.19	0.00	0.02	0.08	44.3	0.1	0.11
	L_0	10.5	-	-	-	-	-	-	-
MVB2	k	197.3	111.8	25.2	0.23	15.1	13.5	147.8	246.9
	L^∞	0.01	0.03	0.01	0.23	0.00	-12.5	0.00	0.03
	L_0	10.2	-	-	-	-	-	-	-
MVB	L^∞	193.8	110.12	27.9	0.25	-83.7	-76.02	139	248.6
	K	0.01	0.03	0.01	0.24	0.01	50.9	0.00	0.03
	t_0	-4.02	-3.79	0.1	-0.04	0.24	-6.3	-4.30	-3.7

7.8.5.1 Selección del mejor modelo candidato de edad y crecimiento

De acuerdo al criterio de información de Akaike, el modelo bifásico de crecimiento para hembras, mostró el menor valor de $AIC = 468.6$, $\Delta_i = 0$ y una evidencia a favor (w_i) del 100%, indicando que este, fue el mejor modelo para describir a los datos a la edad-longitud total (Tabla XVIII), en contraste en el caso de los machos, el modelo de crecimiento de Gompertz dos fases, tuvo un buen ajuste de los datos con un valor de $AIC = 591$, $\Delta_i = 0$ y una evidencia a favor del (w_i) 50.6%, seguido por el modelo de Gompertz dos parámetros con un valor de $AIC = 591.7$, $\Delta_i = 0.68$ y una evidencia a favor del (w_i) 36%; el modelo de Gompertz y el modelo de Schnute en su versión 2, también tuvieron una evidencia estadística aceptable ($AIC = 594.3$, $\Delta_i = 3.28$, $w_i = 9.8$; $AIC = 596.3$, $\Delta_i = 5.2$, $w_i = 3.6$ respectivamente) (Tabla XVIII).

Tabla XVIII. Valores obtenidos para cada modelo de crecimiento en hembras y machos de acuerdo al criterio de selección AIC. θ_i = parámetro, AIC= criterio de selección, Δ_i = diferencia AIC, w_i = peso de Akaike.

HEMBRAS					
Modelos	θ_i	Valor de verosimilitud	AIC	Δ_i	w_i
MB	5	498.66	1007.32	0.00	100
MG2	2	643.39	1290.77	283.45	0.00
MG2F	3	645.34	1294.67	285.45	0.00
MG	3	659.53	1325.07	317.75	0.00
MSCH2	4	659.56	1327.13	319.75	0.00
LGM	3	678.56	1363.13	355.81	0.00
MSCH1	4	699.56	1407.94	400.63	0.00
MACHOS					
GM2F	2	292.70	591.05	0.00	50.6
MG2	3	293.86	591.73	0.68	36.0
MG	3	294.16	594.33	3.28	9.8
MSCH2	4	294.17	596.34	5.29	3.6
ML	3	301.07	608.13	17.08	0.00
MSCH1	4	312.46	632.91	41.86	0.00
MB	5	317.43	644.85	53.80	0.00

7.10 Demografía

7.10.1 Mortalidad natural

Se propusieron siete métodos empíricos para estimar la tasa de mortalidad natural en la raya chilena *U. chilensis* capturada en el Golfo de Tehuantepec durante el 2012. Los valores obtenidos para cada uno de los métodos presentaron resultados con valores que van de 0.15 a 0.41, en donde la mortalidad natural estimada bajo los métodos basados en parámetros de crecimiento (Beverton y Holt 1957; Jensen, 1996a, b y c) mostraron valores más bajos, comparados con los valores obtenidos por aquellos métodos basados en relaciones de talla máxima (Rikther y Efanov, 1976; Hewitt y Hoening, 2005) y en los cuales se asume un porcentaje de sobrevivencia al alcanzar la longevidad máxima (Tabla XIX). La edad de madurez sexual se consideró al sustituir los parámetros del modelo bifásico de crecimiento y el valor del parámetro L_{50} de la talla de primera madurez en la ecuación inversa de VB estimando una $t_{mad} = 4.29$ años. La fecundidad estimada fue de 1.42 al considerar la proporción sexual embrionaria (1:1), la edad reproductiva (4) y el número máximo de embriones por hembra tomando solo el 50% (2 embriones).

Tabla XIX. Estimación de la mortalidad natural (M) para hembras de *U. chilensis* bajo siete escenarios.

Método de mortalidad natural	M	Método
Beverton y Holt (1957)	0.15	1
Rikther y Efanov (1976)	0.41	2
Hoening (1983)	0.30	3
Jensen (1996a)	0.41	4
Jensen (1996b)	0.15	5
Jensen (1996c)	0.16	6
Hewitt y Hoening (2005)	0.21	7

7.10.2 Sobrevivencia (l_x)

De acuerdo a la sobrevivencia estimada por clase de edad, a partir de los modelos de mortalidad natural (M), la edad cero corresponde a la sobrevivencia del 100% de la población, debido a que son las rayas que acaban de nacer. Posterior a esta edad la sobrevivencia va decayendo conforme aumenta la edad para todos los modelos de M utilizados. El valor de M de acuerdo al método de Rikther y Efanov (1976) y el método de Jensen (1996b) indicaron los valores de sobrevivencia más bajos, en comparación con el resto de los métodos de M propuestos, en los que la sobrevivencia fue más alta. La M es alta a partir del primer año de vida de la raya y decae a medida que aumenta la edad; bajo los métodos de Rikther y Efanov (1976), Jensen (1996 b) la M es alcanzada más rápidamente. La edad máxima estimada para la raya chilena fue de 14 años, para esta cohorte se observó que la tasa de sobrevivencia fue muy cercana a cero pero no llega a extinguirse bajo los supuestos de M por los métodos de Beverton y Hold (1979), Hoening (1983), Jensen (1996 c) y Hewitt y Hoening (2005). Sin embargo el escenario de edades se amplió para considerar el efecto en el que el resto de los métodos alcanzan el valor de cero a la edad de 31 años. A partir de los 4 años la sobrevivencia es determinante para las clases de edad posteriores, debido a que el valor reproductivo influye directamente en la renovación de la población, esta edad coincide con la edad máxima de madurez sexual en las hembras (Figura 53).

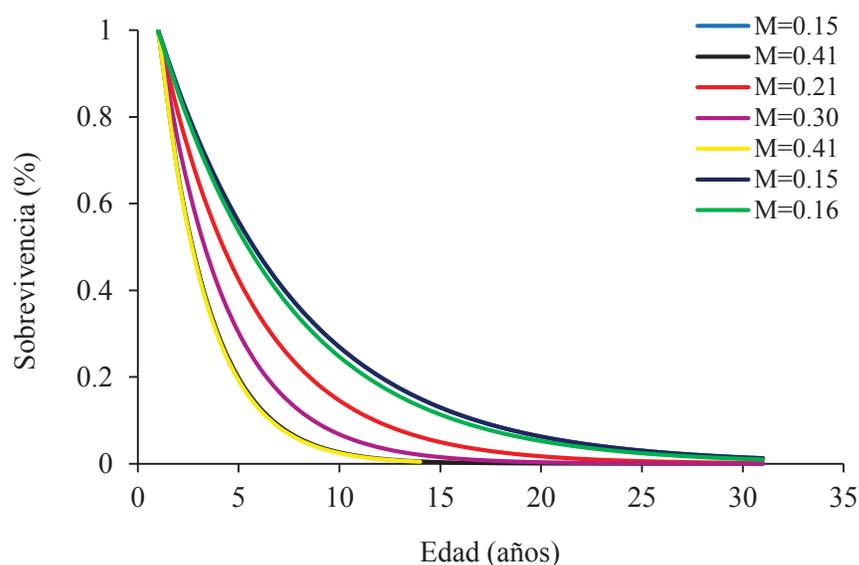


Figura 53. Curvas de supervivencia (l_x) bajo diferentes tasas de mortalidad natural (M) estimadas para *U. chilensis*.

7.10.3 Modelo demográfico

7.10.3.1 Tabla de vida a partir de diversas tasas (M)

Para la estimación de los parámetros demográficos a partir de la construcción de la tabla de vida se consideró una fecundidad constante ($m_x = 1.42$). La edad de primera madurez de 4 años de edad, con una proporción sexual embrionaria (1:1). De igual forma se consideró la edad máxima estimada a partir de las bandas de crecimiento, la cual llegó a ser de 14 años, los parámetros de L^∞ , k y t_0 fueron tomados del modelo de crecimiento individual y la supervivencia derivada de siete métodos de mortalidad natural (M) permitieron describir una respuesta de la población en condiciones de no explotación (Tabla XX). Las estimaciones de r con mortalidades altas 0.40 y 0.41 estimados por los métodos de Rikther y Efanov (1976) y Jensen (1996b) respectivamente, presentaron valores negativos de r , por el contrario valores de mortalidad bajos como con el resto de los métodos propuestos, generaron valores positivos en las tasas de incremento poblacional (r) (Tabla XX). Los métodos de Jensen a y b suponen los valores más bajos en la tasa neta reproductiva, seguidos por Hoening, Hewitt y Hoening. Los métodos de Rikther y

Efanov y Jensen c, estimaron los máximos valores en la tasa neta reproductiva lo que supone que las edades entre cinco y siete años son menos susceptibles a M (Tabla XX) (Figura 54). El intervalo del valor del tiempo generacional (G) osciló entre 5.8 y 7.6 años, encontrando el valor más alto por los métodos de Beverton y Hold (1957) y Hoening (1983) y el valor más bajo de 5.8 años por el método de Jensen (1996 b). Debido a que este primer resultado se generó únicamente con la mortalidad natural sin considerar la mortalidad por pesca (F), la población de *U. chilensis* para el 2012 en el Golfo de Tehuantepec presentó valores de $\lambda > 1$ con los métodos Beverton y Holt (1957), Hoening (1983), Jensen (1996c) y Hewitt y Hoening (2005) lo que sugiere un aumento poblacional, en cambio con los métodos de Rikther y Efanov (1976) y Jensen (1996b) mostraron valores de $\lambda < 1$ lo que sugiere una disminución poblacional. El tiempo de duplicación de la población reflejó que bajo los supuestos de Beverton y Holt (1957) y Jensen (1993c) la población requiere de 3 años para duplicarse, por el contrario los supuestos de Rikther y Efanov (1976) y Jensen (1993b) exhibieron resultados negativos (Tabla XX).

Tabla XX. Parámetros demográficos obtenidos para *U. chilensis* a partir de diversas tasas de mortalidad natural (M). T_{max}: edad máxima, R_o: tasa neta reproductiva, G: tiempo generacional, r: tasa intrínseca de crecimiento de la población, λ: tasa anual de crecimiento poblacional, rG: tasa de incremento poblacional por generación, Tx2: tiempo de duplicidad.

Método	M	T _{max}	R _o	G	R	λ	rG	Tx2
Beverton y Holt (1957)	0.15	14	4.66	7.60	0.23	1.26	0.20	3.03
Rikther y Efanov (1976)	0.41	14	0.83	5.87	-0.03	0.97	-0.03	-22.29
Hoening (1983)	0.30	14	2.83	7.03	0.16	1.17	0.15	4.33
Jensen (1996a)	0.41	14	1.59	6.44	0.07	1.08	0.07	9.25
Jensen (1996b)	0.15	14	0.80	5.84	-0.04	0.96	-0.04	-18.25
Jensen (1996c)	0.16	14	4.66	7.60	0.23	1.26	0.20	3.03
Hewitt y Hoening (2005)	0.21	14	4.33	7.51	0.22	1.24	0.20	3.17

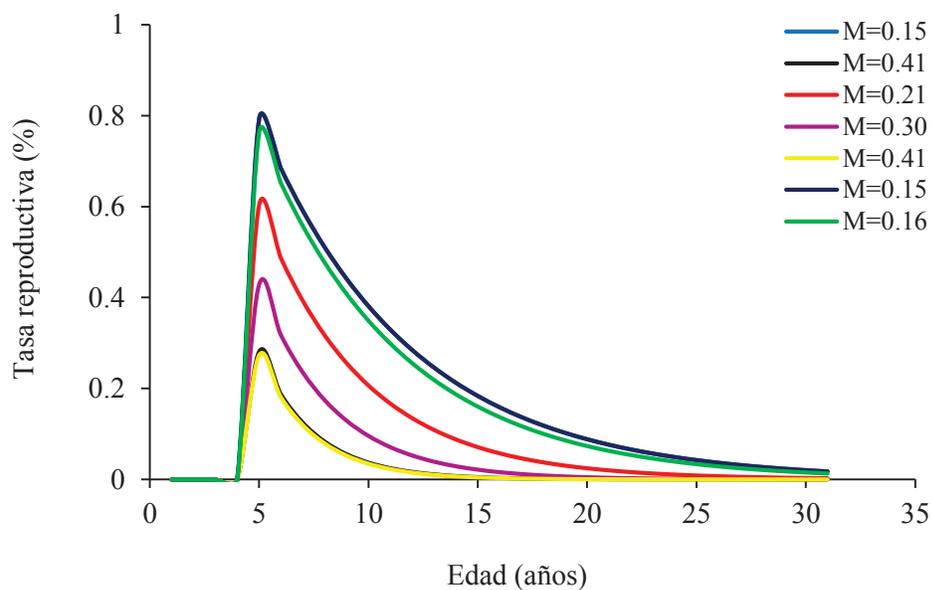


Figura 54. Tasa neta reproductiva (R_o) bajo diferentes tasas de mortalidad natural (M) estimadas para *U. chilensis*.

7.10.3.2 Distribución estable por edades (C_x)

La estructura estable de la población por edad mostró un decremento en la proporción por clase de edad, el 52% de los individuos estuvo representado en las edades de 0 a 2 años, 3 (23%), 4 (15%) los cuales reflejan la estructura de edad esperada que tiene un mayor éxito en sobrevivir bajo condiciones de no perturbación, en donde los organismos recién nacidos hasta los dos años de vida son afectados en la misma magnitud y conforme avanza la edad la mortalidad disminuye favoreciendo la sobrevivencia (Figura 55).

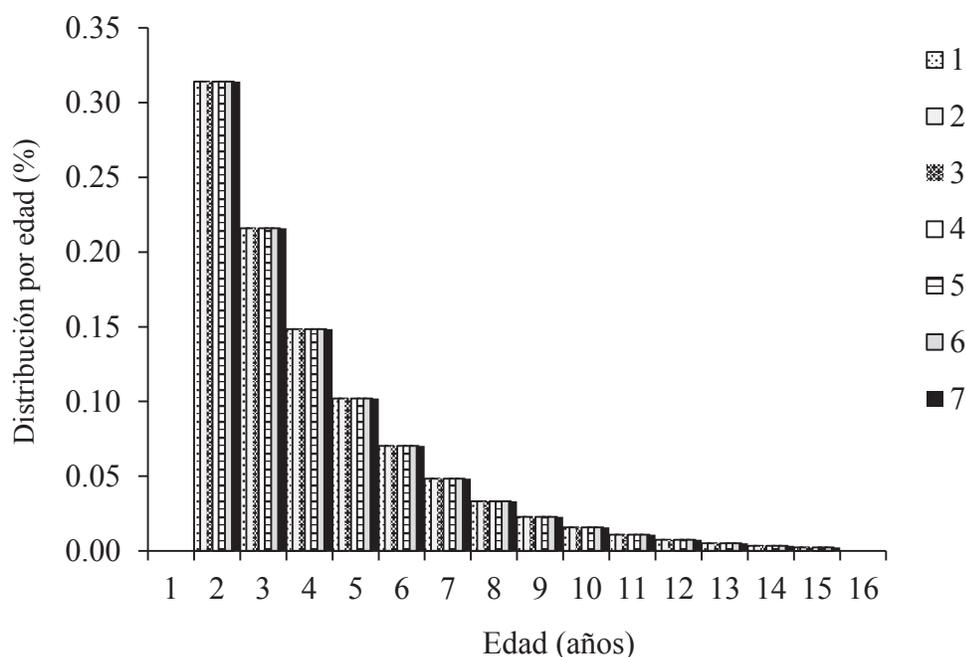


Figura 55. Distribución estable por edades (C_x) para la raya *U. chilensis* bajo escenarios de mortalidad natural y supervivencia en el Golfo de Tehuantepec.

7.10.3.3 Valor reproductivo (m_x)

Las curvas obtenidas para la fecundidad establecida como valor reproductivo, muestran la contribución de los organismos a la población de la siguiente

generación de la raya chilena. El valor máximo para todos los métodos se alcanzó aproximadamente de los 4 y 8 años de edad con un rango entre 0.1 a 0.075 sugiriendo que en estas edades las hembras aportarían a la población entre 7.5 hijas rayas, posterior a estas edades la perspectiva de la descendencia disminuye aparentemente a la siguiente clase de edad y se mantiene constante hasta los 14 años. A partir de la edad 10 a 14 la probabilidad de sobrevivir es menor, mostrándose en las curvas un claro decremento, al mismo tiempo que el número de descendencia que dejan las hembras de la raya chilena es menor. El valor reproductivo fue bajo, tanto en organismos en sus primeras etapas de vida puesto que no son reproductoras, como en adultos próximos al máximo de longevidad (Figura 56).

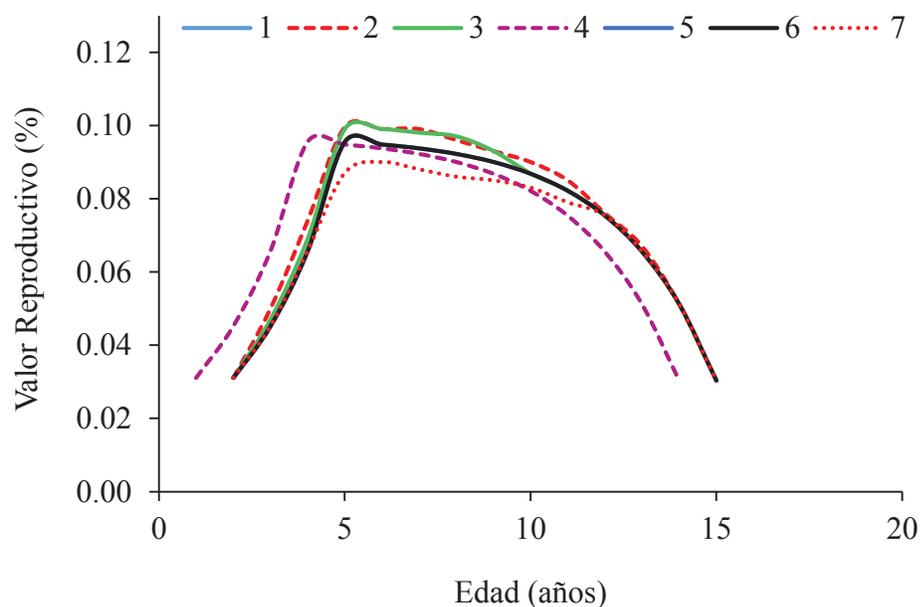


Figura 56. Valor reproductivo (V_x) para la raya *U. chilensis* bajo escenarios de mortalidad natural.

7.11 Análisis de perturbación

La elasticidad es una medida de perturbación que mide la magnitud del cambio de uno de los parámetros demográficos con respecto a la tasa de crecimiento de la población. Los valores altos de elasticidad cuentan con una mayor influencia en λ y

por lo tanto son los más importantes para la población. La elasticidad de acuerdo a la supervivencia (l_x) sugiere que aquellos organismos de edades tempranas (0-3 años) cuentan con altos valores de elasticidad y permanecen constantes, contrario a edades posteriores en donde la elasticidad decrece conforme se incrementa la edad. Con respecto a las elasticidades de la fecundidad (m_x) se observa un incremento abrupto de la edad de 0 a 4 años, donde el mayor incremento se observó en esta última edad, la cuál fue la edad a la que las hembras alcanzan su madurez sexual (Figura 57). Posterior a esto, existe un decremento de la elasticidad de fecundidad con respecto a la edad. Está claro que, las elasticidades de l_x fueron mayores que las elasticidades de m_x , por lo tanto, la elasticidad en l_x tuvo una mayor magnitud en perturbación sobre el cambio proporcional a λ .

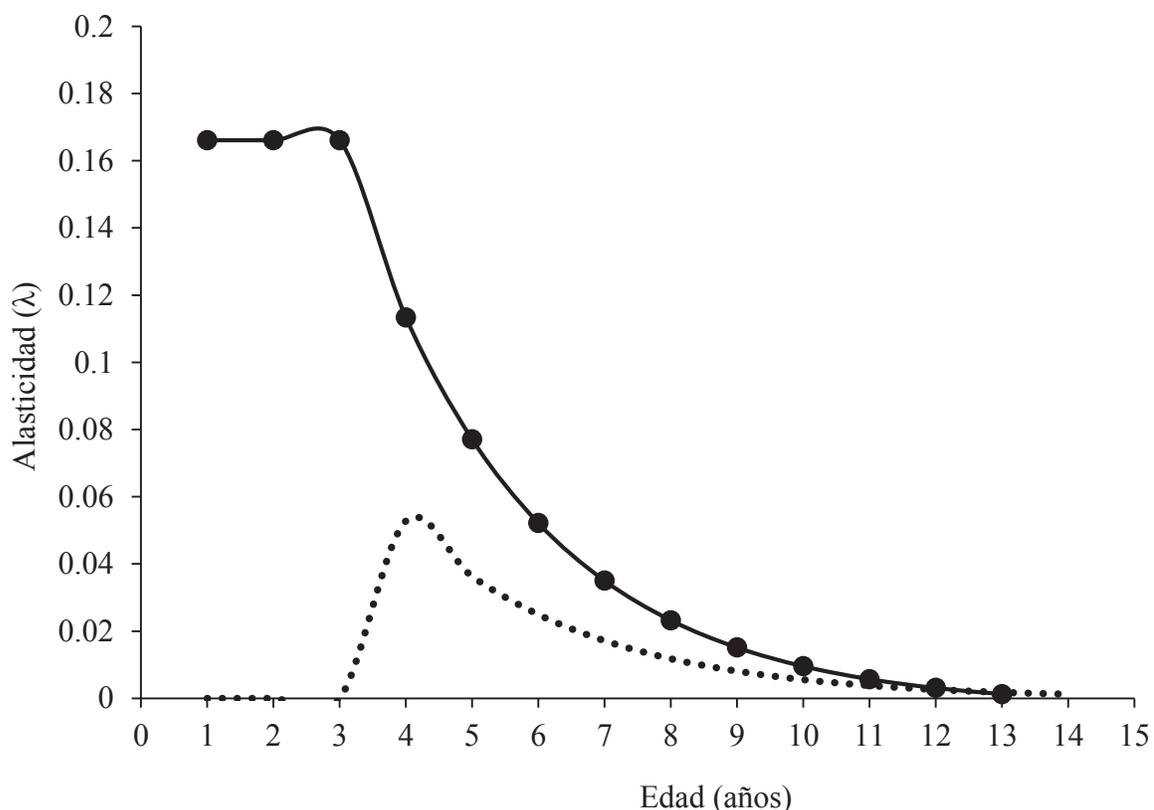


Figura 57. Elasticidades en la supervivencia (línea continua) y fecundidad (línea punteada) por clase de edad bajo mortalidad natural para *U. chilensis* en el Golfo de Tehuantepec.

7.17 Escenarios asumiendo una mortalidad por pesca (F)

Los escenarios asumiendo mortalidad por pesca (F) se basaron en un modelo determinístico de la tabla de vida de *U. chilensis* para evaluar el efecto de F a diferentes edad de primera captura en la tasa intrínseca de incremento poblacional (λ). Se observó una disminución entre λ y la edad de primera captura (Epc) conforme incrementa la edad de primera captura (Figura 58). Dado lo anterior, no se observó un efecto de la mortalidad por pesca (F) tipo filo de cuchillo sobre λ en las Epc = 6, 8, 10 y 14 años. En cambio, se observó un efecto de F en λ para las Epc = 2 y 4 años, lo que sugiere que al incrementar F la λ decrece. El valor λ posterior a Epc > 4 tiende alcanzar el valor de 1 (población estable) independientemente del valor de F lo que significa que la población estaría creciendo (Figura 58).

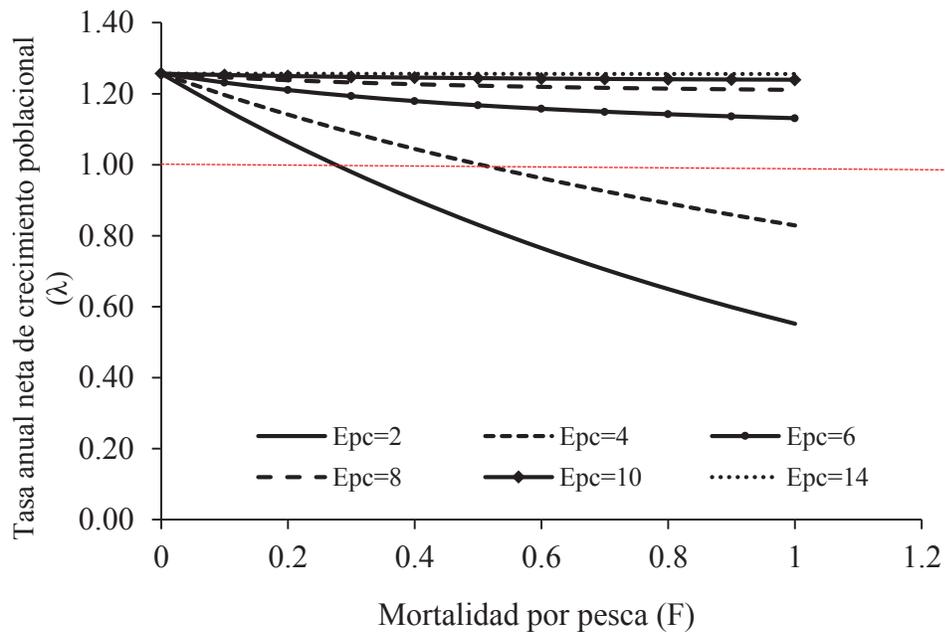


Figura 58. Relación entre la tasa finita de incremento poblacional (λ) y la mortalidad por pesca (F) a diferentes edades de primera captura (2, 4, 6, 8, 10 y 14 años). La línea en color rojo representa el nivel crítico de $\lambda = 1$ en donde la población permanece estable.

8. DISCUSIONES

Análisis de la captura

Se ha reportado a *U. chilensis* como parte de la pesca incidental de camarón. En el Golfo de Tehuantepec la pesca de altura de camarón se realiza desde los 10 a los 114 m de profundidad (6 a 62 brazas) (Núñez-Orozco *et al.*, 2013). En el presente estudio esta raya se capturó a una profundidad máxima de 64 m, lo que es similar a lo descrito por Valadez-González (2007) y González-Sansón *et al.* (1997) en las costas de Jalisco, donde las rayas redondas y otras especies de batoideos pueden permanecer en un área de forrajeo entre 20 y 80 m.

El análisis de distribución batimétrica de machos y hembras de *U. chilensis* sugieren una segregación sexual espacial, con las hembras distribuyéndose en un rango mucho mayor de profundidades. También se observó una preferencia de las tallas adultas por permanecer cercanas a las bocabarras de los sistemas lagunares en el Golfo de Tehuantepec, estos sistemas han sido caracterizadas por presentar una profundidad no mayor a las 4 m (Tapia-García, 2011). Permanecer cercanos a estos sistemas, les proporciona a las rayas mayor protección. Al respecto Dolganov (2012) propone que durante el proceso evolutivo las rayas bentónicas que habitan las costas tropicales y subtropicales perdieron partes duras del esqueleto, confiriéndoles mayor adaptación a los fondos donde permanecen más tiempo inactivas, al tiempo que las hizo más susceptibles a los depredadores a mayores profundidades; esto eventualmente les llevó a desarrollar habilidades de escape o a permanecer por largos períodos de tiempo en aguas poco profundas y con disponibilidad de alimento. Al contrario, la agregación de las rayas hacia aguas someras, puede estar relacionada con períodos reproductivos, agrupándose ahí para la cópula, la gestación y alumbramiento de las crías (Springer, 1967; Snelson y Williams-Hooper, 1981; Simpfendorfer y Milward, 1993). En el Golfo de Tehuantepec las hembras grávidas de mayor talla siempre se encontraron en áreas someras, confirmando la preferencia para permanecer cercanas a los sistemas de intercambio de agua dulce ya que estos sitios resultan ser idóneos para la crianza

(Pratt y Carrier, 2005; Hoisington y Lowe, 2005; Jirik y Lowe, 2012). Otros autores sugieren que las hembras buscan aguas cálidas –como las someras- para la expulsión de las crías, hecho reportado principalmente en especies con períodos cortos de gestación (Wallman y Bennett, 2006; Márquez-Farías, 2007; Rubio-Lozano, 2009; Jirik y Lowe, 2012; Nava-Nav, 2013). Finalmente, la distribución batimétrica podría estar relacionada con una disminución de la competencia en la búsqueda por alimento, aunque la abundancia de presas que consumen estas rayas ha sido reportada en mayor proporción en las inmediaciones de las lagunas (Pérez-Flores, 2002; Castellanos-Cendales, 2009; Guzmán-Castellanos, 2010; De la Rosa Meza, 2010).

Estructura poblacional

El estudio del crecimiento relativo entre dos o más estructuras o mediciones corporales como la longitud total y el peso, ha permitido identificar la variación morfométrica y su importancia en el desarrollo de un organismo (McMahon y Tyler-Bonner, 1986). Las tallas máximas y ancho de disco máximo registrado en el muestreo correspondieron a hembras. Esto ya había sido registrado por otros autores para esta especie (McEachran y Mikaye, 1980; McEachran y Carvalho, 2002; Ordoñez, 2004; Castellanos-Cendales, 2009; Rubio-Lozano, 2009; Guzmán-Castellanos, 2010; Bautista-Medina, 2011; Ortíz-Pérez, 2014) y parece ocurrir también en otras especies como *U. rogersi* (Mejía-Falla *et al.*, 2012). Este atributo diferencial en este grupo de rayas probablemente las hace más vulnerables a la pesca que a los machos, y esto, una captura selectiva de hembras, puede llegar a tener un efecto negativo sobre el rendimiento reproductivo de una población, al ser las hembras quienes contribuyen al equilibrio poblacional al incorporar nuevos individuos (Braccini *et al.*, 2006). Al respecto Agnew *et al.* (1999) sugieren que los efectos de la pesca intensiva lleva a un cambio en la composición específica de las poblaciones de batoideos, que han permitido en inicio, evidenciar la correlación entre el tamaño de las especies y su vulnerabilidad, esto quizás, debido a su alta mortalidad y a su tardía madurez sexual. Pues de las casi mil especies de

elasmobranquios que son explotadas, cerca del 60% son las que se comercializan nivel mundial, y el 75% es descartada.

Durante todo el año la proporción sexual de *U. chilensis* mostró dominancia de hembras excepto en mayo y agosto, cuando se observó una relación de 1:1. En Teacapán, Sinaloa por el contrario, Rubio-Lozano (2009) observó lo inverso en esta especie, con una proporción sexual 1:1 todo el año excepto en abril y septiembre, cuando dominan las hembras. Otra situación es la registrada por Pérez-Flores (2002) en el Golfo de Tehuantepec, quien describe que durante todo el año el número de machos superó al de hembras excepto durante los meses de marzo y noviembre, cuando la proporción sexual es 1:1. A pesar de las aparentes distintas lecturas de la proporción sexual, todas las proporciones apuntan a un mismo fenómeno, el de la segregación sexual durante buena parte del año. La segregación sexual se ha descrito como un fenómeno común en la mayoría de los elasmobranquios, y se ha podido describir de dos formas: a) segregación por el hábitat, cuando los sexos difieren en el uso del área que ocupan; y b) una segregación social, y refiere a la tendencia de una especie para formar grupos del mismo sexo. Ambos tipos de comportamiento permiten disminuir la competencia intraespecífica por el alimento durante la época reproductiva (Feduccia y Slaughter, 1974; Sims, 2005; Mourier, 2013), y al mismo tiempo sugiere una mayor protección a las hembras grávidas y a los recién nacidos contra la depredación de los adultos, y contra la agresividad de los machos adultos asociada con el apareamiento (Nakano, 1994).

La proporción sexual por intervalo de talla, sin embargo, es reportada por primera vez para una especie de batoideo; anteriormente había sido descrito únicamente en peces óseos entre especies pelágicas (Arocha *et al.*, 2010; Cerdaneres-Ladrón de Guevara, 2010). Esta proporción permite aseverar que el número de hembras dominó sobre el de machos a cualquier intervalo de talla en invierno, verano y otoño, pero no durante la primavera cuando predominan los machos, lo que sugiere una segregación por sexos.

Biología reproductiva

Las hembras analizadas de *U. chilensis* desarrollaron ovarios pareados pero el ovario izquierdo fue el único que produjo ovocitos. En los tiburones la predominancia del ovario derecho como principal generador de ovocitos sobre el ovario izquierdo es muy común, sin embargo, en los batoideos el ovario izquierdo es el principal productor de ovocitos y el ovario derecho, aunque es desarrollado en la mayoría de especies de rayas, no es funcional (Wourms, 1981; Hamlett y Koob, 1999; Mejía-Mercado, 2006; Mejía-Falla *et al.*, 2012). En las especies ovíparas y vivíparas, la última región del oviducto se ensancha para formar el útero, el cual se presenta como una estructura altamente desarrollada y con varias modificaciones (Wourms, 1977). El útero en todos los elasmobranquios ha sido descrito como una estructura compleja que puede tener muchas funciones en el desarrollo y protección de los embriones. En las especies vivíparas el útero es una estructura encargada del suministro de oxígeno, agua, minerales y nutrientes (Hamlett y Koob 1999). En *U. chilensis*, como en todas las Myliobatiformes, los úteros presentan un epitelio modificado con proyecciones o hilos denominados trofonemata (Hamlett *et al.*, 1996; Hamlett *et al.*, 2002), los cuales permiten la producción del histotrofo o leche intrauterina dentro del lumen del útero, que alimenta a los embriones durante sus primeras etapas de desarrollo, además de proporcionarles una reserva de vitelo como alimento al momento de nacer (Hamlett y Koob, 1999).

U. chilensis presentó ambos úteros, derecho e izquierdo, funcionales, con presencia de trofonemata aún sin la presencia de embriones, lo que significa que el útero estaba en condiciones para la gestación. El desarrollo de los úteros pareados con presencia de trofonemata ha sido descrito para otros urotrygonidos como *U. nana*, *U. aspidura* y *U. rogersi* (Wourms, 1977; Mejía-Mercado, 2006, Nava-Nava, 2013; Mejía-Falla *et al.*, 2012).

El desarrollo de los ovocitos descrito por Hamlett y Koob (1999) para elasmobranquios, coincide con lo observado en la raya chilena durante este estudio, aunque no se observaron ovocitos atrésicos, ni cuerpos lúteos que indicaran una reabsorción. *U. chilensis* presentó una fecundidad máxima de 5 embriones, similar

a la reportada por Rubio-Lozano (2009) y ligeramente mayor que la descrita por Ortíz-Perez (2014). Lo más común fue encontrar embriones en el útero izquierdo, debido a que existe un mayor espacio en la cavidad uterina en ese lado, lo que permite el desarrollo de tallas más grandes de nacimiento, comparados con los embriones encontrados en el útero derecho. Otros estudios con otras especies de la familia Urotrigonidae han descrito que la fecundidad uterina es dependiente del tamaño máximo que llegan alcanzar las hembras (Cervigón *et al.*, 1992; Almeida *et al.*, 2000; White y Potter, 2005; Mejía-Mercado, 2006; Téllez *et al.*, 2006, Guzmán-Castellanos, 2006; Acevedo-Trejos, 2010; Mejía-Falla *et al.*, 2012), lo cual parece tener algunas variantes interesantes a considerar, como en el caso de *U. nana* reportado por Nava-Nava (2013), quién registró un máximo de cinco a seis embriones, a pesar de que esta especie es una de las rayas más pequeñas del género; es decir, que *U. nana* a pesar de tener una cavidad uterina muy pequeña, aumentó el número de embriones disminuyendo su talla, por lo cual nacen con tallas menores en comparación a otros embriones del mismo género. Otras especies llegan a tener hasta siete embriones, pero sus períodos de gestación son más largos, probablemente relacionados con la temperatura del agua como en el caso de *Urolophus lobatus* (White *et al.*, 2001), *Urolophus paucimaculatus* (Trinnie, 2003; Trinnie *et al.*, 2005; White y Potter, 2005), *Trygonoptera mucosa*, *T. imitata* y *T. personata* (Trinnie *et al.*, 2009).

Finalmente al observar el desarrollo de ovocitos vitelogénicos, así como al mismo tiempo que embriones con tallas de nacimiento, sugiere que en *U. chilensis* una ovulación se lleva a cabo poco después de expulsar a las crías, permitiendo un segundo apareamiento debido a que una nueva cohorte de ovocitos se han desarrollado a lo largo del período de gestación, dando a la especie ventajas con la optimización de la fecundidad.

Si bien ha habido un considerable debate en la literatura sobre condrictios con respecto a los posibles mecanismos para el cambio denso-dependiente, la evidencia a favor hasta el momento generada solo es empírica, y parcialmente sustentado por las observaciones de Gauld (1979), quien mostró un aumento en el

número de óvulos producidos por hembras en tiburones, pero sus datos no fueron respaldados por la evidencia en el aumento del número de embriones. Wood *et al.* (1979) consideró que los cambios en la fecundidad de una especie proporcionarían un cambio compensatorio insuficiente, y en su lugar estarían favorecidos por la mortalidad natural, por lo que pone en duda que un aumento en la fecundidad pueda ser capaz de proporcionar el un cambio compensatorio suficiente por sí mismo para las especies. Al respecto, Brander (1981) y Walker y Hislop (1998) demostraron que los cambios en la fecundidad de la raya común del Mar de Irlanda *Raia batis*, tuvo un efecto relativamente pequeño sobre la mortalidad que sufrían sus poblaciones hasta que cayeron en un colapso.

Wourms (1977) describió en rayas vivíparas aplacentadas que la gestación puede durar de dos a cuatro meses. Hamlett y Koob (1999) consideraron que, en general, el tiempo de gestación en las familias Urolophidae y Urotrygonidae es corto. Si bien las especies australianas de la familia Urolophidae presentan tiempos de gestación de 10 a 12 meses (White *et al.*, 2001), hay varias especies de rayas en las que se han observado gestaciones cortas. En estudios realizados en cautiverio, se encontró que *Potamotrygon circularis* y *P. motoro* presentaron más de tres ciclos reproductivos en un año, espaciados por periodos de 3 meses (Thorson *et al.*, 1983), mientras que *Dasyatis americana* exhibió dos ciclos por año con tiempos de gestación que variaron entre 4.5 y 7.5 meses (Henningsen, 2000). Para *D. violacea* se observaron dos meses de gestación (Ranzi, 1934 *in* Babel, 1967), y por su parte Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) observaron en *Rhinobatos percellens* dos nacimientos por año con periodos de gestación corto. En géneros emparentados con *U. chilensis*, Babel (1967) observó tres meses de gestación para *U. halleri*; mientras que Fahy *et al.* (2007) reportaron un ciclo reproductivo bianual con periodos de gestación de 5 a 6 meses en la raya amarilla *Urobatis jamaicensis*.

La mayoría de los elasmobranquios vivíparos tienen apareamiento sincrónico (Hamlett y Koob, 1999). Los resultados obtenidos en el presente estudio no pueden descartar la posibilidad de un ciclo reproductivo anual que implicaría un ciclo asincrónico. Sin embargo, la presencia de embriones en etapas tempranas de

desarrollo embrionario en abril, indican una previa ovulación conjunta con el nacimiento de las crías, lo que da inicio a un nuevo ciclo reproductivo durante los meses de marzo-abril y noviembre.

Los embriones presentes en el útero derecho presentaron tallas menores comparadas con los embriones del útero izquierdo; lo anterior puede ser debido a que el útero izquierdo presenta un mayor espacio que el útero derecho, el cual comparte espacio con el sistema digestivo, lo que impide que se expanda más y por lo tanto los embriones alcancen tallas menores. Los embriones se acomodan uno sobre otro en el útero; uno con la región cefálica dirigida hacia la cloaca de la madre y otro con la cabeza en dirección contraria. La cola de los embriones se encuentra plegada hacia un costado y el embrión que está a punto de ser expulsado mantiene la aleta caudal fuera de la cloaca de la madre.

La estimación a la cual el 50% de los organismos en una población es madura, permite identificar en qué momento comienzan posibles cambios en la estructura poblacional (Chen *et al.*, 1994). Conocer que tan fecunda es una hembra y a qué talla alcanza su madurez sexual son características fundamentales en los estudios demográficos, ya que son las encargadas de incorporar nuevos individuos, y por ende las que mantienen en gran medida el equilibrio en una población (Cortés 2004). La talla de primera madurez ha sido generalmente estimada a partir de la relación entre el tamaño corporal y el número de individuos que son maduros e inmaduros, sin considerar un estimador basado en el diseño de muestreo (Roa *et al.*, 1998). El presente estudio estimó la talla de primera madurez en las hembras de la raya *U. chilensis*, confrontando a más de un modelo, siendo el modelo logístico el tradicionalmente utilizado en batoideos (Tabla XX). Bajo esta concepción estimar un parámetro con importancia biológica como lo es el parámetro L_{50} , a partir de varios modelos que integran la aportación ponderada de cada modelo ajustado, permite elegir el mejor resultado de la variable, lo cual permite tener una inferencia robusta que no esté condicionada a un sólo modelo y (Burnham y Anderson, 2002). De acuerdo a los resultados obtenidos, el mejor modelo para estimar la talla de primera madurez para las hembras de la raya chilena de acuerdo a la teoría de

multimodelo fue el modelo de Richards, esto es a los 25.06 cm Lt. Pérez-Flores (2002) por su parte, estimó un valor de 21.3 cm como talla de primera madurez para *U. chilensis*, pero fue determinado tomando en cuenta a la hembra grávida de menor longitud. Por su parte Rubio-Lozano (2009) estimó que la población de *U. chilensis* fue 50% madura fue a los 15.3 AD (cm), y la talla en la que la mayor parte de la población estuvo madura (95%) fue a los 18.3 AD (cm). Ortíz-Pérez (2014) reportó que la talla a la que el 50% de las hembras son sexualmente maduras en *U. chilensis* fue a los 12 AD (cm), resultados cercanos al presente estudio 13.4 cm AD.

Tabla XXI. Ejemplos de estudios en batoideos al estimar la talla de primera madurez a partir del modelo logístico

Especie	Modelo matemático	Tipo de modelo	Autor
<i>Dipturus chilensis</i>	$P_L = \left(1 + e^{\beta_0 + \beta_1 L}\right)^{-1}$	Logístico	Licandeo <i>et al.</i> (2005)
<i>Urotrygon chilensis</i>	$p = \frac{1}{1 + e^{a+(b*AD)}}$		Rubio-Lozano (2009)
<i>Dasyatis americana</i>	$Y = \left[1 + e^{-(a+bX)}\right]^{-1}$	Logístico	Ramírez-Mosqueda <i>et al.</i> (2012)
<i>Urotrygon rogersi</i>	$P = \left[1 + e^{-b(W_{Di}-W_{D50})}\right]^{-1}$	Logístico	Mejía-Falla <i>et al.</i> (2012)
<i>Dasyatis dipterura</i>	$Y = \frac{1}{1 + e^{-(a+bX)}}$	Logístico	Smith <i>et al.</i> (2007)
<i>Rhinobatos percellens</i>	$P(l) = \frac{1}{1 + e^{-(a+bl)}}$	Logístico	Grijalba-Bendeck <i>et al.</i> (2008)
<i>Narcine bancroftii</i>	$P(l) = \frac{1}{1 + e^{-(a+bl)}}$	Logístico	Moreno <i>et al.</i> (2010)
<i>Urolophus bucculentus</i>	$y = P_{max} \left[1 + e^{-\ln(1-W_{T50})(L_{T95}-L_{T50})}\right]^{-1}$	Logístico	Trinnie <i>et al.</i> (2012)
<i>Urotrygon chilensis</i>	$P = P_{max} \left[1 + e^{-\ln 19(AD-AD50\%)/(AD95\%-AD50\%)}\right]^{-1}$	Logístico	Ortíz-Pérez (2014)

Edad y crecimiento

Los estudios de edad y crecimiento son un primer paso para evaluar los procesos biológicos fundamentales de una población de peces, los cuales generalmente han sido originados a partir de la enumeración de anillos de crecimiento en estructuras calcificadas tales como otolitos que se correlacionan con la edad (Casselman, 1993). Si bien este enfoque es aplicable en los peces óseos, en los elasmobranquios no siempre pueden ser utilizados debido a que no cuentan con estructuras calcificadas por carbonato de calcio comparables (Cailliet *et al.*, 1986); en su caso se utilizan estructuras duras calcificadas (no osificadas) como vértebras, espinas o agujones originados a partir de células condrógenas, condroblastos, condrocitos y de una matriz cartilaginosa, en la cuales se han observado bandas de crecimiento (Goldman, 2005). En la mayoría de estas estructuras se acumulan materiales (*e.g.* calcio, estroncio, potasio, magnesio, sodio, bario) a medida que el individuo crece, produciendo áreas concéntricas que reflejan la estación del año en la cual el material ha sido depositado (Hale *et al.*, 2006). Así, la descripción de bandas se han identificado con la temporalidad del crecimiento; la formación de bandas opacas supone un crecimiento rápido dado durante el verano y las bandas traslúcidas o hialinas han descrito un patrón de crecimiento lento asociado a la época invernal, la cual estaría relacionada con hábitos alimenticios y con cambios fisiológicos inducidos por variables medioambientales tales como la temperatura y el fotoperíodo (Natanson, 1993; Cailliet y Goldman, 2004; Goldman, 2005).

Cualquier estructura que se elija para identificar la edad en los organismos deberán atender a una relación de proporcionalidad entre el tamaño y la talla de cada individuo. En el presente estudio esta relación mostró un buen ajuste tanto en machos como en hembras, indicando que las vértebras de la raya chilena *U. chilensis* fueron estructuras adecuadas para la determinación de la edad. Resultados similares han sido descritos para *Urolophus paucimaculatus* (White y Potter, 2005), *Urobatis halleri* (Hale y Lowe, 2008), *U. rogersi* (Mejía-Falla, 2012) y para *U. chilensis* (Ortíz-Pérez, 2014). Sin embargo, algunos estudios también han demostrado que esta relación puede describir un crecimiento no lineal, denotando

que el crecimiento de las vértebras tiene un patrón diferente a la longitud del organismo como en el caso de la raya *Malacoraja senta* (McPhie y Campana, 2009). Esto ha demostrado que existe una alta variabilidad de la depositación de las bandas entre especies, lo que ha impulsado al desarrollo de técnicas y métodos para facilitar la determinación de la edad mediante la visualización de las bandas de crecimiento (Gelsleichter *et al.*, 1998). Una de estas técnicas preferentemente utilizadas, debido a su fácil manejo y a sus resultados eficaces, es la tinción de diferentes estructuras calcificadas, siendo las más comunes el rojo de alizarina, nitrato de plata, hematoxilina, azul de metileno, cristal violeta y cobalto (Schwartz, 1983). Mejía-Falla (2012) por ejemplo, llevó a cabo la técnica de tinción y la observación directa fue la mejor técnica de visualización en las secciones vertebrales de *U. rogersi*. Por su parte, Ortíz-Pérez (2014), no realizó cortes vertebrales, ni tinción en las vértebras de *U. chilensis*, y en su caso lijó de manera manual cada vértebra hasta que obtuvo el grosor deseado.

En el presente estudio la estandarización de los cortes sagitales (0.3 – 0.5 mm de grosor) realizados a las vértebras torácicas de la raya *U. chilensis* permitieron observar estas estructuras directamente en un estereoscopio con luz transmitida sin llevar a cabo la técnica de tinción (Anexo 3), en las cuales las bandas de crecimiento observadas sobre el corpus calcareum, fue la sección donde mejor se diferenciaron, ya que en las secciones delgadas las bandas de crecimiento fueron generalmente difíciles de ver sobre la intermedialia. La verificación para confirmar la consistencia en la interpretación o asignación de la edad, es de suma importancia en los estudios de edad y crecimiento (Panfili *et al.*, 2002). Así, diferentes técnicas fueron descritas por Campana (2001) para verificar la correcta estimación de la edad en peces en general, y lo propio para condriictios fue descrito ampliamente por Cailliet y Goldman (2004) y Goldman (2004). El Índice de error promedio propuesto por Beamish y Fournier (1981), así como el Índice del coeficiente de variación propuesto por Chang (1982) y el Porcentaje de acuerdo propuesto por (Beamish y Fournier, 1981; Cailliet *et al.*, 1990; Campana, 2001; Cailliet y Goldman, 2004) han sido los más ampliamente utilizados.

Por otra parte, mediante el análisis de incremento marginal (MIR) en *U. chilensis*, se identificaron dos periodos con diferencias entre los incrementos definidos como de rápido crecimiento, de julio a diciembre (verano- otoño), y uno de lento crecimiento de enero a abril (invierno y principios de primavera), indicando que la depositación de un par de bandas (hialina-opaca) ocurre en un período anual para la especie de estudio. Períodos similares han sido reportados para *U. rogersi* por Mejía-Falla (2012), quien observó 7.7 años de edad para las hembras y 5.7 años de edad para los machos, con diferencias entre meses de acuerdo al MIR reportando un incremento de enero a noviembre. Por su parte Ortiz-Pérez (2014) reportó para la raya *U. chilensis* un máximo de edad asignada de 8 años para ambos sexos y no observó diferencias entre meses de acuerdo al MIR en el que sus valores sobrepasan el valor de 1, reportando un valor máximo en septiembre y un valor mínimo en febrero.

El estudio del crecimiento en los peces está basado en la determinación del tamaño corporal en función de la edad. Para ello existen diferentes metodologías y modelos con variantes matemáticas, de las cuales el modelo de von Bertalanffy (1934) (MVB) ha sido el más utilizado en la estimación de la edad en elasmobranchios (Ricker, 1979; Cailliet y Goldman, 2004; Goldman, 2005), usando una gran variedad de técnicas para ajustar este modelo a los datos observados, el cual tiende a ajustarse a una curva determinada por los valores de L_{∞} (longitud asintótica) y t_0 (definido como la edad teórica en la cual la talla del organismo es cero), los cuales se encuentran en los extremos de la curva, donde la cantidad de datos por lo general es menor; además es un modelo que está limitado para representar el crecimiento temprano de las especies (Natanson *et al.*, 2007). En algunos casos, quizá sea necesario no asumir un tiempo cero t_0 , sino considerar una L_0 , definida como la talla de nacimiento (Fabens, 1965) como se ha resuelto al incorporar este parámetro a diferentes modelos de crecimiento de tipo generalizados (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014).

Considerando lo anterior, y que la calidad de la estimación de los parámetros depende de la cantidad de información y calidad de los datos (Chen *et al.*, 2003;

Katsanevakis y Maravelias, 2008), diez modelos de crecimiento fueron propuestos a los datos de edad-talla en hembras y machos de *U. chilensis*. Con base en la teoría de la información el modelo bifásico de crecimiento individual (MB) describió mejor los datos para las hembras y el modelo de Gompertz dos fases (MG-2F) en el caso de los machos; en ambos modelos se incorporó el parámetro L_0 con una mayor interpretación biológica en consideración al parámetro t_0 ; la ventaja de esta aproximación es que si el valor del parámetro en la talla de nacimiento es un valor fijo, permitirá salvar un grado de libertad en el proceso de ajuste usando cualquier función objetivo. Comparativamente, el modelo ganador para hembras no tuvo un buen ajuste en los machos, y los modelos MG-2F, MG-2, MG y el modelo MSCH-2 en los machos fueron considerados adecuados ($\Delta_i < 7$) pero no fueron considerados para describir el crecimiento en las hembras. La curva de crecimiento ajustada con los datos mostró un punto de inflexión entre los 10 y 15 Lt (cm), indicando un crecimiento diferencial de los ejemplares mayores respecto de aquellos de edades más tempranas. Estas diferencias han sido identificadas en los batoideos, los cuales continúan un crecimiento en peso pero no en longitud: el modelo de Gompertz ha sido el más recomendable en el caso de los machos dado que éstos parecen crecer más rápidamente que las hembras en sus primeras etapas de vida, y después crecen más lentamente hasta mantener su longitud asintótica (Cailliet y Goldman, 2004). Por su parte el modelo bifásico incorpora un cambio en la trayectoria del crecimiento, asociando este del punto de inflexión con el cambio del período de madurez en las hembras (Soriano *et al.*, 1992; Araya y Cubillos, 2006). Sin embargo, en el presente estudio el punto de inflexión dado por el modelo bifásico para hembras fue estimado a los 2.27 años y para los machos a los 2.29 años, por lo que el cambio de madurez sexual parece no tener un efecto directo en el cambio de la curva. Lo anterior fue observado también por Mejía-Falla *et al.* (2014) en *U. rogersi*. Esto hace suponer que el punto de inflexión obedece a un cambio temprano de velocidad de crecimiento, debido a que son especies pequeñas que necesitan crecer rápidamente para madurar invirtiendo su energía en el crecimiento, en paralelo a la reproducción para lograr un mayor éxito reproductivo. La hembra con

la fecundidad más baja tuvo una longitud de 25.1 Lt (cm) y una edad de 3 años, y hembras con fecundidades más altas tuvieron talla y edad mayores, entre 32.8 a 39 Lt (cm) y edades de 10 a 14 años, lo que significa que las hembras pueden seguir creciendo a un tamaño y edad a la que la fecundidad es más alta, y ser coincidentes con el cambio de la curva en el modelo bifásico. Por su parte los machos pueden crecer hasta un tamaño de 25 Lt (cm) donde puedan ser capaces de fertilizar hembras pequeñas y grandes, incluso más grandes en tallas que ellos. Sin embargo, el coeficiente de crecimiento estimado en los machos de *U. chilensis*, de acuerdo al modelo ganador ($k = -0.12$ por año) fue mayor que en las hembras ($k = 0.10$) sugiriendo que muy probablemente sean estas las que crece más lentamente, lo cual no es común en los batoideos (Brander, 1981; Waring, 1984; Ryland y Ajayi, 1984; Walmsley y Hart *et al.*, 1999; Sulikowski *et al.*, 2003). Sin embargo, hay que considerar que las k resultan de la aplicación de modelos diferentes y por ende, con ajustes quizás no comparables.

Mollet *et al.* (2002) señalan que el modelo de Gompertz también describió mejor el crecimiento de *Dasyatis violacea* y resultó en estimaciones más realistas de t_0 y k que el modelo de von Bertalanffy. A la misma conclusión han llegado investigaciones sobre la raya eléctrica del Pacífico, *Torpedo californica* (Neer y Cailliet, 2001) y sobre la raya *Rhinoptera bonasus* (Neer y Thompson, 2005). Winsor (1932) postuló que el modelo de Gompertz es adecuado en el ajuste de aquellos datos de crecimiento que presentan un punto de inflexión en un momento temprano del ciclo, cuando aproximadamente el 35% del crecimiento total ha sucedido. En concordancia, en este estudio también se analizaron los modelos de crecimiento propuesto por von Bertalanffy, sin embargo los parámetros estuvieron sobreestimados, dando información no creíble sobre la biología de la familia Urotrygonidae. Los resultados obtenidos para L_∞ en hembras fue de 159.4 años y en machos de 193.8 años, y en el modelo de von Bertalanffy dos parámetros 59.4 años en hembras y 197.3 años en machos, superando por mucho a las edades máximas observadas (14 y 12 años en machos y hembras, respectivamente).

Evidentemente, *U. chilensis* es una especie que no es longeva en comparación con otros elasmobranquios y que su crecimiento es rápido, sobre todo en sus primeras etapas de vida, por lo que tiende a reproducirse precozmente. Al respecto Mejía-Falla *et al.* (2014) observó una tendencia similar en la raya *U. rogersi* en la cual los machos fueron menos longevos que las hembras, y éstas crecieron más rápidamente durante sus primeros años de vida, y después parecieron crecer más lentamente hasta alcanzar su asíntota. Licandeo *et al.* (2006) y Dulvy *et al.* (2000) coinciden en mencionar que cuando estas especies están sujetas a una alta mortalidad por pesca, entonces se presenta una reducción en la talla y maduran a una edad más temprana. La información obtenida a partir de este estudio parece ser completamente contraria a lo conocido por otros elasmobranquios que exhiben un lento crecimiento y una alta longevidad, la cual no hubiera sido posible de concluir si se hubiera considerado una sola función de crecimiento. Esto subraya lo importante que es incluir diferentes hipótesis que describan los datos de edad-talla de los organismos, especialmente cuando el objetivo es expresar las características del crecimiento en términos cuantitativos desde el desarrollo ontogénico, ya que a partir de ahí, se podrán seleccionar los modelos candidatos que pueden proponerse para comparar distintas hipótesis que describan de manera adecuada los datos observados (Soriano *et al.*, 1992; Mercier *et al.*, 2011; White *et al.*, 2011; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014).

Demografía

Hoening y Gruber (1990) sugieren que la capacidad de recuperación de una especie ante la presión pesquera, dependerá tanto del nivel de vulnerabilidad como de su productividad, así como de la respuesta a compensar positivamente los efectos negativos. Lo anterior ha sido posible documentarlo, gracias a los estudios en los parámetros reproductivos, de crecimiento y demográficos en la historia de vida de los organismos (Pratt y Otake, 1990). Enfoques alternativos para la determinación de la vulnerabilidad han buscado rasgos de historia de vida que se correlacionan con la respuesta a la explotación, los cuales han sido identificados principalmente

en categorías de riesgo, colapso, explotación o extinción, considerando su tasa natural de mortalidad, edad de madurez, fecundidad, así como su tasa intrínseca del crecimiento en sus poblaciones. De esta manera se han podido clasificar diversas especies de elasmobranquios (Smith *et al.*, 1998), en áreas geográficas pequeñas que correlacionan una especialización ecológica a la vulnerabilidad de los animales (Hoening, 1995). Los análisis demográficos se han utilizado ampliamente para evaluar las tasas de crecimiento poblacional con la finalidad de cuantificar el grado en el que las poblaciones son afectadas por factores principalmente antropogénicos. La información sobre las condiciones en las que se encuentran las poblaciones de elasmobranquios y como responden al incremento en la mortalidad como sería la pesca, depredación o enfermedad, así como las estimaciones de los parámetros de vida, puede ser crítica al momento de tomar decisiones de manejo (Cailliet, 1992; Cortés y Parsons, 1996; Mollet y Cailliet, 2002; Simpfendorfer, 2004).

Hoenig y Gruber (1990) han mencionado que la estimación de la mortalidad natural en las poblaciones es esencial como un primer paso en la comprensión a la dinámica de una población y las respuestas a las perturbaciones que estas sufren, sin embargo, hay que considerar otro tipo de información como la sobrevivencia y la fecundidad a la talla-edad para tener una aproximación demográfica coherente. La raya chilena durante el presente estudio mostró una fecundidad variable que parece ser dependiente con la talla. Al respecto Branstetter (1990) y Simpfendorfer (1992) sugirieron que la relación existente entre el número de descendencia y la energía derivada en la gestación predice un equilibrio individual, que ha sido observado en especies vivíparas.

Los parámetros demográficos obtenidos estimaron que la población se está incrementando alrededor de un 7 % por año, con un tiempo generacional entre 5.8 y 7.6 años. El tiempo de duplicación de la población reflejó que bajo los supuestos de Beverton y Holt (1957) y Jensen (1993c) la población requiere de 3 años para duplicarse bajo un escenario de no explotación, indicando que es una población saludable y que va en incremento. Por otro lado la estructura por edad reflejó que a

partir de los cinco años de vida la sobrevivencia desciende dramáticamente conforme aumenta la edad, y que las madres aportan una descendencia de 5 a 9 rayas hembras durante toda su vida bajo no perturbación.

Las tablas de vida de acuerdo a Simpfendorfer (2004) sugieren una naturaleza estática ya que no incluyen los efectos compensatorios que pudiera tener una población como las migraciones, las cuales pueden estar relacionadas con la sobrevivencia de ciertas clases de talla o edad, pero hasta el momento no se ha descrito algún efecto compensatorio en las poblaciones rayas. Por su parte Cortés (2002) sugiere que la información utilizada al generar tablas de vida debe ser lo más realistas, y así generar características demográficas correctas que permitan aportar interpretaciones estadísticas aceptables. Como alternativa es muy importante incluir análisis de sensibilidad, ya que pueden examinar un intervalo de valores potenciales al modificar los parámetros de entrada como son la fecundidad o la mortalidad, permitiendo ampliar el escenario de respuesta de una población.

Bajo esta apreciación las curvas de elasticidad y sensibilidad estimadas para la población de la raya *U. chilensis* bajo un escenario de mortalidad por pesca (F), mostraron que hay un efecto mayor sobre la tasa finita de crecimiento poblacional, esto es, que la capacidad de sobrevivir en la población genera un cambio mayor que la capacidad de incorporar nuevos individuos. Los cambios de F sobre λ sugieren mayores cambios sobre las primeras edades, de 2 a 4 años, siendo esta última la edad de primera madurez para las hembras. Posterior a estas edades de primera captura el valor de λ es mayor a uno, lo que significa que la tasa de incremento poblacional está en aumento. Las poblaciones de la raya *U. chilensis* en el golfo de Tehuantepec han sido constantemente impactados por más de 50 años; desafortunadamente, no se cuenta con una estadística pesquera de años pasados sobre su captura total, ni de su abundancia relativa, mucho menos de su abundancia total. Por lo mismo, crear el escenario de su historia de vida bajo condiciones de perturbación y de no-perturbación permite distinguir sobre qué sector de la población es más vulnerable e inferir de qué manera está enfrentando esta especie el impacto por pesca.

El análisis de historia de vida de la población de la raya chilena *U. chilensis* en el golfo de Tehuantepec demostró que es una especie de rápido crecimiento, longevidad media (edad máxima de 14 años), madurez sexual temprana, con baja fecundidad, y con una respuesta ante la mortalidad por pesca consistente en una alta tasa de crecimiento poblacional. Estas características biológicas son similares a las de otras especies de batoideos de talla pequeña (Downton-Hoffmann, 1996; Frisk *et al.*, 2002; Márquez-Farías, 2007; Castillo-Géniz, 2007; Pérez-Jiménez y Carlisle, 2009; Mejía-Falla, 2012; Mejía-Falla *et al.*, 2012; 2014; Ortiz-Pérez, 2014). Estas características sugieren ser adaptaciones ventajosas que les ha permitido permanecer en el área de estudio a pesar de la presión de pesca. Al contrario, Frisk *et al.* (2001) y Cortés (2002) han identificado poblaciones de elasmobranquios de tallas grandes que son mucho más vulnerables a la explotación, y con pesquerías dirigidas a ellas como objetivo; un ejemplo es *Aetobatos narinari*, una especie de manta que llega a medir hasta 2 m AD que es explotada en el estado de Campeche; su tasa de captura ha disminuido en menos de 10 años de 40 organismos a 8 ó 15 (Cuevas-Zimbrón, 2010).

Por su parte Cortés y Parsons (1996) describen que un posible mecanismo de regulación es el aumento en el número de crías, el cual puede ser la estrategia para una mayor sobrevivencia. La fecundidad de *U. chilensis* no excede de 5 crías, por lo que es claro que no ha sido la estrategia de sobrevivencia de esta especie, pero si el que haya duplicado el periodo reproductivo a dos ciclos anuales. Este escenario de los rasgos de vida de la raya chilena sugieren que sus atributos biológicos han sido efectivos hasta la actualidad para soportar los niveles de presión pesquera a la que se enfrenta constantemente. Sin embargo, la consideración de la susceptibilidad de esta especie ante un cambio en su hábitat, como por ejemplo por efecto de las redes de arrastre sobre los fondos someros, debiera llevar a una gestión apremiante para el manejo de sus poblaciones. Un vacío importante a llenar, apremiante quizás para un manejo efectivo, es la estimación de su abundancia total así como el estimado de la magnitud de sus migraciones hacia y desde el golfo de Tehuantepec.

9. CONCLUSIONES

1. La captura incidental de hembras de la raya *Urotrygon chilensis* en la pesca de arrastre de camarón en el Golfo de Tehuantepec duplicó el número de machos durante el 2012.
2. Las hembras se distribuyeron a mayores profundidades que los machos, sugiriendo una segregación sexual espacial.
3. Existe dimorfismo sexual en cuanto al ancho de disco, longitud y longitud del disco, así como del peso corporal que fue mayor en hembras a cualquier talla.
4. El desarrollo embrionario sugiere dos posibles períodos de nacimiento durante la primavera y el verano, con un ciclo de gestación que puede ocurrir de tres a cuatro meses.
5. Existe una marcada asimetría en el desarrollo ontogénico, con embriones del útero izquierdo que nacen a una talla mayor que los embriones del útero derecho.
6. Es una especie vivípara aplacentada con una proporción sexual por talla a favor de mayores tallas en hembras.
7. La fecundidad aumentó con la talla de la hembra, pero no así con el tamaño de los embriones.
8. Las hembras alcanzaron su madurez sexual a una talla temprana de 25.06 cm, lo que equivale al 39% de la talla asintótica.
9. Las vértebras torácicas de *U. chilensis* resultaron ser estructuras confiables para la identificación de bandas de crecimiento, que permitieron el desarrollo del primer estudio de estimación de la edad basados en longitud total de las rayas.
10. Las hembras de *U. chilensis* mostraron un crecimiento rápido en su primer y segundo año de vida, con un punto de inflexión, que puede estar relacionado con el gasto energético y la velocidad del crecimiento de acuerdo al modelo de crecimiento individual bifásico, y no con la etapa de madurez sexual. Los

machos describieron un crecimiento más rápido a una edad temprana y conforme alcanzaron la talla asintótica su velocidad de crecimiento fue menor de acuerdo al modelo de Gompertz dos fases.

11. El mayor efecto de F sobre λ se presentó en la edad de primera captura a los 2 y 4 años, por lo que estas edades pueden resultar las más susceptibles al impacto de la pesca de arrastre de camarón en el Golfo de Tehuantepec.
12. La población de hembras de la raya *U. chilensis* presente en el Golfo de Tehuantepec presenta una historia de vida semejante a estrategias r , la cual se caracterizó por presentar una madurez a tallas tempranas, baja fecundidad, talla de nacimiento grande, crecimiento embrionario rápido, periodos ovárico y uterino cortos, tiempo de vida corta y tasas de crecimiento rápidas.
13. Este estudio resalta la importancia de evaluar la población de aquellas especies que se capturan incidentalmente y son recurrentes en ellas como *U. chilensis*, indicando que el Golfo de Tehuantepec es un área de apareamiento, gestación y nacimiento de la especie de estudio, por lo que deben considerarse para tomar medidas de manejo y conservación.

10. LITERATURA

- Agnew, D.J., C.P. Nolan., y J. Pompert. 1999. Management of the Falkland Islands skate and ray fishery. En: R. Shotton (ed.), Case Studies of the Management of Elasmobranch Fisheries. FAO Fisheries Technical Paper, 378:268-284.
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: Petrov, B.N., Csaki, F. (eds.), 2nd International Symposium on Information Theory. Publishing House of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest, 268–281. p.
- Almeida, Z., J. Nuñez., y C. Costa. 2000. Presencia de *Urotrygon microphthalmum* (Elasmobranchii: Urolophidae) en aguas bajas de Maranhao (Brasil) y notas sobre su biología. Boletín de Investigaciones Marinas Costeras. 29:67-72.
- Alverson, D.L., M.H. Freeberg, J.G. Pope., y S.A. Murawski. 1994. A Global Assessment of Fisheries Bycatch and Discards. Roma: FAO Fish. Circ. 339:233.
- Araya, M. y L.A. Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. Environmental Biology of Fishes. 77:293-300.
- Arocha, F., L. Marcano., y J. Silva. 2010. Sex ratio at size of sailfish (*Istiophorus albicans*) from the Venezuela fishery off the Caribbean Sea and adjacent areas. ICCAT, SCRS. Collective Volumen of Scientific Papers. 65:1633-1640.
- Arocha, F., L.A. Marcano., A. D.A. Lárez., y J. Alió. 1999. The fishery, demographic size structure and oocyte development of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Venezuela and adjacent waters. Scientia Marina. 63:401-409.
- Babel, J.S. 1967. Reproduction, life history and ecology of the round stingray *Urolophus halleri*. Cooper. Fishery Bulletin. 137:1-104.
- Beamish, R.J. y D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 38:982-983.
- Beverton, R. J.H. y S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fisheries Investigation. London. 533 p.
- Bizzarro, J.J., W.D. Smith., J.F. Márquez–Farías., y R.E. Hueter. 2007. Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. Fisheries Research. 84: 137– 146.
- Bonfil, R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper No. 341. FAO, Rome. 119 p.
- Braccini, J.M., B.M. Gillanders., y T.I. Walker. 2006. Determining reproductive parameters for population assessments of chondrichthyan species with asynchronous ovulation and parturition: piked spurdog (*Squalus megalops*) as a case study. Marine and Freshwater Research. 57:105–119.
- Braccini, J.M., B.M. Gillanders., T.I. Walker., y J. Tovar-Avila. 2007. Comparison of deterministic growth models fitted to length-at-age data of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in south-eastern Australia. Marine and Freshwater Research. 58:24–33.

- Brander, K. 1981. Disappearance of common skate *Raia batis* from Irish Sea. *Nature*. 290:48–49.
- Branstetter, S. 1990. Early life history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the northwest Atlantic. En: Pratt, Jr. H.L., Gruber, S.H. y Taniuchi, T. (eds.). *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries*.
- Branstetter, S. y J.D. McEachran. 1986. Age and growth of four carcharhinid sharks common to the Gulf of Mexico: a summary paper. 361-371 p. En: *Indo-Pacific fish biology: Proceedings of the 2nd International Conference on Indo-Pacific Fishes*. T. Uyeno, R. Aria, T. Taniuchi y K. Matsura. (eds.). Ichthyological Society of Japan, Tokyo, Japan.
- Brouwer, S.L., y M.H. Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pices: Sparidae) in a marine protected area. *Fishery Bulletin*. 103:258-69.
- Buckland, S.T., K.P. Burnham., y N.H. Augustin. 1997. Model selection: an integral part of inference. *Biometrics*. 53:603–618.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag. New York.
- Cailliet, G.M., W.H. Smith, F. Mollet., y K.J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes*. 77:211-228.
- Cailliet, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review. En: *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*. (eds) H.L. Pratt Jr, S.H. Gruber y T. Taniuchi. 157-65 p.
- Cailliet, G.M. 1992. Demography of the central Californian population of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 43:183–193.
- Cailliet, G.M. y K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: Carrier, J., J.A. Musick. y M. Heithaus. (eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Raton. 399-447 p.
- Cailliet, G.M., L. Milton., y E. Alfred. 1986. *FISHES: A field and Laboratory Manual on Their Structure, Identification and History*. Waveland Press, Inc. Illinois. 183 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. *Journal of Fish Biology*. 59:197-242.
- Campana, S.E., M.C. Annand., y J.I. Mcmillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society*. 124:131-138.
- Carlson, J.K., E. Cortés., y D. Bethea. 2003. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*. 101:281-292.

- Casselman, J.M. 1983. Age and growth assesment of fish from their calcified structures-techniques and tools. En: E. D. Prince and L. M. Pulos (eds). Proceeding of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks, U. S. Dep. Commer. NOAA. Technical Report NMFS-8. 1-17 p.
- Castellanos-Cendales, A.L. 2009. Hábitos alimenticios de *Urobatis halleri* y *Urotrygon chilensis* (Chondrichthyes: Urolophidae), en Sinaloa-México. 99 p.
- Castillo-Géniz, J.L. 2007. Historia de vida y biología pesquera de la Raya, *Raja inornata* (Jordan y Gilbert, 1881) del norte del Golfo de California, México. Tesis de doctorado. CICESE. 237 p.
- Castro-Aguirre, J.L. y H. Espinosa-Pérez. 1996. Listados faunísticos de México. VII Catalogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideiomorpha). Universidad Nacional Autónoma de México. 75 p.
- Caswell, H. 1989. Matrices in Population Biology. Sinaeur Associates, Sunderland, Massachussets USA. 328 p.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation. Sinaeur Associates, Sunderlad, Massachussets USA.
- Chang, W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39:1208–1210.
- Chen, Y., D.A. Jackson., y J.E. Paloheimo. 1994. Robust regression analysis of fisheries data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 51:1420–1429.
- Chen, Y., Y. Jiao., y L. Chen. 2003. Developing robust frequentist and Bayesian fish stock assessment methods. Fish and Fisheries. 4:105-120.
- Cleveland, W.S. y S.J. Devlin. 1988. Locally-weighted regression: An approach to regression analysis by local fitting. *J. Am. Stat. Assoc.* 83: 96–610.
- Compagno, L.J.V. 1999. Endoskeleton, in Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes. En: W. C. Hamlett (Ed). Johns Hopkins University Press, Baltimore, 69–92.
- Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark population and their conservation. *Conservation Biology.* 16:1048-1062.
- Cortés, E. 2004. Life history patterns, demography, and population dynamics. En: Carrier, J., J.A. Musick. y M. Heithaus. (eds.). *Biology of Sharks and Their Relatives.* CRC Press, Boca Raton. 449-469 p.
- Cortés, E. 2007. Chondrichthyan demographic modeling: an essay on its use, abuse and future. *Marine and Freshwater Research.* 58: 4-6.
- Cortés, E. y G.R. Parsons. 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science.* 53: 709-718.
- Cuevas-Zimbrón, E. 2007. Estudio preliminar de edad y crecimiento de la manta de espina, *Mobula japónica* (Müller y Henle, 1841). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California. México. 85 p.

- De la Rossa-Meza, K. 2010. Ecomorfología mandibular y dietas de batoideos en el Golfo de California. Tesis de Doctor en Ciencias. México. 337 p.
- Deriso, R.B., T.J. Quinn., y P.R. Neal. 1985. Catch-at-age analysis with auxiliary information. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 42:815-824.
- Dolganov, V.N. 2012. The origin and distribution of rays of the suborder *Rajoidei* in the world ocean. *Journal Ichthyology*. 42:S1-S22.
- Dulvy, N.K. y J.D. Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology*. 16:440-450.
- Ebert, D. A. y P.D. Cowley. 2009. Reproduction and embryonic development of the blue stingray, *Dasyatis chrysonota*, in southern African waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 89:809–815.
- Ebert, D.A. 2003. Sharks, rays and chimaeras of California. University of California Press: Berkeley, California. 284 p.
- Fabens, A.J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*. 29: 265-289.
- Fahy, D.P., R.E. Spieler., y W.C. Hamlett. 2007. Preliminary observations on the reproductive cycle and uterine fecundity of the yellow stingray, *Urobatis jamaicensis* (Elasmobranchii: Myliobatiformes: Urolophidae) in southeast Florida. *Raffles Bulletin of Zoology*. 14:131-139.
- Feduccia, A. y B.H. Slaughter. 1974. Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible role in differential niche utilization. 28:164–168.
- Fournier, D. y C.P. Archibald. 1982. A general theory for analyzing catch at age data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 39:1195-1207.
- Frisk, M.G., T.J. Miller., y M.J. Fogarty. 2002. The population dynamics of Little Skate *Leucoraja erinacea*, Winter Skate *Leucoraja ocellata*, and Barndoor Skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. *ICES Journal of Marine Science*. 59:576–586.
- 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. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58:969-981.
- Gallagher, M.J., C.P. Nolan., y F. Jeal. 2004. Age, growth and maturity of the commercial ray species from the Irish Sea. *E-J Northw Atlant. Fisheries Science* 35:22.
- Gallagher, M.J., M. Green., y C.P. Nolan. 2006. The potential use of caudal thorns as a non-invasive ageing structure in the thorny skate (*Amblyraja radiata* Donovan, 1808). *Environmental Biology of Fishes*. 77:65-272.
- García, E., 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen (para adaptarlo a condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía. Universidad Autónoma de México. 252 p.
- Gelman, A., J. Carlin., H. Stern., y D. Rubin. 1995. Bayesian data analysis. Chapman and Hall. Chicago. 552 p.
- Gelsleichter, J. J., E. Cortes., C.A. Manire., R.E. Hueter., y J.A. Musick. 1998. Evaluation of toxicity of oxytetracycline on growth of captive nurse sharks, *Ginglymostoma cirratum*. *Fishery Bulletin*. 96:624–627.

- Goldman, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranchs fishes. En: Musick, J.A. y R. Bonfil. (eds.) Management Techniques for Elasmobranchs Fisheries. FAO. Roma. 76-102 p.
- González-Sansón, G., B. Aguilar-Palomino., J. Arciniega-Flores., R. García de Quevedo-Machain., E. Godínez-Domínguez., V. Landa-Jaime., J. Mariscal-Romero., J.E. Michel-Morfin., y M. Saucedo-Lozano. 1997. Variación espacial de la abundancia de la fauna de fondos blandos en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México (Primavera 1995). Ciencias Marinas. 23:93-110.
- Gotelli, N. J. 2001. A primer of ecology. Sinauer Assoc. Inc. Publishers. 2a. ed.
- Griffiths, S.P., G.C. Fry., F.J. Manson., y D.C. Lou. 2010. Age and growth of long tail tuna (*Thunnus tonggol*) in tropical and temperate waters of the central Indo-Pacific. *ICES Journal of Marine Science*. 67:125-134.
- Gulland, J.A. y S. Holt. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *Journal du Conseil CIEM*. 25:47-49.
- Günther, 1871. List of the Lizards belonging to the Family Sepide, with Notes on some of the species. En: Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London.
- Guzmán-Castellanos, A.B. 2006. Biología de la raya *Urotrygon nana* (Miyake y McEachran, 1988) (Myliobatidae:Urolophidae) durante el período de veda de camarón 2003 en el Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura. UMAR, Oaxaca, México. 85 p.
- Guzmán-Castellanos, A.B. 2010. Estudio del contenido estomacal de la raya *Urotrygon chilensis* (Günther, 1872) en el Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Maestría. CIIDIR-IPN. Oaxaca, México. 95 p.
- Guzmán-Castellanos, A.B., E. Morales-Bojórquez y E.F. Balart. 2014. Individual growth estimation in elasmobranch: the multi-model inference approach. *Hidrobiológica*. 24:37-150.
- Haddon, M. 2001. Modelling and Quantitative Methods in Fisheries. Chapman and Hall, CRC Press, Boca Raton.
- Hale, L.F. y C. Lowe. 2008. Age and growth of the round stingray *Urobatis halleri* at seal beach California. *Journal of Fish Biology*. 73: 510-523.
- Hale, L.F., J.V. Dudgeon., A.Z. Mason y C.G. Lowe. 2006. Elemental signatures in the vertebral cartilage of the round stingray, *Urobatis halleri*, from Seal Beach, California. *Environmental Biology of Fishes*. 77:317–325.
- Hall, M.A., D.L. Alverson., y K.I. Metuzales., 2000. By Catch: Problems and solutions. *Marine Pollution Bulletin*. 41:204-219.
- Hamlett W.C., J. Musick., A. Eulitt., R. Jarrell., y M. Kelly. 1996. Ultrastructure of uterine trophonemata, accommodation for uterolactation and gas exchange in the southern stingray, *Dasyatis americana*. *Canadian Journal of Zoology* 74:1431-1443.
- Hamlett, W.C. y T.J. Koob. 1999. Female reproduction system. En: Hamlett, W.C. (ed.) Sharks, Skates and Rays: the Biology of Elasmobranchs Fishes. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 398-443 p.
- Hamlett, W.C., J.A. Musick., C.K. Hysell., y D.M. Sever. 2002. Uterine epithelial sperm interaction, endometrial cycle and sperm storage in the terminal zone

- of the oviductal gland of the placental smoothhound, *Mustelus canis*. *Journal of Experimental Zoology*. 292: 129-144.
- Hamlett, W.C. y M.K. Hysell. 1998. Uterine specializations in elasmobranchs. *Journal of Experimental Zoology*. 282:438-59.
- Henningsen, A. D. 2000. Notes on reproduction in the southern stingray, *Dasyatis americana* (Chondrichthyes: Dasyatidae), in a captive environment. *Copeia*. 139:826-828.
- Henningsen, A. y R.T. Leaf. 2010. Observations on the captive biology of the Southern stingray. *Transactions of the American Fisheries Society*. 139:783-791.
- Hilborn, R. y C. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty. Chapman-Hall, New York. 570 p.
- Hilborn, R. y M. Mangel. 1997. The ecological detective. Confronting models with data. Monographs in population biology. Academic Press, Princeton. 315 p.
- Hobbs, N.T., y R. Hilborn. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications*. 16, 5e19.
- Hoening, J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*. 82:898-903.
- Hoening, J.M. y S.H. Gruber. 1990. Life history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. En: Pratt, Jr. H.L., S.H. Gruber., y T. Taniuchi. (eds.). *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries*.
- Hoening, J.M., M.J. Morgan y C.A. Brown. 1995. Analyzing differences between two age determination methods by tests of symmetry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52:364-368.
- Hoisington, G. y C.G. Lowe. 2005. Abundance and distribution of the round stingray, *Urobatis halleri*, near a heated effluent outfall. *Marine Environmental Research*. 60:437-453.
- Holden, M.J. 1972. The growth rates of *Raja brachyura*, *R. clavata* and *R. montagui* as determined from tagging data. *ICES Journal Conservation*. 34:161-168.
- IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org
- Jacobson, L.D., N. Lo., y J. T. Barnes. 1994. A biomass-based assessment model for northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*. 92:711-724.
- Jirik, K. E. y C.G. Lowe. 2012. An elasmobranch maternity ward: female round stingrays *Urobatis halleri* use warm, restored estuarine habitat during gestation. *Journal of Fish Biology*. 80:1227-1245.
- Johnson, J.B. y K.S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 19,101e108.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81(2-3): 229-235.
- Katsanevakis, S. y C.D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multimodel inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*. 9:178-187.

- Krebs, C.J. 1985. Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper and Row, New York.
- Lavin, M.F., J.M. M.L. Robles., E.D. Argote., R. Barton., J. Smith., M. Brown., A. Koero., H.S. Trasviña., y J. García. 1992. Física del Golfo de Tehuantepec. Ciencia y Desarrollo. 103:97-108.
- Licandeo, R.R., J.G. Lamilla., P.G. Rubilar., y R.M. Vega. 2006. Age, growth, and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. Journal of Fish Biology. 68:488–506.
- Magnusson, A., A. Punt., y R. Hilborn. 2012. Measuring uncertainty in fisheries stock assessment: the delta method, bootstrap, and MCMC. Fish Fisheries Early View. 1–18.
- Márquez-Farías, J.F. 2007. Reproductive biology of shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus* from the eastern Gulf of California México. Marine Biology. 151:1445-1454.
- Marquez-Farias, J.F. y M. del P. Blanco-Parra. 2006. Las rayas del Golfo de California. 303- 337 p. En: Sustentabilidad y Pesca Responsable en México: Evaluación y Manejo. Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA.
- McEachran, J. y T. Miyake. 1988. Three new of the Stingray Genus *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae) from the Eastern Pacific. Bulletin of Marine Science. 42:366-375.
- McEachran, J. D., K. Dunn., y M. Tsutomu. 1996. Interrelationships of the Batoid Fishes (Chondrichthyes: Batoidea). En: Allen. B. Thomas. The Shark Almanac. A fully illustrated natural history of sharks, skates and rays. 1999. United States of America. 274 p.
- McEachran, J.D. y M.R. de Carvalho. 2002. Family Urotrygonidae. En: Carpenter, K. (ed.). The Living Marine Resources of the Western Central Atlantic. FAO, Rome. 572-573 p.
- McEachran, J.D. y T. Miyake. 1986. Taxonomy of the Stingray Genus *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae) Preliminary Results Based on External Morphology. Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A. y M. University, Collage Station, Texas, U.S.A. 291-302.
- McMahon, T.A. y J.T. Tyler-Bonner. 1986. Tamaño y vida. Biblioteca Scientific American. Prensa Científica. Barcelona España. 55 p.
- McPhie, R.P. y S.E. Campana. 2009. Reproductive characteristics and population decline of four species of skate (Rajidae) off the eastern coast of Canada. Journal of Fish Biology. 75:223-246.
- Medina-Baustista, J. 2011. Elasmobranchios capturados por la pesquería de arrastre camaroneo en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. UMAR. Oaxaca. México. 82 p.
- Mejía-Falla, P.A., A.F. Navia., y E. Cortés. 2012. Reproductive parameters of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): a species with a triannual reproductive cycle in the Eastern Tropical Pacific Ocean. Journal of Fish Biology. 1-21.
- Mejía-Mercado, B. 2006. Aspectos taxonómicos y biológicos de las rayas espinosas del género *Urotrygon* en el Pacífico Vallecaucano, Colombia. Trabajo de

- pregrado para la obtención del título de bióloga marina. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. Colombia.
- Mercier, L., J. C. Panfili., A. Paillon., D. Mouillot., y A.M. Darnaudea. 2011. Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 92:534-545.
- Miyake, T. y J. D. McEachran. 1986. Taxonomy of the stingray genus *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae). Preliminary results base on external morphology. Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A. M. University, College Station, Texas, U.S.A. 291-302 p.
- Miyake, T. y J. D. McEachran. 1988. Three new of the stingray genus *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae) from the Eastern Pacific. *Bulletin of Marine Science*. 42:336-375.
- Mollet, H.F. y Cailliet, G.M. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables. Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine and Freshwater Research*. 53: 503-516.
- Mota, J.P. 2004. Prey Capture Behavior and Feeding Mechanics of Elasmobranchs. En: C. Jeffrey, H. Carrier., I. Jr. Pratt., y J.I Castro. 2004. *Reproductive Biology of Elasmobranchs*. CRC Press. 553-595 p.
- Mourier. J., S.C. Mills., y S. Planes. 2013. Population structure, spatial distribution and life-history traits of blacktip reef sharks *Carcharhinus melanopterus*. *Journal of Fish Biology*. 82:979–993.
- Nakano H. 1994. Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. *Bulletin of National Research Institute of Far Seas Fisheries*. 31:141–256.
- Natanson, L.J. 1993. Effect of temperature on band deposition in the little skate, *Raja erinacea*. *Copeia* 1993. 199–206.
- Natanson, L.J., J.S. Sulikowski., J.R. Kneebone., y P.C. Tsang. 2007. Age and growth for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. *Environmental Biology of Fishes*. 80:293-308.
- Nava-Nava, P. 2013. Biología de la raya enana, *Urotrygon nana* Miyake y McEachran, 1988, en las costas de Sinaloa, México. Tesis de Maestría. UNAM. 105 p.
- Neer, J.A. B.A. Thompson., y J.K. Carlson. 2005. Age and growth of *Carcharhinus leucas* in the northern Gulf of Mexico: incorporating variability in size at birth. *Journal of Fish Biology*. 66:1–14.
- Neer, J.A. y G.M. Cailliet. 2001. Aspects of the life history of the Pacific electric ray, *Torpedo californica* (Ayres). *Copeia* 3:842–847.
- Neer, J.A. y Thompson, B.A. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. *Environmental Biology of Fishes*. 73:321–331.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*, 4th edn. Hoboken, NJ: John Wiley y Sons, Inc.
- Neter, J., M.H. Kutner., W. Wasserman., y J. Nachtschien. 1996. *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408 p.

- Nuñez-Orozco, A.L., A. Labastida-Che., J.A. Oviedo-Piamonte. 2013. Composición y abundancia de la íctiofauna en la franja sublitoral del Golfo de Tehuantepec, Oaxaca-Chiapas, México. 21:29-40.
- Oddone, M.C., A.F. Amorin., P.L. Mancini., W. Norbis., y G. Velasco. 2007. The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes: Rajidae) in southeastern Brazil, SW Atlantic Ocean. *Scientia Marina*. 71:593-604.
- Oddone, M.C., L. Paesch., y W. Norbis. 2005. Size at first sexual maturity of two species of rajoid skates, genera *Atlantoraja* and *Dipturus* (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae), from the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Applied Ichthyology*. 21:70-72.
- Ordoñez, J. 2004. Aspectos reproductivos y alimenticios de la raya pinta *Urotrygon chilensis* (Günther, 1871) (Pisces: Urolophidae) en el Pacífico central mexicano. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ortíz-Pérez, T. 2014. Demografía de la raya manchada *Urotrygon chilensis* (Günther, 1872) en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Maestría. UMAR. Oaxaca-México. 88 p.
- Panfili, J., H. de Pontual., J.P. Troadec., y P.J. Wright. 2002. Manual of fish sclerochronology. IFREMER-IRD co-edition. Brest, France. 464 p.
- Pereiro, J. A. 1993. Consideraciones generales sobre la dinámica de poblaciones sometidas a pesca. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 9:57-74.
- Pérez-Flores, N.A. 2002. Distribución, abundancia y reproducción de las rayas del género *Urotrygon* (Myliobatiformes: Urolophidae), en el Golfo de Tehuantepec, México. Informe final de servicio social. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 106 p.
- Pérez-Jiménez, J.C. y A.B. Carlisle. 2009. Gray smoothhound shark (*Mustelus californicus*). In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org
- Pierce, S.J. y M.B. Bennett. 2010. Destined to decline? Intrinsic susceptibility of the threatened estuary stingray to anthropogenic impacts. *Marine Freshwater Research*. 61:1468-1481.
- Pratt, H.L.Jr. y T. Otake. 1990. Recommendations for work needed to increase our knowledge of reproduction relative to fishery management. En: 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*. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 90, 509-510.
- Pratt, H.L.Jr. y J.C. Carrier. 2005. Elasmobranch Courtship and Mating Behavior. En: Hamlett, W.C. (ed.). *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras*. Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire, USA. 128-135 p.
- Punt, A. E. y R. Hilborn. 1996. Biomass dynamic models. User's Manual. FAO Computerized Information Series (Fisheries). FAO. 62 p.
- Rehme, S. E., L. A. Powell y C. R. Allen. 2011. Multimodel inference and adaptive management. *Journal of Environmental Management* 92:1360-1364.

- Richards, J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*. 10:290-300.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. En: Hoar, W.S., D.J. Randall., y J.R. Brett. (eds.). *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth*. Academic Press, New York. 677–743 p.
- Rodríguez-Lorenzo, S. 2007. Edad y crecimiento de la raya mariposa *Gymnura marmorata* del Alto Golfo de California, México. Tesis maestría. CICESE. 59 p.
- Romine, J.G., R.D. Grubbs y J.A. Musick. 2006. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaiian waters through vertebral analysis. *Environmental Biology of Fishes*. 77: 229-239.
- Rossouw, G.J. 1983. The biology of the sand shark *Rhinobatos annulatus*, in Algoa Bay with notes on other elasmobranchs. Ph. D. Thesis. University of Port Elizabeth, Cape Province, South Africa.
- Rubio-Lozano, M.S. 2009. Aspectos reproductivos de la raya *Urotrygon chilensis* (Günther, 1871) en las costas de Sinaloa, México. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 71 p.
- Ryland, J. S. y T.O. Ajayi. 1984. Growth and population dynamics of three *Raja* species (Batoidei) in Carmarthen Bay, British Isles. *Conseil Permanent International Pour L'Éxploration de la Mer. Journal Du Conseil*. 41:111-120.
- Sáez, S. y J. Laminilla. 2004. Sexual homodonty in *Bathyraja griseocauda* (Norman 1973) from the Southern Eastern Pacific (Chile) (Chondrichthyes, Rajidae: Arhynchobatinae). *Journal of Applied Ichthyology*. 20:189-193.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 38:1128-1140.
- Simpfendorfer C. A. y N.E. Milward. 1993. En: M. E. Platell., I. C. Potter., y K.R. Clarke. 1998. Resource partitioning by species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in costal waters of temperate Australia. *Marine Biology* 131: 719-734.
- Simpfendorfer, C.A. 1992. Biology of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) caught by the Queensland shark meshing program off Townsville, Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 43:33-43.
- Simpfendorfer, C.A. 1999a. Demographic analysis of the dusky shark fishery in Southwestern Australia. En Musick, J.A. (ed.). *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of LongLived Marine Animals*. American Fisheries Society, Bethesda. 149-160 p.
- Simpfendorfer, C.A. 1999b. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian Sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. *Fishery Bulletin*. 97:978-986.
- Simpfendorfer, C.A. y M.R. Heupel. 2004. Assessing habitat use and movement. En: J. C. Carrier, J.A. Musick, y M.R. Heithaus. 2004. *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press. 553-595 p.
- Sims, D. W. 2005. Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks. En: *Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of*

- the Two Sexes (ed.). Cambridge University Press. New York, NY. 127–147 p.
- Smith, S.E., D.W. Au., y C. Show. 1998. Intrinsic rebound potential of 26 species of Pacific sharks. *Marine and Freshwater Research*. 48:663–678.
- Smith, W.D., G.M. Cailliet., y E.M. Melendez. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*. 58:54–66.
- Smith, W.D., G.M. Cailliet., y E. Cortés. 2008. Demography and elasticity of the diamond stingray, *Dasyatis dipterura*: parameter uncertainty and resilience to fishing pressure. *Marine and Freshwater Research*. 59:575–586.
- Snelson, F.F. Jr. y S.E. Williams- Hooper. 1981. En: Platell, M. E., I.C. Potter., y K.R. Clarke. 1998. Resource partitioning by species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in costal waters of temperate Australia. *Marine Biology*. 131:719–734.
- Soriano, M., J. Moreau., J.M. Hoenig., y D. Pauly. 1992. New functions for the analysis of two-phase growth of juvenile and adult fishes, with application to Nile perch. *Transactions of the American Fisheries Society*. 131:486–493.
- Sparre, P. y S.C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. Documento Técnico de Pesca, No. 306.1, Rev. 2. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Santiago de Chile, Chile.
- Springer, S. 1967. Social organization of shark populations. En: Gilbert P.W., R. F. Mathewson., D.P. Rall. (eds.). *Sharks, skates and rays*. John Hopkins Press, Baltimore. 149–174 p.
- Steel, G.D.R. y J.H. Torrie. 1988. *Bioestadística. Principios y Procedimientos*. Editorial Mc Graw Hill. Tercera edición.
- Stehmann, M.F.W. 2002. Proposal of a maturity stage scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces: Chondrichthyes). *Archive of Fishery and Marine Research*. 50:23–48.
- Stevens, J.D., R. Bonfil., N.K. Dulvy., y P.A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyans) and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*. 57:476–494.
- Sulikowski, J.A., J. Kneebone., S. Elzey., J. JurekP. D. Danley., H. Huntting., y P.C.W. Tsang. 2005. The reproductive cycle of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*. 103:536–543.
- Sulikowski, J.A., P.C.W. Tsang and W.H. Howell. 2004. An annual cycle of steroid hormone concentrations and gonad development in the winter skate, *Leucoraja ocellata*, from the western Gulf of Maine. *Marine Biology*. 144:845–853.
- Sulikowski, JA, M.D. Morin., S.H. Suk., y W.H. Howell. 2003. Age and growth estimates of the winter skate (*Leucoraja ocellata*) in the western Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*. 101:405–413.
- Tanaka, M. 1982. A new growth curve which expresses infinitive increase. *Publication of the Amakusa Marine Biology Laboratory*. 6:167–177.

- Tapía-García, M. y B. Gutiérrez-Díaz. 1998. Recursos pesqueros de los estados de Oaxaca y Chiapas. En: M. Tapía-García (ed.). El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos, 240 p. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F. 149-162 p.
- Tapía-García, M. y M.C. García-Abad. 1998. Los peces acompañantes del camarón y su potencial como recurso en las costas de Oaxaca y Chiapas. En: Tapía-García, M. (ed.) El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F. 970-654 p.
- Téllez, L., C. Vargas., y L.M. Grijalba-Bendeck. 2006. Algunos aspectos biológicos de *Urotrygon venezuelae* Schultz, 1949 (Elasmobranchii: Rajiformes, Urolophidae), capturadas en Playa Salguero, Santa Marta, Caribe de Colombia. Revista científica U.D.C.A. Actualidad y Divulgación Científica. 9:75-88.
- Thorson, T.B., J.K. Langhammer., y M.I. Oetinger. 1983. Reproduction and development of the South American freshwater stingrays, *Potamotrygon circularis* and *P. motoro*. Environmental Biology of Fishes. 9:3-24.
- Tricas, T.C. 1980. Courtship and mating-related behaviors in myliobatid rays. Copeia. 1980. 553–556.
- Trinnie, F.I., T.I. Walker., P.L. Jones., y L.J. Laurenson. 2009. Reproductive biology of the eastern shovelnose stingaree *Trygonoptera imitata* from south-eastern Australia. Marine Freshwater Research. 60:845-860.
- Trinnie, F.I., T.I. Walker., P.L. Jones., y L.J. Laurenson. 2012. Biennial reproductive cycle in an extensive matrotrophic viviparous batoid: the sandyback stingaree *Urolophus bucculentus* from south-eastern Australia. Journal of Fish Biology. 80:1267–1291.
- Valadez-González, C. 2007. Distribución, abundancia y alimentación de las rayas bentónicas de las costas de Jalisco y Colima, México. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 139 p.
- Van der Heiden, A.M., y H. Plascencia-González. 1990. Range extensions of the lophiid anglerfish *Lophiodes spilurus* and the Stingray *Urotrygon nana*, along the Pacific coast of America. Revista de Biología Tropical. 38:147.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993c. Notas sobre *Gymnura marmorata* (Cooper) (Pisces: Dasyatidae), Bahía Almejas, B.C.S., México. Revista de Investigación Científica. 4:91-94.
- Villavicencio-Garayzar, C.J. 1991. Observations on *Mobula munkiana* (Chondrichthyes: Mobulidae) in the Bahía de la Paz, B.C.S., Mexico. Revista de Investigación Científica. 2: 78–81.
- Villavicencio-Garayzar, C.J. 1993a. Biología reproductiva de *Rhinobatos productus* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Revista de Biología Tropical. 41:777-782.
- Villavicencio-Garayzar, C.J. 1993b. Observaciones sobre la biología reproductiva de *Narcine brasiliensis* (Olfers) (Pisces: Narcinidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Revista de Investigación Científica. 4:95-99.

- Villavicencio-Garayzar, C.J. 1995. Reproductive-biology of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata* (Pisces, Rhinobatidae), in Bahía-Almejas, Baja-California-Sur, México. *Ciencias Marinas*. 21:141–153.
- Villavicencio–Garayzar, C.J. y L.A. Abitia–Cárdenas. 1994. Elasmobranquios de Bahía Magdalena y Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. *Revista de Investigación Científica*. 5: 63–67.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology*. 10:181-213.
- Walker, P.A. y R.G. Hislop. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science*. 55:392-402.
- Walker, T.I. 2005. Reproduction in fisheries science. In: Hamlett, W.C. (Ed.). *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras*. Science Publishers, Enfield. 81-127 p.
- Wallman, H., y W. Bennett. 2006. Effects of parturition and feeding on thermal preference of Atlantic stingray, *Dasyatis Sabina* (LeSueur). *Environmental Biology of Fishes*. 75:259-267.
- Walmsley-Hart, S. A., W.H.H. Sauer., y C.D. Buxton. 1999. The biology of the skates *Raja wallacei* and *R. pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the Agulhas Bank, South Africa. *South African Journal of Marine Science*. 21:165-179.
- Wang, Y. y Q. Liu. 2006. Comparison of Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) in selection of stock–recruitment relationships. *Fisheries Research*. 77:220-225.
- Waring, G. T. 1984. Age, growth and mortality of little skate off the northeast coast of the United States. *Transactions of the American Fisheries Society*. 113:314–321.
- White, E., C. C.P. Minto., E.K. Nolan, E. Mullins., y M. Clarke. 2011. First estimates of age, growth, and maturity of boar fish (*Capros aper*): a species newly exploited in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*. 68:61-66.
- White, W.T. y Dharmadi 2007. Species and size compositions and reproductive biology of rays (Chondrichthyes, Batoidea) caught in target and non-target fisheries in eastern Indonesia. *Journal of Fish Biology*. 70:1809–1837.
- White, W.T. y I.C. Potter. 2005. Reproductive biology, size and age compositions and growth of the batoid *Urolophus paucimaculatus*, including comparisons with other species of the Urolophidae. *Marine and Freshwater Research*. 56:101-110.
- White, W.T., M.E. Platell., y I.C. Potter. 2001. Relationship between reproductive biology and age composition and growth in *Urolophus lobatus* (Batoidea: Urolophidae). *Marine Biology*. 138:135-147.
- White, W.T., N.G. Hall., y I.C. Potter. 2002. Reproductive biology and growth during pre and postnatal life of *Trygonoptera personata* and *T. mucosa* (Batoidea: Urolophidae). *Marine Biology*. 140:699-712.

- Wourms, J.P. 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *American Zoologist*. 17:379-410.
- Yano, K., F. Sato., y T. Takahashi. 1999. Observation of the mating behavior of the manta ray, *Manta birostris*, at the Ogasawara Islands. *Ichthyology Research*. 46:289–296.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3^a edition. Prentice Hall, EUA. 662 p.