INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

DEMOGRAFÍA DE LA RAYA *Myliobatis californica* (GILL, 1865) EN EL NOROESTE DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA:

ALAIN GARCÍA RODRÍGUEZ

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2021

SIP-14
REP 2017

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **18** del mes de Junio del 2021 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada:

"DEMOGRAFÍA DE LA RAYA *Myliobatis californica* (GILL, 1865) EN EL NOROESTE DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO". del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	GARCÍA	Apellido Materno:	RODRÍGUEZ	Nombre (s):	ALAIN

Número de registro: | B | 1 | 7 | 0 | 7 | 7 | 9 |

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: **DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene __10_ % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado**.

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** ☐ **NO** ■ **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: *(Por ejemplo, el % de similitud se localiza en metodologías adecuadamente referidas a fuente original)*
El documento mostró un 10% de similitud al extraerse la literatura citada y las coincidencias menores a 8 palabras. Por lo tanto, se concluye que el porcentaje de similitud fue adecuado y no existe riesgo de plagio.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente, y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** ■ **SUSPENDER** ☐ **NO APROBAR** ☐ la tesis por **UNANIMIDAD** ☐ o **MAYORÍA** ☐ en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOCISIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DRA. BERTHA PATRICIA CEBALLOS VÁZQUEZ
Nombre completo y firma

Rogelio G. A.
DR. ROGELIO GONZALEZ ARMAS
Nombre completo y firma

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DR. JAVIER TOVAR ÁVILA
Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** **el día** **25** **del mes de** **Junio** **del año** **2021**

El (la) que suscribe **M en C. ALAIN GARCÍA RODRÍGUEZ** **Alumno (a) del Programa**

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro **B170779** **adscrito al** **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA Y DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

y cede los derechos del trabajo titulado:

""DEMOGRAFÍA DE LA RAYA *Myliobatis californica* (GILL, 1865) EN

EL NOROESTE DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **alain.garcia2285@gmail.com- aherrera@ipn.mx – fgalvan@ipn.mx**

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

M en C. ALAIN GARCÍA RODRÍGUEZ

Nombre y firma del alumno

Tesis de Doctorado-Alain García.pdf
Jun 25, 2021
43334 palabras/220955 caracteres

Dr. Mario Alberto Castillo Soria

Tesis de Doctorado-Alain García.pdf

Resumen de fuentes

10%

SIMILITUD GENERAL

1	www.tiburonesyrayascicimar.com INTERNET	1%
2	cicese.repositorioinstitucional.mx INTERNET	<1%
3	www.biblioteca.cicimar.ipn.mx INTERNET	<1%
4	repositoriodigital.ipn.mx INTERNET	<1%
5	www.inapesca.gob.mx INTERNET	<1%
6	www.repositoriodigital.ipn.mx INTERNET	<1%
7	s6250e2cbcd1c88c4.jimcontent.com INTERNET	<1%
8	tesis.ipn.mx INTERNET	<1%
9	www.oceandocs.org INTERNET	<1%
10	Alain García-Rodríguez, Agustín Hernández-Herrera, Felipe Galván-Magaña, Bertha Patricia Ceballos-Vázquez et al. "Estimation of the size at sexual m… CROSSREF	<1%
11	cripens.inp.gob.mx INTERNET	<1%
12	www.gob.mx INTERNET	<1%
13	www.raulmarinosorno.com INTERNET	<1%
14	aquaticcommons.org INTERNET	<1%
15	www.lajar.cl INTERNET	<1%
16	www.redalyc.org INTERNET	<1%
17	cibnor.repositorioinstitucional.mx INTERNET	<1%
18	www.spg.ucsd.edu INTERNET	<1%

19	u.jimdo.com INTERNET	<1%
20	dspace.cibnor.mx:8080 INTERNET	<1%
21	cienciasmarinas.com.mx INTERNET	<1%
22	docplayer.es INTERNET	<1%
23	biblio.uabcs.mx INTERNET	<1%
24	sedici.unlp.edu.ar INTERNET	<1%
25	www.scielo.org.mx INTERNET	<1%
26	www.uv.mx INTERNET	<1%
27	doi.org INTERNET	<1%
28	www.datalimitedtoolkit.org INTERNET	<1%
29	www.scribd.com INTERNET	<1%
30	doczz.es INTERNET	<1%
31	www.publish.csiro.au INTERNET	<1%
32	200.23.223.1 INTERNET	<1%
33	ctmfm.org INTERNET	<1%
34	expeditiorepositorio.utadeo.edu.co INTERNET	<1%
35	www.scielo.sa.cr INTERNET	<1%
36	eprints.uanl.mx INTERNET	<1%
37	investigacion.izt.uam.mx INTERNET	<1%
38	moam.info INTERNET	<1%
39	www.kartenn.es INTERNET	<1%
40	www.researchgate.net INTERNET	<1%
41	repositorio.uta.edu.ec INTERNET	<1%
42	www.revbiolmar.cl INTERNET	<1%
43	www.zaragoza.unam.mx INTERNET	<1%
44	www1.porto.ucp.pt INTERNET	<1%

45	squalus.org INTERNET	<1%
46	tiburonesengalicia.blogspot.com INTERNET	<1%
47	www.ceniap.fonaiap.gov.ve INTERNET	<1%
48	www.cienciasmarinas.com.mx INTERNET	<1%
49	bibliotecadigital.exactas.uba.ar INTERNET	<1%
50	cicy.repositorioinstitucional.mx INTERNET	<1%
51	digital.bl.fcen.uba.ar INTERNET	<1%
52	repositorio.ufpe.br INTERNET	<1%
53	www-eio.upc.es INTERNET	<1%
54	www.bbc.com INTERNET	<1%
55	www.cipnet.cu INTERNET	<1%
56	www.facmed.unam.mx INTERNET	<1%
57	www.ots.duke.edu INTERNET	<1%
58	www.subpesca.cl INTERNET	<1%
59	Cristina Porcu, Andrea Bellodi, Alessandro Cau, Rita Cannas, Martina F. Marongiu, Antonello Mulas, Maria C. Follesa. "Uncommon biological patterns o... CROSSREF	<1%
60	Fabián Cervantes-Gutiérrez, Javier Tovar-Ávila, Felipe Galván-Magaña. "Age and growth of the banded guitarfish Zapteryx exasperata (Chondrichthyes:... CROSSREF	<1%
61	Groom, Martha J.. "Principles of Conservation Biology", Oxford University Press PUBLICACIÓN	<1%
62	Luz Erandi Saldaña-Ruiz, Emiliano García-Rodríguez, Juan Carlos Pérez-Jiménez, Javier Tovar-Ávila et al. "Biodiversity and conservation of sharks in P... CROSSREF	<1%
63	archive.org INTERNET	<1%
64	cpps2-int.org INTERNET	<1%
65	delfin.cicimar.ipn.mx INTERNET	<1%
66	docplayer.net INTERNET	<1%
67	doczz.net INTERNET	<1%
68	euskadi.eus INTERNET	<1%
69	forelle-aus-niederbayern.de INTERNET	<1%
70	hdl.handle.net INTERNET	<1%

71	onlinelibrary.wiley.com INTERNET	<1%
72	scielosp.org INTERNET	<1%
73	www.arlis.org INTERNET	<1%
74	www.ecosur.mx INTERNET	<1%
75	www.habitat.noaa.gov INTERNET	<1%
76	www.plagas-agricolas.info.ve INTERNET	<1%
77	www.revistas.ieo.es INTERNET	<1%

Se excluyeron los depósitos de búsqueda:

- Ninguno

Excluido del Informe de Similitud:

- Bibliografía
- Citas textuales
- Citas
- Coincidencias menores (8 palabras o menos)

Se excluyeron las fuentes:

- Ninguno

A mi hijo Pablo

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por permitirme realizar mi sueño.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y la Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) por los apoyos económicos y académicos brindados durante la realización del doctorado.

A mi director de tesis Dr. Felipe Galván-Magaña por su amistad, su ayuda, sus consejos y su confianza desde el momento en el que lo conocí y por permitirme realizar mi sueño. Estaré siempre agradecido.

A mi director de tesis Dr. Agustín Hernández-Herrera por su ayuda, sus consejos y su confianza y por permitirme trabajar un tema relacionado con los elasmobranquios, los cuales siempre han sido mi pasión. Estaré siempre agradecido.

A la Dra. Bertha Patricia Ceballos-Vázquez, al Dr. Javier Tovar-Ávila y Dr. Rogelio González Armas por aceptar ser parte de mi Comité Tutorial y por sus excelentes consejos y comentarios para mejorar el documento de tesis y la publicación.

A todos los estudiantes del Laboratorio de Ecología de Peces del CICIMAR que han participado en la toma de muestras del proyecto de tiburones y me han ayudado en la realización del doctorado. En particular, quiero destacar la gran ayuda que me brindaron Katherin Soto, Fabián Cervantes, Tania Pelamatti y Guillermo Pasillas.

Al Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera (CRIAP) Bahía de Banderas, INAPESCA por su ayuda durante la realización de mi estancia de investigación, principalmente al Dr. Javier Tovar-Ávila y Edith Zárate Becerra.

Al Dr. Enrique Morales-Bojórquez, Dra. Genoveva Cerdenares Ladrón de Guevara y Dra. Xchel Aurora Pérez Palafox por su contribución en el análisis de los resultados de la talla de madurez sexual y la publicación.

A Yulieski por su contribución en la realización del mapa del área de estudio.

A todos los que me ayudaron cuando me fracturé la muñeca derecha en el primer semestre, en especial a Ariagna, Arturo, Dr. Felipe, Franklin, Dr. Gerardo y a la fisioterapeuta Marisela.

A todos mis amigos por brindarme su apoyo y estar siempre ahí cuando los necesito.

A mi esposa Gilda por apoyarme en todo, por darme el mayor regalo del mundo (mi hijo Pablo) y por soportar conmigo el estrés de estos últimos meses.

A mi hijo Pablo por ser lo más importante en mi vida, por darme muchas alegrías cuando me dice papá y por ayudarme con una sonrisa cuando estoy estresado.

A mi abuelo Arístides que le hubiera alegrado mucho estar aquí hoy. A mi abuela Claudina, a mi hermana Yusimi, a mi tía María, a mis cariñosas sobrinas Sofía y Solange y a toda mi familia, especialmente a mi mamá Odalys y a mi papá José Manuel por apoyarme en todo y brindarme todo su cariño.

A todos los que contribuyeron

¡MUCHAS GRACIAS!

ÍNDICE

RESUMEN……i

ABSTRACT……ii

INTRODUCCIÓN……1

ANTECEDENTES……..6

Reproducción……..6

Edad y crecimiento……8

Análisis demográficos……8

JUSTIFICACIÓN…….....10

HIPÓTESIS……11

OBJETIVO GENERAL……..11

OBJETIVOS ESPECÍFICOS……11

MATERIALES Y MÉTODOS……...13

Área de estudio……13

Colecta de las muestras……14

Estructura de tallas y proporción sexual de las capturas…..……...15

Relación ancho de disco-peso……15

Reproducción……16

Determinación de madurez……..16

Relación del sistema reproductor con la talla……16

Estimación de la talla de madurez sexual (AD_{50})……16

Comparación y selección del modelo……18

Modelo global o promedio……19

Proporción sexual embrionaria y relación talla materna-número de embriones……..20

Edad y crecimiento……..20

Limpieza y corte de las vértebras……20

Estimación de la edad……21

Precisión y análisis de error……..23

Verificación……..24

Estimación del crecimiento……...25

Comparación y selección de modelos……25

Modelo promedio o global……26

Longevidad……..26

Edad de madurez……...27

Demografía……27

Supervivencia……..28

Mortalidad natural (M)……28

Parámetros demográficos……29

Escenarios variando los parámetros de entrada de las tablas de vida…….31

Mortalidad natural……...31

Edad máxima……..31

Edad de madurez……...31

Escenarios con mortalidad total (Z)……32

Potencial de recuperación o de rebote……...32

Análisis de elasticidad……33

Escenarios con mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc)……33

RESULTADOS……34

Estructura de tallas y proporción sexual de las capturas.....34

Relación ancho de disco-peso……35

Reproducción……..36

Determinación de madurez y proporción sexual por estadio de madurez……..36

Relación del sistema reproductor con la talla……..36

Talla de madurez sexual ($\widehat{AD}_{50}$)……40

Comparación y selección de modelos……...41

Proporción sexual embrionaria y relación talla materna-número de embriones……45

Edad y crecimiento……46

Relación radio de la vértebra (RV)–ancho de disco (AD)……...46

Precisión y análisis de error……46

Verificación……45

Estructura de edades……48

Estimación del crecimiento……..51

Longevidad……..52

Edad de madurez……...52

Demografía……55

Mortalidad natural (M)……...55

Supervivencia o sobrevivencia……56

Parámetros demográficos……57

Escenarios con diferente M y edad máxima de 26 años……57

Escenarios con diferente M y variación de la edad máxima……...61

Escenarios variando la edad de madurez……..63

Escenarios con mortalidad total (Z)……64

Potencial de recuperación o de rebote……...66

Análisis de elasticidad……66

Escenarios con mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc)….……...68

DISCUSIÓN……74

Estructura de tallas y proporción sexual de las capturas……74

Relación ancho de disco-peso……76

Reproducción……78

Edad y crecimiento…….....85

Demografía……94

CONCLUSIONES……105

RECOMENDACIONES…….....106

BIBLIOGRAFÍA……....107

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica resaltada en color rojo (A) y características anatómicas (B) de *Myliobatis californica*……6

Figura 2. Ubicación del área de muestreo en el noroeste de Baja California Sur (BCS), México. Las letras se corresponden con campos pesqueros de BCS tales como Bahía Tortugas (BT), Campito (C), Cedro (CD), Campo Queen (CQ), El rincón (ER) y Malarrimo (M). ……13

Figura 3. Secciones sagitales de dos centros vertebrales de *Myliobatis californica* que muestran el patrón de bandas (A) y las bandas translúcidas dobles y triples (B). Se indican la banda opaca (BO), la banda translúcida (BT), el *corpus calcareum* (CC), el foco (F), la *intermedialia* (I) y la marca de nacimiento (MN). Los números son las bandas anuales (años). Las secciones vertebrales fueron digitalizadas con luz reflejada sobre un fondo negro y con un aumento de 12x, por lo que las bandas translúcidas se observan como opacas y viceversa….……22

Figura 4. Distribución de tallas por sexo de los individuos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México…….34

Figura 5. Relación del ancho de disco con el peso para sexos combinados de los individuos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México...…….35

Figura 6. Distribución de tallas por estadio de madurez sexual para machos y hembras de *Myliobatis californica* en la costa noroeste de Baja California Sur, México. n es el tamaño de muestra por estadio de madurez y los números sobre las barras son el tamaño de muestra por intervalo de talla…….....37

Figura 7. Relación entre la longitud del testículo izquierdo y el ancho de disco de los machos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México……..……..38

Figura 8. Relación entre la longitud del clasper y el ancho de disco de los machos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México ……...……..38

Figura 9. Relación entre la longitud y el ancho del ovario izquierdo con el ancho de disco de las hembras de *Myliobatis californica* capturadas por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México……....39

Figura 10. Relación entre la longitud y el ancho del útero con el ancho de disco de las hembras de *Myliobatis californica* capturadas por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México ……40

Figura 11. Talla de madurez sexual ($\widehat{AD}_{50}$) de *Myliobatis californica* en la costa noroccidental de Baja California Sur, México, estimada con cinco modelos. A: machos, B: hembras……..42

Figura 12. Relación de la talla materna con el número de embriones de *Myliobatis californica* (n = 11). Los datos fueron obtenidos de Herald (1953), Martin & Cailliet (1988a), Villavicencio (1996) y Aguirre (2009)……..45

Figura 13. Relación entre el radio de la vértebra (RV) y el ancho de disco (AD) de los individuos de *Myliobatis californica* (sexos combinados) capturados por la pesquería artesanal en el noroeste de Baja California Sur, México. ……..46

Figura 14. Gráficos de sesgo a la edad para la comparación del conteo de bandas de crecimiento de *Myliobatis californica* entre un mismo lector (A, n = 218) y entre diferentes lectores (B, n = 40). La línea continua es la relación 1:1. Los tamaños de muestras están indicados encima de cada conteo correspondiente. Las barras de error indican los valores del intervalo de confianza al 95 %.....47

Figura 15. Variación mensual del tipo de borde vertebral de *Myliobatis californica* en relación con la temperatura superficial del mar (TSM) mensual promedio en el noroeste de Baja California Sur, México. Los números sobre las barras son el tamaño de muestra mensual……49

Figura 16. Variación mensual del incremento marginal (media ± error estándar) de las secciones vertebrales de *Myliobatis californica* en relación con la temperatura superficial del mar (TSM) mensual promedio en el noroeste de Baja California Sur, México. Los números sobre las barras son el tamaño de muestra mensual…..…….50

Figura 17. Secciones sagitales de dos centros vertebrales de *Myliobatis californica* que muestran la banda prenatal y la marca de nacimiento……50

Figura 18. Estructura de edades para machos (n = 76) y hembras (n = 142) de *Myliobatis californica* capturados en la pesquería artesanal del noroeste de Baja California Sur, México……51

Figura 19. Modelos de crecimiento ajustados a los datos del ancho de disco por edad obtenidos de los conteos de las bandas de crecimiento de las secciones vertebrales de machos (A: observado y B: retrocalculado) y hembras (C: observado y D: retrocalculado) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México……..53

Figura 20. Supervivencia estimada para *Myliobatis californica* con varios métodos de estimación de mortalidad natural (*M*)……..56

Figura 21. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios variando el método de estimación de mortalidad natural (*M*). 1 (*M* de Hoenig, 1983 para peces), 2 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 3 (*M* de Jensen A), 4 (*M* de Jensen B), 5 (*M* de Campana *et al*., 2001), 6 (*M* de Then *et al*., 2015), 7 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 8 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 9 (*M* de Lorenzen, 1996)……..59

Figura 22. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios duplicando la mortalidad natural (*M*) el primer año de vida. 10 (*M* de Hoenig, 1983 para peces), 11 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 12 (*M* de Jensen A), 13 (*M* de Jensen B), 14 (*M* de Campana *et al*., 2001), 15 (*M* de Then *et al*., 2015), 16 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad).……60

Figura 23. Distribución estable por edad (C_x) para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios: 4 (mortalidad natural (*M*) de Jensen B), 7 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 8 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 9 (*M* de Lorenzen, 1996)……..61

Figura 24. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios con edad máxima de 40 años. 17 (mortalidad natural (*M*) de Hoenig, 1983 para peces), 18 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 19 (*M* de Jensen A), 20 (*M* de Jensen B), 21 (*M* de Campana *et al*., 2001), 22 (*M* de Then *et al*., 2015), 23 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 24 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 25 (*M* de Lorenzen, 1996)……63

Figura 25. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios con variación de la edad de madurez. 4, 26, 27 (mortalidad natural (*M*) de Jensen B y edad de madurez de 12, 10 y 13 años, respectivamente), 7, 28 y 29 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad y edad de madurez de 12, 10 y 13 años, respectivamente)……..65

Figura 26. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios con variación de la mortalidad total (*Z*) y la edad de primera captura (Epc). 30, 31 y 32 (*Z* de Beverton & Holt, 1956 para talla y Epc de 1, 10 y 13 años, respectivamente), 33, 34 y 35 (*Z* de Beverton & Holt, 1956 para edad y Epc de 1, 10 y 13 años, respectivamente)……..67

Figura 27. Elasticidad por estadio de madurez estimada para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Fueron utilizadas para estimar la mortalidad natural (*M*) la *M* promedio y los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996). ….....68

Figura 28. Variación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) del método de Jensen B (1996) a diferentes valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura. Los valores por debajo de la línea roja indican el decrecimiento de la *λ*……69

Figura 29. Variación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*)

promedio a diferentes valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura. Los valores por debajo de la línea roja indican el decrecimiento de la *λ*. ……69

Figura 30. Variación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) del método de Peterson & Wroblewski (1984) a diferentes valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura. Los valores por debajo de la línea roja indican el decrecimiento de la *λ*……70

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de ancho de disco por edad para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México……..25

Tabla 2. Talla de madurez sexual ($\widehat{AD}_{50}$) estimada para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México, utilizando cinco modelos sigmoidales. $\widehat{AD}_{95}$: talla a la cual el 95% de los individuos de la población son sexualmente maduros; $IC_{95\%}$: intervalos de confianza; Kimura (1980): prueba de razón de verosimilitud; *-LnL*: función de verosimilitud; *a, b, θ, δ, α*: parámetros de los modelos…..……41

Tabla 3. Estimados del criterio de información de Akaike corregido (AIC_c), diferencia de Akaike (Δ_i) y el porcentaje del peso de Akaike ($\%w_i$) para el enfoque multimodelo realizado para los machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México……43

Tabla 4. Estimados del criterio de información de Akaike corregido (AIC_c), diferencia de Akaike (Δ_i), el porcentaje del peso de Akaike ($\%w_i$) y la talla de madurez sexual del modelo promedio ($\overline{AD}_{50}$) con sus intervalos de confianza al 95% ($IC_{95\%}$) y error estándar (EE) para las inferencias multimodelo (IMM) realizadas para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México…….....44

Tabla 5. Parámetros de los modelos de crecimiento estimados con datos observados y retrocalculados para los machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Significado de los parámetros y las abreviaturas de los modelos en Tabla 1. Kimura (1980): prueba de razón de verosimilitud……..54

Tabla 6. Estimados del criterio de información de Akaike corregido (AIC_c), diferencia de Akaike (Δ_i) y el porcentaje del peso de Akaike ($\%w_i$) para los enfoques multi-modelo realizados con datos observados y retrocalculados para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México…….....55

Tabla 7. Mortalidad natural (*M*) estimada para *Myliobatis californica* mediante varios métodos dependientes e independientes de la edad……...56

Tabla 8. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios del 1-9 (*M* estimada mediante diferentes métodos) y del 10-16 (*M* de los escenarios del 1-7 duplicada el primer año de vida)……58

Tabla 9. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México a una edad máxima de 40 años……..62

Tabla 10. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México variando la edad de madurez.……..64

Tabla 11. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con variación de la mortalidad total (*Z*) y la edad de primera captura (Epc).……..……66

Tabla 12. Elasticidad por estadio de madurez estimada para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Fueron utilizadas para estimar la mortalidad natural (*M*) la *M* promedio y los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996)……..……66

Tabla 13. Estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) de Jensen B (1996) y con variación en la mortalidad por pesca (F) y la edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados indican el decrecimiento de la *λ*….71

Tabla 14. Estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) promedio y con variación en la mortalidad por pesca (F) y la edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados indican el decrecimiento de la *λ*. ……72

Tabla 15. Estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) del método de Peterson & Wroblewski (1984) y con variación en la mortalidad por pesca (F) y la edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados indican el decrecimiento de la *λ*……73

Tabla 16. Comparación entre estudios realizados para *Myliobatis californica* en diferentes regiones……..……..75

Tabla 17. Comparación entre estudios de relación ancho de disco-peso (AD-P) realizados en *Myliobatis californica*……77

Tabla 18. Comparación entre los estudios de *Myliobatis californica* realizados en Baja California Sur, México con los de California, E.U.A.……82

Tabla 19. Comparación entre estudios de edad y crecimiento de *Myliobatis californica*……..…90

Tabla 20. Parámetros de crecimiento estimados para *Myliobatis californica* en diferentes regiones. Significado de las abreviaturas de los modelos en Tabla 1…....93

Tabla 21. Parámetros demográficos de varias especies de batoideos estimados mediante modelos demográficos determinísticos. *G*: tiempo generacional, *Ro*: tasa reproductiva neta, *r*: tasa intrínseca de crecimiento poblacional, t_{x2}: tiempo de duplicación poblacional, *λ*: tasa finita de crecimiento poblacional. Las especies están ordenas según el valor de *λ*……..97

Tabla 22. Potencial de rebote o recuperación (r_{2M}, $r_{1.5M}$) de varias especies de elasmobranquios……..101

Resumen

El tecolote, *Myliobatis californica*, es la segunda especie de raya más abundante en las pesquerías artesanales de Baja California Sur (BCS); sin embargo, aunque son conocidos algunos aspectos de su reproducción no existe información sobre su edad, crecimiento y demografía en la región. El objetivo de esta investigación fue analizar la demografía de esta especie en el noroeste de BCS, con el fin de determinar su vulnerabilidad a la presión de pesca e identificar y recomendar las medidas más adecuadas para el manejo de sus pesquerías. Se analizaron 291 individuos, de los cuales 105 fueron machos (32.2–92 cm de ancho de disco, AD) y 186 hembras (31.0–130 cm de AD), con una proporción sexual (1.77H:1.00M) diferente de 1:1. La talla de madurez sexual ($\widehat{AD}_{50}$) estimada mediante inferencia multimodelo fue de 64.6 cm de AD para los machos y de 99.0 cm de AD para las hembras. La edad se estimó mediante el conteo de bandas de crecimiento en secciones de centros vertebrales. La edad máxima estimada para los machos y hembras fue de 18 años. El crecimiento se estimó mediante un enfoque multimodelo. El modelo de Gompertz fue el que mejor se ajustó a los datos de las hembras (AD máximo teórico, AD_∞ = 177.9 cm, coeficiente de crecimiento, k = 0.087 años^{-1}). Los modelos de Gompertz (AD_∞ = 91.9 cm, k = 0.170 años^{-1}) y von Bertalanffy de dos (AD_∞ = 91.1 cm, k = 0.146 años^{-1}) y tres parámetros (AD_∞ = 101.3 cm, k = 0.101 años^{-1}) se ajustaron bien a los datos de los machos, por lo que fue estimado el AD_∞ del modelo promedio (94.8 cm). En los análisis demográficos en ausencia de mortalidad por pesca (F) y con el escenario más optimista (con mortalidad natural de Jensen B y edad máxima de 26 años), se estimó una tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) de 0.137, lo que se corresponde con un crecimiento anual del 14.6 % y un tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}) de 5.1 años. El potencial de recuperación o de rebote indicó que *M. californica* tiene una capacidad baja para recuperarse de la presión de pesca. Según el análisis de elasticidad los juveniles son los que más contribuyeron a la tasa de crecimiento poblacional, por lo que las medidas de manejo deben estar dirigidas principalmente a incrementar la supervivencia de los juveniles. Los resultados indican que *M. californica* tiene una capacidad limitada para soportar la presión de pesca a la edad de primera captura (un año) de la zona de estudio.

Abstract

The bat ray, *Myliobatis californica*, is the second most abundant batoid species in the artisanal fisheries of Baja California Sur (BCS); however, although some aspects of their reproduction are known, there is no information about their age, growth and demography in the region. The objective of this research was to analyze the demography of this species in the Northwest of BCS, in order to determine its vulnerability to fishing pressure and to identify and recommend the most appropriate measures for the management of its fisheries. 291 individuals were analyzed, of which 105 were males (32.2–92 cm of disc width, DW) and 186 females (31.0–130 cm DW), with a sex ratio (1.77F:1.00M) different from 1:1. The size at sexual maturity estimated by multi-model inference was 64.6 cm DW for males and 99.0 cm DW for females. Age was estimated by counting growth bands in vertebral sections. The estimated maximum age for males and females was 18 years. Growth was estimated using a multi-model approach. Gompertz's model was the one that best adjusted to the data of the females (theoretical maximum DW, DW_∞ = 177.9 cm, growth coefficient, k = 0.087 years^{-1}). Gompertz's model (DW_∞ = 91.9 cm, k = 0.170 years^{-1}) and von Bertalanffy's models of two (DW_∞ = 91.1 cm, k = 0.146 years^{-1}) and three parameters (DW_∞ = 101.3 cm, k = 0.101 years^{-1}) adjusted well to the data of the males, for which the DW_∞ of the average model was estimated (94.8 cm). In the demographic analyzes in the absence of fishing mortality (F) and with the most optimistic scenario (with Jensen B's natural mortality and maximum age of 26 years), a population growth intrinsic rate (r) of 0.137 was estimated, which corresponds to an annual growth of 14.6 % and a population doubling time (t_{x2}) of 5.1 years. The rebound potential indicated that *M. californica* has a low capacity to recover from fishing pressure. According to elasticity analysis, juveniles are the most contributors to the population growth rate, so management measures should be aimed primarily at increasing juvenile survival. The results indicate that *Myliobatis californica* has a limited capacity to withstand fishing pressure at the age of first capture (one year) in the study area.

INTRODUCCIÓN

Los elasmobranquios (tiburones y rayas) en general, presentan una tasa de crecimiento lenta, madurez sexual tardía, bajas tasas de fecundidad y largos periodos de gestación, por lo que son vulnerables al impacto humano, principalmente a la sobrepesca (Bonfil, 1994; Musick *et al*., 2000; Carrier *et al.*, 2004; Camhi *et al.*, 2009). El estatus de los elasmobranquios depende de la interacción entre la resiliencia demográfica de la especie y la intensidad de la explotación pesquera (Dulvy *et al*., 2008) y algunas especies son más vulnerables que otras (Márquez-Farías *et al.,* 1998; Márquez-Farías & Castillo-Geniz, 1998). A nivel mundial varios estudios indican que algunas poblaciones de elasmobranquios han disminuido considerablemente debido a la sobrepesca (Casey & Myers, 1998; Dulvy & Reynolds, 2002; Baum *et al.*, 2005; Baum & Blanchard, 2010). Por ello, los estudios relacionados con aspectos de historia de vida de los elasmobranquios son de gran importancia para estimar el potencial pesquero de cada especie y para recomendar acciones efectivas para el manejo de sus pesquerías.

Los elasmobranquios son un importante recurso pesquero en México (Sosa-Nishizaki *et al.* 2008; Smith *et al*., 2009; Blanco-Parra *et al*., 2016) y son fuente de alimento y de empleo para las comunidades costeras (Castillo-Géniz *et al*., 1998; Sosa-Nishizaki *et al.,* 2008; Saldaña-Ruiz *et al.,* 2016). La captura de rayas en México es una actividad relativamente nueva comparada con la pesquería de tiburones, la cual comenzó en la década de 1930 (Márquez-Farías & Blanco-Parra, 2006). La demanda de rayas se incrementó a finales de 1980 debido al aumento de la captura incidental de rayas por los barcos de arrastre camaroneros (Márquez-Farías & Blanco-Parra, 2006). A principios de 1990, los pescadores ribereños comenzaron a dedicarse formalmente a las capturas de rayas (Cudney-Bueno & Turk-Boyer, 1998), las cuales comenzaron a ser registradas en los anuarios de pesca en el año 1997 (CONAPESCA-INP, 2004).

El volumen de producción promedio de rayas del Pacífico mexicano, correspondiente al periodo de 2002 a 2011, fue de 4 717.4 t en peso vivo, de esta cantidad el 80 % se capturó en la región noroeste (Baja California, Baja California Sur-BCS, Sonora y Sinaloa), con BCS aportando el 36 % (CONAPESCA, 2002-2011; Salomón-Aguilar,

2015). En 2017 con 3 298 t y en 2018 con 3 011 t en peso vivo, BCS fue la entidad federativa con el mayor volumen de la producción pesquera de rayas del Pacífico mexicano (CONAPESCA, 2017, 2018).

Varias medidas se han establecido en México en las últimas décadas para el manejo de las pesquerías de los elasmobranquios, incluyendo la regulación de los métodos de pesca, restricción de algunas áreas de pesca, prohibición total del aleteo de tiburones, protección total de algunas especies vulnerables, entre otras medidas, a través de la publicación de la NOM-029-PESC-2006 (DOF, 2007). Además, desde 2012 se estableció un periodo de veda de pesca (del 1 de mayo al 31 de julio) para todos los elasmobranquios en el litoral del Pacífico mexicano (DOF, 2012). Sin embargo, se ha reconocido la conveniencia de contar con medidas de manejo específicas para algunas especies (Smith *et al*., 2009; Salomón-Aguilar, 2015); en este sentido, los estudios sobre el ciclo de vida son de gran importancia para contar con bases biológicas que recomienden medidas efectivas para el manejo de su captura.

Uno de los problemas con las pesquerías de batoideos en México es la falta de datos de esfuerzo y captura por especie para series de tiempo largas, ya que la información oficial de la captura en los “avisos de arribo” agrupa varias especies en la categoría: “Rayas y similares”, lo que limita la evaluación cuantitativa de las poblaciones de batoideos (CONAPESCA-INP, 2004; Camhi *et al*., 2009; Smith *et al*., 2009; Salomón-Aguilar, 2015, Saldaña-Ruiz *et al*., 2016).

En muchas situaciones la información de captura, esfuerzo de pesca y cambios en abundancia de las especies de interés pesquero es limitada o no existe para series históricas, lo que dificulta la aplicación de modelos dinámicos pesqueros (modelos basados en biomasa como el modelo de producción excedente) para realizar el manejo de sus pesquerías (Cortés, 1998; Simpfendorfer, 2005; Camhi *et al*., 2008; Wen-Pei *et al*, 2010; White *et al.,* 2014a). Una alternativa a la insuficiencia de datos pesqueros es la utilización de modelos demográficos (Cortés, 1995, 1998, 2004; Márquez-Farías *et al*., 1998), los cuales son una herramienta útil para el manejo ya que utilizan eficientemente la información biológica disponible de las especies con relación a su reproducción, edad, crecimiento y tasas de mortalidad (Cortés, 1998,

2007; Simpfendorfer, 2005; Camhi *et al*., 2008; Santana *et al*., 2009; Tribuzio & Kruse, 2011). Estos modelos permiten evaluar el estatus de una población y determinar cómo las especies responden a los aumentos en mortalidad natural (por enfermedades, depredación, etc.) (Simpfendorfer, 2005; Powter & Gladstone, 2008; Hisano *et al*., 2011; Coelho *et al.,* 2015). En las especies de interés pesquero como los elasmobranquios, estos modelos permiten estimar su productividad y evaluar su vulnerabilidad a diferentes tasas de explotación (Kwang-Ming & Che-Tsung, 1999; Cortés, 1998, 2004, 2007; Frisk *et al.,* 2002; Simpfendorfer, 2005; Powter & Gladstone, 2008; Coelho *et al.,* 2015).

Entre los modelos demográficos se encuentran las tablas de vida y las matrices de Leslie, los cuales se introdujeron a la ecología por P.H. Leslie en 1940 (Musick & Bonfil, 2005; Simpfendorfer, 2005). Desde ese momento las tablas de vida comenzaron a utilizarse ampliamente; sin embargo, los modelos matriciales no ganaron el favor de los ecólogos hasta la década de 1970 y desde entonces han sido muy empleados (Wisdom *et al*., 2000; Simpfendorfer, 2005). La mayor disponibilidad de computadoras y de paquetes informáticos permitió a los investigadores comprender el álgebra matricial y los requisitos computacionales adicionales para utilizar estos modelos demográficos (Wisdom *et al*., 2000; Simpfendorfer, 2005).

El parámetro principal estimado con los modelos demográficos es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) (Musick & Bonfil, 2005; Simpfendorfer, 2005), la cual es una medida de la tasa de crecimiento potencial en una población y constituye el número de hijas producido por cada hembra de la población por unidad de tiempo (Krebs, 1985). En las tablas de vida este parámetro se basa en la ecuación de Euler-Lotka (Simpfendorfer, 2005; Kacev *et al*., 2017).

En general, la tabla de vida es una forma de realizar un seguimiento de las tasas reproductivas y la mortalidad específica por edad y estimar *r* (Simpfendorfer, 2005; Powter & Gladstone, 2008). Por ello, son necesarios datos de fecundidad, proporción sexual embrionaria, edad de madurez y longevidad (Cortés, 1998, 2007; Simpfendorfer, 2005; Camhi *et al*., 2008; Santana *et al*., 2009; Tribuzio & Kruse, 2011). Además, la proporción de individuos de una población que sobreviven al

comienzo de cada clase de edad puede ser estimada a partir de tasas de mortalidad natural (*M*) o total (*Z*) (Simpfendorfer, 2005; Kacev *et al*., 2017). En estos análisis generalmente se utilizan los datos de las hembras, ya que estas son las que producen las crías (Simpfendorfer, 2005; Tribuzio & Kruse, 2011).

Una vez construida la tabla de vida y estimado *r* pueden calcularse otros parámetros demográficos como: Tasa reproductiva neta (R_0), tasa finita de crecimiento poblacional (λ), tiempo generacional (*G*), tasa de duplicación poblacional (t_{x2}), y distribución estable por edad (C_x) (Krebs, 1985; Simpfendorfer, 2005). Estos parámetros demográficos son una medida de la productividad de las especies (Barnet *et al*., 2013).

Las matrices de Leslie son modelos estructurados por edad y utilizan algebra de matrices para estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) a partir de datos de mortalidad y reproducción (Simpfendorfer, 2005). Estos modelos poseen una matriz de transición A, en la cual la diagonal representa la supervivencia a la edad x (l_x), la primera fila constituye la fecundidad de crías hembras (m_x) y el número de columnas son los grupos de edades (Simpfendorfer, 2005; Kacev *et al*., 2017).

El valor de λ se determina al encontrar el eigenvalor dominante de A mediante el uso de álgebra matricial (Simpfendorfer, 2005). Cuando el eigenvalor dominante es determinado, también se pueden estimar dos vectores (los eigenvectores izquierdo y derecho). El vector izquierdo representa el valor reproductivo específico a la edad (*V*) y el vector derecho es la estructura estable por edad (*W*). Estos conjuntos de valores son funcionalmente equivalentes a los valores de $l_x m_x$ y C_x en los modelos de tablas de vida (Simpfendorfer, 2005). La tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) entonces puede ser calculada mediante: $r = \ln \lambda$ y también pueden ser estimados los mismos parámetros demográficos que con las tablas de vida.

A partir de los modelos de matrices se pueden realizar análisis de elasticidad, los cuales permiten identificar la edad o estadio (neonato, juvenil o adulto) donde pequeños cambios en las tasas vitales (mortalidad y reproducción) pueden causar grandes cambios en la tasa de crecimiento poblacional (Simpfendorfer, 2005; Musick

& Bonfil, 2005). Por ello, es una herramienta útil que permite identificar las acciones adecuadas para la conservación o manejo de un grupo determinado de la población.

En los modelos demográficos la mortalidad por pesca (F) específica a la edad puede ser incorporada a la ecuación de supervivencia en la *Z* (Simpfendorfer, 2005; Simpfendorfer *et al*., 2005). De esta forma puede analizarse como responde la población a los aumentos en la F y determinarse el valor de F al cual la población comienza a disminuir (Simpfendorfer, 1999; Smith *et al*., 2008; Wen-Pei *et al.*, 2010).

La elección entre tablas de vida o modelos matriciales es, en gran medida, una cuestión de preferencia personal. Cada uno de los enfoques proporcionará similares resultados si se utiliza en formas comparables (Mollet & Cailliet, 2002; Simpfendorfer, 2005). Sin embargo, la tendencia en la literatura pesquera y ecológica es hacia modelos matriciales (Simpfendorfer, 2005; White *et al.,* 2014a; Coelho *et al*., 2015; Smart *et al*., 2017). Los valores de elasticidad obtenidos en las matrices son útiles para determinar las estrategias de manejo o conservación, lo que proporciona un incentivo para adoptar este enfoque (Simpfendorfer, 2005).

El tecolote *Myliobatis californica* (Gill, 1865) es una raya demersal que pertenece a la familia Myliobatidae (Nelson, 2006). Se distribuye desde las zonas costeras de Oregón, Estados Unidos de América al Golfo de California, México (Miller & Lea, 1972; van Hees *et al*., 2015; Larson & Lowry, 2017); aunque también fue reportado un individuo en las Islas Galápagos, Ecuador (Grove & Lavenberg, 1997) (Fig. 1A). Habita en zonas costeras, bahías y zonas estuarinas (Morris *et al.*, 1996; Michael, 2005; van Hees *et al*., 2015), desde la zona intermareal hasta una profundidad de 108 m (Morris *et al*., 1996; van Hees *et al*., 2015).

Myliobatis californica posee una cabeza grande y elevada con un lóbulo sub-rostral corto y redondeado (Eschmeyer *et al*, 1983; Michael, 2005) (Fig. 1B). La coloración de la región dorsal va de oliva a marrón claro a oscuro con la región ventral blanca (Michael, 2005). Las aletas pectorales tienen la punta ancha y redondeada, mientras que la cola en forma de látigo posee una aleta dorsal pequeña en su base; colocada

detrás de las puntas de las aletas pélvicas y seguida de una espina venenosa (Eschmeyer *et al*, 1983; Michael, 2005).

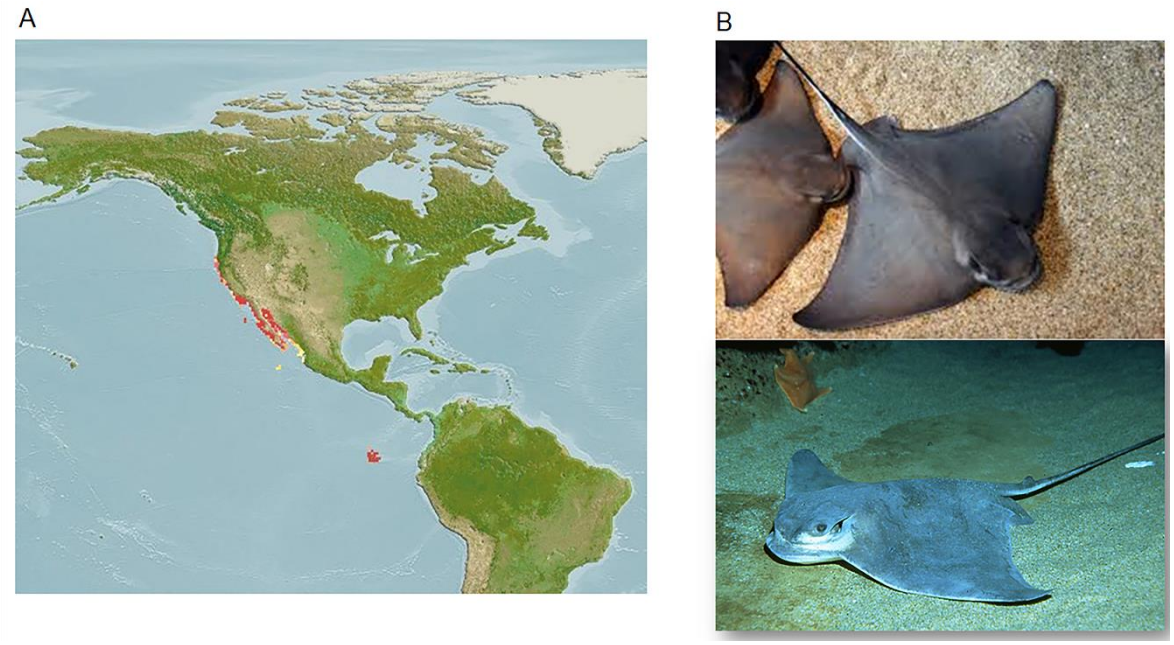

Figura 1. Distribución geográfica resaltada en color rojo (A) y características anatómicas (B) de *Myliobatis californica.*

Myliobatis californica es una especie de importancia comercial en el Pacífico mexicano (Cartamil *et al*., 2011; Salomón-Aguilar, 2015; Saldaña-Ruiz *et al*., 2016), siendo la segunda raya más abundante en las capturas de las pesquerías artesanales con redes de enmalle en la costa oeste de BCS. Durante el periodo 2000-2010, la especie representó el 21 % de las rayas observadas en los desembarques (n = 7052), con una captura por unidad de esfuerzo de 3.5 individuos por barco de pesca/viaje (Ramírez-Amaro *et al*., 2013). Esta especie es actualmente clasificada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) en la categoría de “Preocupación menor” a un nivel global (van Hees *et al*., 2015).

ANTECEDENTES

Reproducción

La reproducción de *M. californica* es vivípara aplacentaria con nutrición del embrión matrotrófica trofonemata, en la cual el embrión pasa de alimentarse de vitelo en las

primeras etapas de su desarrollo a leche uterina (Martin & Cailliet, 1988a; Carrier *et al.,* 2004; Hamlett, 2005; Frisk, 2010). Su periodo reproductivo ocurre durante la primavera y el verano, con un ciclo reproductivo anual, un periodo de gestación de 9–12 meses (Martin & Cailliet, 1988a; Villavicencio, 1996; Ebert, 2003; Michael, 2005), y una fecundidad de 2–12 crías (Talent, 1985; Martin & Cailliet, 1988a, Villavicencio, 1996).

Las tallas de nacimiento reportadas para *M. californica* son de 22.0–34.9 cm de AD (Herald, 1953; Herald *et al.,* 1960; Martin, 1982; Martin & Cailliet, 1988b; Aguirre, 2009). Se ha reportado una segregación por talla (Odenweller, 1975; Hopkins & Cech, 2003; Ebert, 2003) y sexos (Herald, 1953; Gray *et al.,* 1997; Hopkins & Cech, 2003; Ebert, 2003, Carlisle *et al.*, 2007) para *M. californica* en California y una segregación por sexos en BCS (Villavicencio, 1996; Ramírez-Amaro *et al*., 2013) y Baja California (Ebert, 2003).

El testículo y ovario izquierdos del sistema reproductor de los machos y hembras de *M. californica,* respectivamente, son de mayor tamaño que los derechos, con una gran reducción en la producción de oocitos en el ovario derecho (Martin & Cailliet, 1988a; Pelamatti, 2015). Los machos de *M. californica* maduran sexualmente a una talla de 45–62.2 cm de AD y a la edad de 2–3 años en el estuario de Elkhorn Slough, California, mientras que la talla de madurez sexual ($AD_{50\%}$) de las hembras es de 88.1 cm de AD, lo que se corresponde con una edad de cinco años aproximadamente (Martin, 1982; Martin & Cailliet, 1988a). Sin embargo, Herald *et al.* (1960 [retrocalculada por Martin & Cailliet, 1988a]) reportó una $AD_{50\%}$ de 107.7 cm de AD para las hembras en el mismo estuario de California. En Bahía Almejas, BCS, los machos comienzan a madurar aproximadamente a los 50 cm de AD y en las hembras los oocitos y oviductos comienzan a desarrollarse en individuos con tallas superiores a los 78 cm de AD (Villavicencio, 1996).

Gray *et al*. (1997) y Carlisle *et al*. (2007) reportaron que el 84 % y del 60-70 % de los individuos capturados de *M. californica* fueron juveniles en el estuario de Elkhorn Slough y la bahía de Humboldt en California, respectivamente. Estos autores consideraron a estos sitios como zonas de crianza importantes para *M. californica.*

Edad y crecimiento

Los estudios sobre edad y crecimiento de *M. californica* se han realizado en un estuario de California, Estados Unidos de América (Martin & Cailliet, 1988b) y en el norte del Golfo de California, México (Aguirre, 2009). Martin & Cailliet (1988b) realizaron cortes transversales en las vértebras para estimar la edad de *M. californica* y para visualizar las bandas de crecimiento realizaron una limpieza con aceite de cedro y rayos X. Estos autores observaron una marca prenatal en la mayoría de las vértebras analizadas y estimaron una edad máxima de 24 años para las hembras de esta especie. Aguirre (2009) realizó cortes longitudinales en las vértebras de *M. californica* y para visualizar las bandas de crecimiento realizó tinciones con violeta cristal y estimó una edad máxima de 26 años para las hembras.

Ambos estudios utilizaron el modelo von Bertalanffy (1938) para estimar los parámetros de crecimiento de *M. californica*, los cuales variaron entre ambas regiones. No obstante, en ambos estudios las hembras presentaron mayor talla máxima asintótica y menor coeficiente de crecimiento (California, AD_∞ = 158.7, k = 0.09; Golfo de California, AD_∞ = 144.9, k = 0.05) que los machos (California, AD_∞ = 100.4, k = 0.23; Golfo de California, AD_∞ = 66.1, k = 0.18).

Análisis demográficos

Estudios demográficos previos de *M. californica* y de otras especies de la familia Myliobatidae no se han realizado hasta el momento. No obstante, se han realizado análisis demográficos para algunas especies de batoideos en el Pacífico mexicano.

Downton-Hoffman (2007) realizó un análisis demográfico mediante una tabla de vida para *Pseudobatos productus* en la costa occidental de Baja California Sur (BCS), México. Como resultado se obtuvo una tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de 1.075 (7.5 % de incremento anual). La λ fue sensible a la mortalidad natural (M) y a la edad máxima y en menor medida a la edad de madurez. Esta autora concluyó que si la especie es pescada a partir de los ocho años podría soportar los niveles de explotación a la que es sometida en el área de estudio.

Márquez-Farías (2007) realizó un análisis demográfico mediante una matriz de Leslie para *Pseudobatos productus* en el Golfo de California. Este autor estimó una λ de 1.074 (7.4 % anual) y un tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}) de 9.72 años para esta especie. El análisis de elasticidad indicó que los juveniles presentaron mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional que los neonatos y adultos.

Smith *et al*. (2008) realizaron análisis demográficos determinísticos y estocásticos (tablas de vida y análisis de elasticidad) para *Hypanus dipterurus* en Bahía Magdalena, BCS. Estos autores estimaron λ de 1.14 (14 % anual) y de 1.05–1.06 (5–6 % anual) con los modelos determinísticos y estocásticos, respectivamente. La introducción en los modelos estocásticos de una mortalidad por pesca baja (F = 0.05) produjo una λ de 1.01 año^{-1}. Además, los análisis de elasticidad indicaron que la tasa de crecimiento poblacional está más influenciada por las supervivencias de los juveniles y adultos, que por la supervivencia de los neonatos o cambios en la fecundidad. Estos autores concluyeron que *H. dipterurus* tiene una λ baja y una resiliencia limitada a la presión de pesca.

Lara-Mendoza (2016) realizó análisis demográficos usando tablas de vidas y matrices de Leslie para *Pseudobatos glaucostigma* en el Golfo de California. En este estudio se estimaron una λ de 1.14 (14 % anual) y un t_{x2} de 5.31 años para esta especie. Los análisis de elasticidad indicaron que los juveniles son los que más contribuyen a la tasa finita de crecimiento poblacional.

Cervantes-Gutiérrez (2018) realizó análisis demográficos mediante tablas de vida y matrices de Leslie para *Zapteryx exasperata* en la costa occidental de BCS. Como resultado se obtuvo una λ de 1.175 (17.5 % anual) y un t_{x2} de 4.3 años. La λ fue sensible a la mortalidad natural y a la edad madurez, mientras que la edad máxima varió muy poco el valor de este parámetro demográfico. En este estudio también los juveniles presentaron mayor elasticidad que los neonatos y adultos.

Colín (2019) realizó análisis demográficos mediante tablas de vida y matrices de Leslie para *Rhinoptera steindachneri* en el golfo de California. Este autor estimó para esta especie valores de λ de 1.04 (4 % anual) y 1.10 (10 % anual) con modelos

determinísticos y estocásticos, respectivamente. Los análisis de elasticidad indicaron que los adultos contribuyen en mayor medida a la tasa de crecimiento poblacional.

Jiménez-García (2020) realizó análisis demográficos deterministas con tablas de vida y matrices de Leslie para *Rhinoptera steindachneri y Narcine entemedor* en la Bahía de La Paz, BCS. Esta autora estimó para *R. steindachneri* una λ = 1.00038 y para *N. entemedor* una λ = 1.205. También obtuvo un potencial de recuperación o de rebote de 0.05–0.07 y de 0.06–0.7 para *N. entemedor* y *R. steindachneri,* respectivamente. Los análisis de elasticidad indicaron que el crecimiento de la población está más influenciado por las supervivencias de los adultos y juveniles en *R. steindachneri* y *N. entemedor,* respectivamente.

JUSTIFICACIÓN

La talla de nacimiento de las crías (> 20 cm de AD), la forma del cuerpo aplanada con aletas pectorales anchas y la presencia de una espina en la cola causan que *M. californica* sea reclutada más temprano o rápidamente por las pesquerías artesanales en el noroeste de BCS, ya que el principal arte de pesca usado para su captura son las redes de enmalle con luz de malla de 10–20 cm (Smith *et al*., 2009; Salomón-Aguilar, 2015; Ramírez-Amaro & Galván-Magaña, 2019). Además, la gran abundancia de juveniles de *M. californica* en las capturas del noroeste del Pacífico mexicano sugiere que esta es una zona importante de crianza para esta especie (Cartamil *et al*., 2011; Smith *et al*., 2009; Ramírez-Amaro *et al*., 2013; Salomón-Aguilar, 2015; Ramírez-Amaro & Galván-Magaña, 2019).

Por otra parte, los coeficientes de crecimiento (*k*) estimados con el modelo von Bertalanffy (1938) para las hembras (< 0.10 año^{-1}) por Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009) indican que *M. californica* tiene un crecimiento lento (Branstetter, 1987b, 1990), por lo que podría ser vulnerable a tasas de explotación pesquera elevadas (Musick, 1999; Salomón-Aguilar, 2015). Sin embargo, el modelo von Bertalanffy no siempre es el que mejor se ajusta a los datos (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis & Maravelias, 2008; Parsons *et al*., 2018; Porcu *et al.,* 2020) y la edad y los parámetros de crecimiento de *M. californica* pueden variar entre regiones

(Martin & Cailliet, 1988b; Aguirre, 2009), por lo que es importante obtener más información sobre edad y crecimiento de *M. californica* en el Pacífico mexicano.

Myliobatis californica es una de las principales rayas capturadas en las pesquerías artesanales del Pacífico mexicano (Cartamil *et al*., 2011; Smith *et al*., 2009; Salomón-Aguilar, 2015), en particular, en BCS (Ramírez-Amaro *et al*., 2013; Ramírez-Amaro & Galván-Magaña, 2019). Sin embargo, es actualmente catalogada como "datos deficientes" para el Pacífico mexicano (Camhi *et al*., 2009), debido a la escasez de datos biológicos y pesqueros. Por ello, son necesarios estudios demográficos, los cuales no se han realizado para la especie, que permitan estimar su potencial pesquero y analizar su vulnerabilidad a la presión de pesca (Cortés, 2004; Simpfendorfer, 2005).

Por lo anterior, en este estudio se integrará la información biológica de edad, crecimiento, reproducción, tasas de supervivencia y mortalidad natural y por pesca de *Myliobatis californica* en análisis demográficos que contribuirán a la identificación y recomendación de acciones adecuadas para el manejo de sus pesquerías en el noroeste del Pacífico mexicano.

HIPÓTESIS

Myliobatis californica en el noroeste de Baja California Sur presenta una tasa de crecimiento poblacional baja, y, en consecuencia, una capacidad limitada para soportar la presión de pesca.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la demografía del tecolote *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la composición por tallas y la proporción sexual de las capturas de *M. californica*.
2. Determinar la relación talla (ancho de disco)-peso de *M. californica.*
3. Estimar la talla de madurez sexual de *M. californica.*

4. Estimar la edad y el crecimiento de *M. californica.*
5. Estimar los parámetros demográficos de *M. californica* en la zona de estudio.
6. Identificar que estadio de desarrollo (neonatos, juveniles o adultos) tiene mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional mediante análisis de elasticidad.
7. Determinar el potencial de recuperación o de rebote de *M. californica.*
8. Determinar la vulnerabilidad de *M. californica* a la presión de pesca mediante el análisis de diferentes escenarios con mortalidad por pesca y edad de primera captura.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los individuos de *M. californica* analizados se capturaron en embarcaciones artesanales de seis campos pesqueros de la costa noroccidental de BCS, México (Fig. 2), los cuales desembarcaron sus capturas en Bahía Tortugas (114º53'45" O y 27º41'30" N).

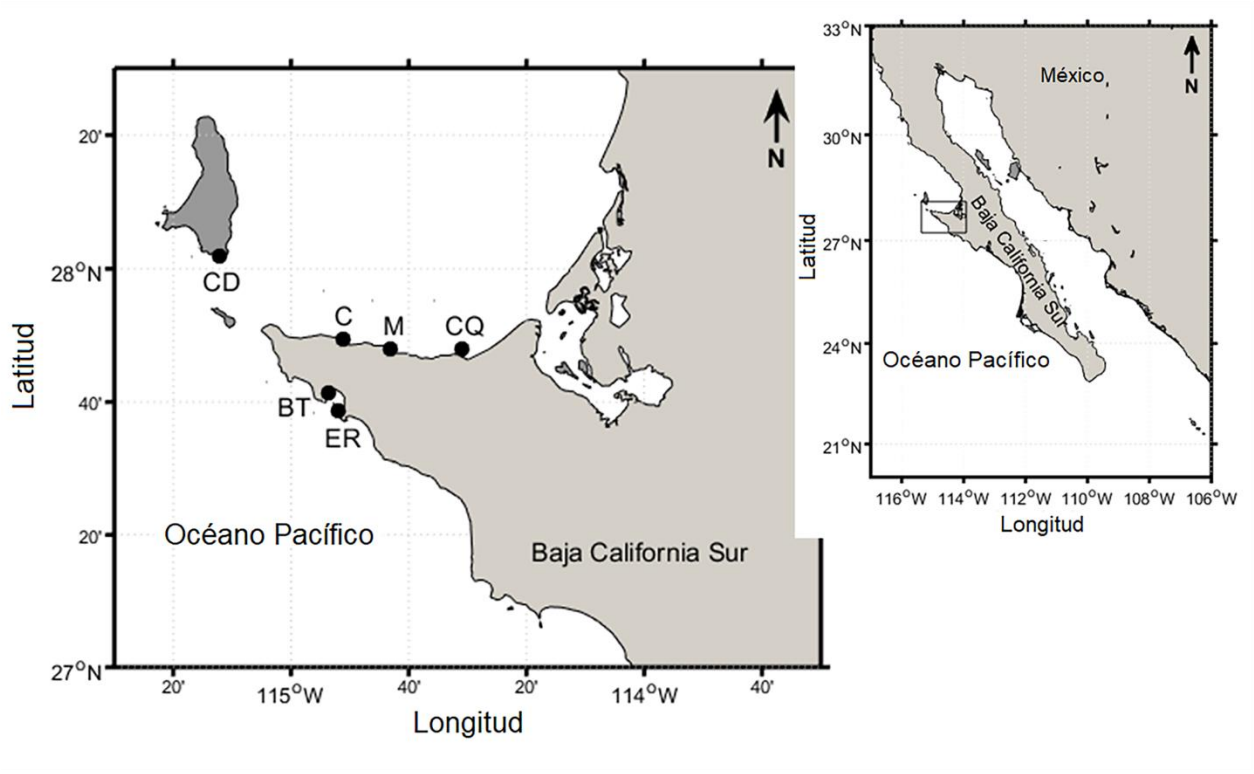

Figura 2. Ubicación del área de muestreo en el noroeste de Baja California Sur (BCS), México. Las letras se corresponden con campos pesqueros de BCS tales como Bahía Tortugas (BT), Campito (C), Cedro (CD), Campo Queen (CQ), El Rincón (ER) y Malarrimo (M).

La costa occidental de BCS está influenciada por el Sistema de la Corriente de California (SCC), el cual incluye la Corriente de California (CC); que constituye un flujo superficial (hasta 300 m de profundidad) que transporta agua subártica del Pacífico hacia el ecuador, desde alrededor de los 48°N hasta los 25°N aproximadamente, con mezcla de agua del centro del Pacífico norte que penetra desde el oeste (Lluch-Belda, 2000). El SCC incluye, además, una contracorriente profunda que penetra por su límite austral acarreando agua del Pacífico ecuatorial

hacia el norte y una estrecha contracorriente costera, por dentro de la CC, que fluye normalmente durante el otoño e invierno hacia el norte (Lynn & Simpson, 1987; Lluch-Belda, 2000).

La zona costera occidental de Baja California Sur (BCS) presenta numerosas surgencias por viento lo que favorece un mayor aporte de nutrientes, y, en consecuencia, una elevada concentración de fitoplancton (Hernández-Rivas *et al.,* 2000; Lluch-Belda, 2000; Morales-Zárate *et al*., 2000). Esto implica que sea considerada un área de gran productividad biológica, lo cual se hace más evidente en la zona de Punta Eugenia (Sierra-Beltrán, 2000; Hernández-Rivas *et al.,* 2000; Morales-Zárate *et al*., 2000). Además, esta zona constituye un hábitat para reproducción, refugio, alimentación y crianza de juveniles para numerosas especies, por lo que presenta una diversidad de especies alta (Hernández-Rivas *et al.,* 2000; Morales-Zárate *et al*., 2000).

La temperatura superficial del mar (TSM) mensual promedio para el área de estudio durante el periodo de 2012–2017 varió de 15.6 °C en abril a 23 °C en septiembre (INAPESCA 2012–2014; CIIFEN 2017–2018).

En esta zona la actividad fundamental es la pesca. Entre los grupos capturados se encuentran: tiburones, rayas, peces óseos, abulones, langostas, cangrejos, gasterópodos, bivalvos, pepinos de mar y pulpos (Sierra-Beltrán, 2000; Ramírez-Amaro *et al*., 2013).

Colecta de las muestras

Los muestreos se realizaron entre agosto del 2011 y agosto del 2017. No se obtuvieron muestras durante el periodo de veda de las pesquerías de tiburones y rayas en el Pacífico mexicano, del 1 de mayo al 31 de julio (DOF, 2012) de cada año. Los individuos se capturaron con redes de enmalle de fondo (luz de malla de 4–8 pulgadas) colocadas durante 24 o 48 horas en la plataforma continental a 70–90 m de profundidad. Una vez desembarcados, los individuos enteros se identificaron en base a las características propuestas por Eschmeyer *et al*. (1983) y Michael (2005), se les registró el peso (Kg), se les midió el ancho del disco (AD) en cm (Martin & Cailliet 1988a, b) y se les determinó el sexo por la presencia o ausencia de los

gonopterigios o claspers (Carrier *et al*., 2004). La longitud de los claspers se midió desde la parte posterior de la cloaca hasta la punta distal. El sistema reproductor de cada individuo se extrajo y se fijó en formaldehído al 10% para su posterior análisis en laboratorio. Una sección de 5 a 10 vértebras se extrajo de la región anterior de la cavidad abdominal de cada individuo. Las secciones vertebrales se etiquetaron, se colocaron en bolsas de plástico y se mantuvieron en hielo para su posterior análisis en el laboratorio.

Estructura de tallas y proporción sexual de las capturas

La estructura de tallas se realizó con la frecuencia de aparición de los individuos por sexos agrupados en intervalos de 5 cm de AD.

La talla promedio se comparó entre sexos con la prueba no paramétrica *U* de Mann-Whitney, debido a que no se cumplieron las premisas de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zar, 1999), las cuales se comprobaron con las pruebas Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Esta prueba no paramétrica se utilizó en varios capítulos de este documento debido a lo mencionado anteriormente.

La proporción sexual se comparó con una proporción de 1:1 mediante una prueba de χ^2-corrección de Yates (Yates, 1934; Zar, 1999).

Relación ancho de disco-peso

El peso promedio se comparó entre sexos con una prueba *U* de Mann-Whitney (Zar, 1999). La relación ancho de disco-peso (AD-P) se estimó para machos y hembras mediante una relación potencial (Ricker, 1975):

$$P = a(AD^b)$$

donde: *a* es el coeficiente, *AD* es el ancho de disco, *b* es el exponente (coeficiente de isometría) y *P* es el peso.

Se realizó un análisis de covarianza (Ancova; Zar, 1999) para determinar si existían diferencias en la relación AD-P entre sexos. La hipótesis de crecimiento isométrico (b = 3) se analizó mediante una prueba $\hat{t}$ (Pauly, 1984):

$$\hat{t} = \left(\frac{S_{\log\,(AD)}}{S_{\log\,(P)}}\right)\left(\frac{|b-3|}{\sqrt{1-r^2}}\right)\left(\sqrt{n-2}\right)$$

donde: *b* es el exponente de la ecuación anterior, *n* es el número de datos, r^2 es el coeficiente de determinación del ajuste de la ecuación anterior, $S_{log\ (AD)}$ y $S_{log\ (P)}$ son las desviaciones estándar de los logaritmos del ancho de disco y del peso, respectivamente. Esta prueba se aplicó con una significancia de α = 0.05 y n – 2 grados de libertad.

Reproducción

Determinación de madurez

Se establecieron dos estadios de madurez sexual: inmaduro y maduro. Los machos se consideraron maduros cuando presentaron claspers completamente calcificados y articulados en su base con una rotación de 180 ° (Carrier *et al*., 2004; Hamlett, 2005), rifiodón abierto (Carrier *et al*., 2004) y lóbulos en los testículos (Pelamatti, 2015). Las hembras se consideraron maduras cuando presentaron ovarios con oocitos vitelogénicos grandes (> 10 mm en diámetro), úteros bien desarrollados (diferenciados de los oviductos) y con abundante trofonemata (Martin & Cailliet, 1988a; Pelamatti, 2015).

Relación del sistema reproductor con la talla

Con un Vernier se midieron la longitud del testículo izquierdo y la longitud y el ancho del ovario izquierdo y del útero.

Se realizaron varios análisis de regresión (Zar, 1999) para evaluar la relación entre el ancho de disco de los machos y la longitud del clasper y del testículo izquierdo. También se determinó la relación entre el ancho de disco de las hembras y la longitud y el ancho del útero y del ovario izquierdo.

Estimación de la talla de madurez sexual (AD_{50})

La talla de madurez sexual (AD_{50}), talla a la cual el 50 % de los individuos en la población están sexualmente maduros (Bizzarro *et al.,* 2007; Smith *et al.,* 2007; Tagliafico *et al*., 2016), se estimó para cada sexo a partir de la proporción de individuos inmaduros y maduros agrupada en intervalos de talla de 5 cm de AD,

mediante el ajuste del modelo de Gompertz y cuatro modelos logísticos comunes utilizados en batoideos (Blanco-Parra *et al*., 2009; Kyne *et al*., 2016; Silva & Vianna, 2018; Martins *et al.*, 2018):

Modelo 1 (Gompertz, 1825)

$$P_i = Exp^{-Exp^{-\theta*(AD_i-\widehat{AD}_{50})}}$$

Modelo 2 (Lysack, 1980)

$$P_i = \frac{1}{1+Exp^{-\delta*(\widehat{AD}_{50}-AD_i)}}$$

Modelo 3 (Bakhayokho, 1983)

$$P_i = \frac{1}{1+Exp^{-(a+b*AD_i)}} \quad \widehat{AD}_{50} = -a/b$$

Modelo 4 (White *et al*., 2002)

$$P_i = \frac{1}{1+Exp^{\left[-Ln(19)\frac{(AD_i-\widehat{AD}_{50})}{(\widehat{AD}_{95}-\widehat{AD}_{50})}\right]}}$$

Modelo 5 (Brouwer & Griffiths, 2005)

$$P_i = \frac{1}{1+Exp^{-(AD_i-\widehat{AD}_{50})/\alpha}}$$

donde: AD_i es el ancho de disco dentro cada clase de talla *i*, $\widehat{AD}_{50}$ y $\widehat{AD}_{95}$ son los anchos de disco a los cuales el 50 % y el 95 % de los individuos en la población están sexualmente maduros, respectivamente, *a* y *b* son parámetros de ajuste, P_i es la proporción de individuos maduros en la clase de talla *i*, θ y δ son la tasa a la cual la madurez sexual es alcanzada y α es el ancho de la ojiva de madurez.

El ajuste de cada modelo se realizó minimizando la función objetivo de verosimilitud con el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Kutner *et al*., 2004) mediante la herramienta Solver de Microsoft Excel, conforme a la siguiente ecuación que asume una distribución binomial (Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014):

$$-LnL = -\sum_{i=1}^{n}\left[m_i * Ln\left(\frac{P_i}{1-P_i}\right) + n_i * Ln(1-P_i) + Ln\binom{n_i}{m_i}\right]$$

Coeficiente binomial**:** $\binom{n_i}{m_i} = \frac{n_i!}{((n_i - m_i)! * m_i!)}$

donde: n_i es el número total de individuos en cada clase de talla *i*, m_i es el número de individuos sexualmente maduros en cada clase de talla *i* y P_i es la proporción de individuos maduros en la clase de talla *i*.

Los intervalos de confianza al 95 % ($IC_{95\%}$) de la $\widehat{AD}_{50}$ se estimaron con Bootstrap de 3000 datos y con sesgo corregido (Haddon, 2011). Se utilizó la prueba de razón de verosimilitud (Kimura, 1980; Haddon, 2011) para determinar las diferencias (α = 0.05) en la $\widehat{AD}_{50}$ entre sexos, conforme a la siguiente ecuación:

$$X_k^2 = -N * ln\left(\frac{\sum SDC}{DC_{H\ y\ M}}\right)$$

donde: $DC_{H\ y\ M}$ es la diferencia de cuadrados obtenida al ajustar la curva para sexos combinados, *k* son los grados de libertad, *N* es el número de muestras y $\sum SDC$ es la sumatoria de las diferencias de cuadrados de las curvas de machos y hembras ajustadas por separado.

Comparación y selección del modelo

La comparación y selección del modelo se basó en un enfoque multimodelo mediante el criterio de información de Akaike corregido (AIC_c) (Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson, 2002), donde el modelo con el menor valor de AIC_c fue el que mejor se ajustó a los datos (Akaike, 1973; Burnham & Anderson, 2002; Haddon, 2011):

$$\mathrm{AIC}_c = 2 * -LnL + 2\theta + \frac{2\theta(\theta+1)}{n-\theta-1}$$

donde: *-LnL* es la función objetivo de verosimilitud, *n* es el tamaño de muestra y θ es el número de parámetros a estimar para cada modelo.

La diferencia de Akaike (Δ_i) es una medida de cada modelo en relación con el mejor modelo (Burnham & Anderson, 2002) y se calcula como:

$$\Delta_i = \mathrm{AIC}_{c,i} - \mathrm{AIC}_{c,min}$$

donde: $\mathrm{AIC}_{c,i}$ es el valor del AIC_c de cada modelo y $\mathrm{AIC}_{c,min}$ es el valor del AIC_c del mejor modelo.

Si $\Delta_i \leq 2$, indica que el modelo se ajusta bien a los datos, cuando $4 < \Delta_i < 7$, indica que el modelo se ajusta parcialmente a los datos y cuando $\Delta_i > 10$ entonces el modelo no se ajusta a los datos y puede ser excluido del análisis (Burnham & Anderson, 2002).

El peso de Akaike (w_i) representa la probabilidad de seleccionar el mejor modelo dentro de un grupo de modelos candidatos *n* (Burnham & Anderson, 2002) y se calcula como:

$$w_i = \left(\frac{Exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{i=1}^{n} Exp(-0.5\Delta_i)}\right) * 100$$

El modelo con un w_i > 90 % entonces es el modelo ganador (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis & Maravelias, 2008).

Modelo global o promedio

Los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer & Griffiths fueron redundantes, por lo que la inferencia multimodelo con los cinco modelos (con el peso de Akaike corregido) no se realizó según lo recomendado por Burnham & Anderson (2002) y Katsanevakis (2006). Por consiguiente, solo se realizaron cuatro inferencias multi-modelo (con el modelo de Gompertz y cada uno de los modelos logísticos) para

estimar la $\widehat{AD}_{50}$ del modelo promedio ($\overline{AD}_{50}$) y sus $IC_{95\%}$ (Burnham & Anderson, 2002; Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014; Luquin-Covarrubias *et al*., 2016):

$$\bar{\beta} = \sum_{i=1}^{n} \beta_i * w_i$$

donde: n es el número de modelos, w_i es el peso de AIC_c, $\bar{\beta}$ es $\overline{AD}_{50}$ o los límites inferior y superior del $IC_{95\%}$ y β_i es el valor estimado de $\widehat{AD}_{50}$ o de los límites inferior y superior del $IC_{95\%}$ de cada modelo.

El error estándar no condicionado (EE) de $\overline{AD}_{50}$ (Burnham & Anderson, 2002; Katsanevakis & Maravelias, 2008) se estimó como:

$$EE\ (\overline{AD}_{50}) = \sum_{i=1}^{n} w_i \sqrt{(var(\widehat{AD}_{50}|M_i) + (\widehat{AD}_{50} - \overline{AD}_{50})^2)}$$

donde: n es el número de modelos y $var(\widehat{AD}_{50}|M_i)$ es la varianza estimada de los datos de $\widehat{AD}_{50}$ con respecto a cada modelo M_i.

Proporción sexual embrionaria y relación talla materna-número de embriones

No se observaron embriones en las capturas de la zona de estudio por lo que se utilizaron datos del número de embriones por hembra de varios estudios de la literatura (Herald, 1953; Martin & Cailliet, 1988a; Villavicencio, 1996; Aguirre, 2009). Con esta información se realizó una regresión exponencial (Zar, 1999) para analizar la relación talla materna-número de embriones e incorporar el resultado en el capítulo de demografía.

La proporción sexual embrionaria se realizó con datos del número de embriones por sexo de los estudios de Villavicencio (1996) y Aguirre (2009). Esta proporción se comparó con una prueba de χ^2-corrección de Yates (Yates, 1934; Zar, 1999) para los datos de cada estudio por separado y en conjunto. También la información obtenida se incorporó a los modelos demográficos.

Edad y crecimiento

Limpieza y corte de las vértebras

En el laboratorio, el tejido conectivo circundante de las vértebras se removió con un bisturí, agua caliente y pinzas. Las vértebras limpias se colocaron en alcohol al 70 %

y posteriormente se secaron a temperatura ambiente. Se realizaron cortes longitudinales de 0.4–0.5 mm de la zona central de las vértebras con una cortadora de baja velocidad (Isomet, Buehler, Lake Bluff, IL, USA) con cuchilla con borde de diamante (127 mm x 0.4 mm). Cada sección vertebral se digitalizó con luz reflejada en fondo negro y con aumento de 12x mediante una cámara (AxioCam ICc 1-60N-C 2/3´ 0.63x; Zeiss, Jena, Germany) acoplada a un microscopio estereoscópico para visualizar las bandas de crecimiento.

Estimación de la edad

El radio de cada sección vertebral (RV) digitalizada se medió desde el foco hasta la parte distal del *corpus calcareum* con el programa Zen 2 (Blue edition; Carl Zeiss Microscopy GmbH, 2011). Se realizaron regresiones lineales (Zar, 1999) entre el RV y el ancho de disco (AD) de cada individuo por sexo para determinar si el crecimiento de la vértebra era proporcional al crecimiento somático. Se realizó un análisis de covarianza (Ancova; Zar, 1999) para determinar la existencia de diferencias en la relación RV y AD entre sexos.

El conteo de pares bandas de crecimiento (una banda opaca seguida de una banda translúcida) se realizó por dos lectores de manera independiente sobre ambos lados del *corpus calcareum* y la *intermedialia* de las secciones vertebrales (Fig. 3A). Todos los conteos se realizaron sin tener conocimiento previo de la talla, sexo y mes de captura de cada individuo. La edad se estimó como el número total de bandas translúcidas completamente formadas excluyendo la marca de nacimiento (banda translúcida más cercana al foco de la vértebra) (Fig. 3A).

La presencia de bandas de crecimiento falsas ha sido reportada previamente en las vértebras de *M. californica* (Martin & Cailliet, 1988b; Aguirre, 2009). Panfili *et al.* (2002), Goldman (2005) y Goldman *et al.* (2012) recomendaron reconocer estas bandas atípicas como anomalías y desarrollar cierta familiaridad con el aspecto típico del patrón de bandas en las vértebras de una especie determinada para poder identificarlas. Por ello, las agrupaciones de bandas translúcidas dobles y triples (Fig. 3B) se consideraron como una sola cuando el patrón de distancia entre ellas no concordada con las bandas translúcidas anteriores y posteriores a este agrupamiento

(Officer *et al*., 1997; Panfili *et al.*, 2002; Goldman, 2005; Aguirre, 2009; Hernández, 2012). De igual manera, las bandas translúcidas cercanas, y en ocasiones sobrepuestas en el *corpus calcareum* o en la *intermedialia* se consideraron como una sola (Officer *et al*., 1997; Panfili *et al.*, 2002).

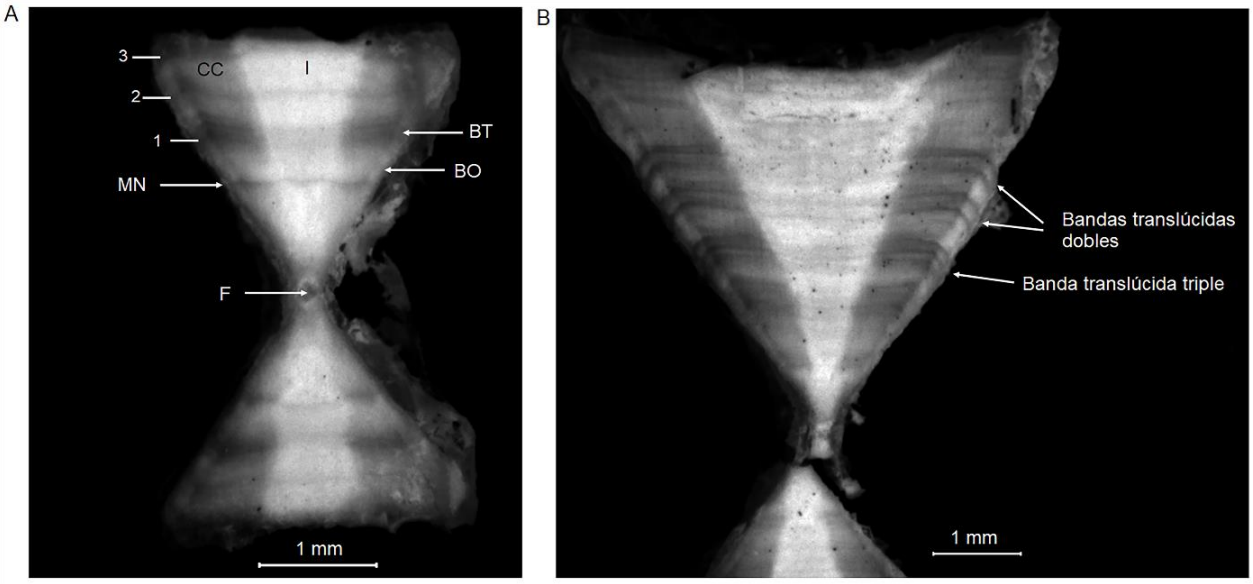

Figura 3. Secciones sagitales de dos centros vertebrales de *Myliobatis californica* que muestran el patrón de bandas (A) y las bandas translúcidas dobles y triples (B). Se indican la banda opaca (BO), la banda translúcida (BT), el *corpus calcareum* (CC), el foco (F), la *intermedialia* (I) y la marca de nacimiento (MN). Los números son las bandas anuales (años). Las secciones vertebrales fueron digitalizadas con luz reflejada sobre un fondo negro y con un aumento de 12x, por lo que las bandas translúcidas se observan como opacas y viceversa.

Se realizó el retrocálculo de la talla a la edad de cada banda de crecimiento translúcida para aumentar el tamaño de muestra, obtener datos de talla (AD) a la edad de los grupos de edad ausentes o escasos en las capturas y comprobar que la banda translúcida más cercana al foco de la vértebra correspondía a la marca de nacimiento (debido a la presencia de marcas prenatales en *M. californica* reportadas por Martin & Cailliet, 1988b) mediante su comparación con las tallas de nacimiento reportadas previamente para esta especie. Para ello se utilizó la ecuación de Fraser-Lee (Francis, 1990):

$$AD_n = a + [(AD_c - a)(r_n/RV)]$$

donde: AD_n es el ancho de disco retrocalculado a la edad *n*, AD_c es el AD del individuo al momento de la captura, *a* es la ordenada al origen de la relación lineal RV-AD, r_n es el radio a cada marca de crecimiento *n* y *RV* es el radio total de la sección vertebral.

La estructura de edades se realizó con la frecuencia de aparición de los individuos por grupo de edad por sexo. La edad promedio se comparó entre sexos con una prueba *U* de Mann-Whitney (Zar, 1999) debido a que no se cumplieron las premisas de las pruebas paramétricas.

Precisión y análisis de error

La comparación entre los conteos de un mismo lector se realizó para toda la muestra (n = 218), mientras que entre los dos lectores se realizó a partir de una submuestra (n = 40) seleccionada al azar. Para evaluar la precisión entre los conteos se utilizaron el porcentaje de acuerdo (PA; Cailliet & Goldman, 2004):

$$PA = \frac{No.\,de\ acuerdos}{No.\,de\ lecturas} * 100$$

el índice de error porcentual promedio (IAPE) (Beamish & Fournier, 1981):

$$IAPE = \frac{1}{N}\sum_{j=1}^{N}\left(\frac{1}{R}\sum_{i=1}^{R}\frac{\left|X_{ij} - X_j\right|}{X_j}\right) * 100$$

y el coeficiente de variación (CV) (Chang, 1982):

$$CV = \left(\frac{1}{N}\sum_{j=1}^{N}\frac{\sqrt{\sum_{i=1}^{R}\frac{\left(X_{ij} - X_j\right)^2}{R-1}}}{X_j}\right) * 100$$

donde: *N* es el número de muestras, *R* es el número de veces que se leyó la muestra, *Xij* es la edad *i* determinada para el organismo *j* y *Xj* es el promedio de las edades determinadas para el organismo *j*.

También se realizaron gráficos de sesgo (Campana *et al*., 1995; Campana, 2001) y la prueba de simetría de Bowker (Bowker, 1948; Hoenig *et al*., 1995; Ainsley *et al*., 2014) para determinar posibles sesgos sistemáticos entre los conteos.

Verificación

La periodicidad de formación de las bandas de crecimiento se infirió de manera indirecta con el análisis de tipo de borde, mediante el porcentaje mensual de vértebras con borde opaco o translúcido (Campana, 2001; Cailliet & Goldman, 2004; Cailliet *et al.,* 2006) y con el análisis de incremento marginal (IM) (Natanson *et al*., 1995, Cailliet *et al*., 2006):

$$IM = \frac{RV - r_b}{r_b - r_{b-1}}$$

donde: r_b es el radio de la última banda translúcida, r_{b-1} es el radio de la penúltima banda translúcida y *RV* es el radio de la vértebra.

Se realizaron análisis de correlación de Pearson (Zar, 1999) para relacionar el análisis de tipo de borde y el IM con la temperatura superficial del mar (TSM) mensual promedio (Campana, 2001) registrada en la zona de muestreo durante el periodo de 2012–2017 (INAPESCA 2012–2014; CIIFEN 2017–2018). En el IM se excluyeron los individuos con edad cero debido a que no poseen un par de bandas de crecimiento formadas completamente. Se realizaron las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (Zar, 1999; Caltabellota *et al*., 2019b) y de comparación múltiple de rangos del programa Statistica 7 para determinar las diferencias entre los IM mensuales, debido a que no se cumplieron las premisas de las pruebas paramétricas (Zar, 1999). También se analizó si la periodicidad de los bordes y el IM se ajustaban a un modelo de ciclicidad anual, bianual o acíclica mediante los métodos propuestos por Okamura & Semba (2009) y Okamura *et al.* (2013), respectivamente, utilizando el AIC_c para determinar el modelo que mejor se ajusta a los datos. Ambos análisis se desarrollaron en la plataforma R (R Development Core Team, 2006).

Estimación del crecimiento

Los parámetros de crecimiento para los machos y hembras de *M. californica* se estimaron con tres modelos en distintas versiones (Tabla 1) ajustados a los datos de talla a la edad observados y retrocalculados. Los modelos se ajustaron a los datos mediante regresiones no lineales de mínimos cuadrados con la herramienta Solver de Microsoft Excel. Se realizó una prueba de razón de verosimilitud (Kimura, 1980; Haddon, 2011) para comparar las curvas de crecimiento entre sexos.

Tabla 1. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de ancho de disco por edad para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México.

Modelo	Ecuación
VB	$AD_t = AD_\infty\left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right)$
2VB	$AD_t = AD_\infty(1 - be^{-kt}),\ b = (AD_\infty - AD_0/AD_\infty)$
2FVB	$AD_t = AD_\infty\left(1 - e^{-kA_t(t-t_0)}\right),\ A_t = 1 - (h/((t - t_h)^2 + 1))$
Gompertz	$AD_t = AD_\infty e^{-e^{\left(-k(t-t_0)\right)}}$
2Gompertz	$AD_t = AD_0 e^{G\left(1-e^{-kt}\right)}, G = ln(AD_\infty/AD_0)$
Logístico	$AD_t = AD_\infty/1 + e^{-k(t-t_0)}$
2Logístico	$AD_t = AD_\infty AD_0\left(e^{(kt)}\right)/AD_\infty + AD_0\left(e^{(kt)} - 1\right)$

VB, Modelo von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938); 2VB, modelo VB de dos parámetros (Fabens, 1965); 2FVB, VB de dos fases (Soriano *et al*., 1992); modelo de Gompertz (Ricker, 1975); 2Gompertz, modelo de Gompertz de dos parámetros (Ricker, 1975; Mollet *et al.,* 2002); modelo logístico (Ricker, 1979); 2Logístico, modelo logístico de dos parámetros (Ricker, 1979, Smart *et al*., 2016); AD_t, ancho de disco a la edad *t*; AD_∞, ancho de disco asintótico teórico; AD_0, ancho de disco de nacimiento (25 cm para machos y hembras); *h*, magnitud de las diferencias máximas entre los modelos VB y 2FVB; *k*, coeficiente de crecimiento; t_0, edad teórica al ancho de disco igual a 0 en modelo VB; t_h, edad a la cual la transición entre las dos fases ocurre.

Comparación y selección de modelos

Se utilizó el AIC_c (Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson, 2002) para seleccionar el modelo que mejor se ajustó a los datos, el cual fue el modelo de menor valor de AIC_c (Akaike, 1973; Burnham & Anderson, 2002; Haddon, 2011):

$$\mathrm{AIC}_c = n\, ln(\sigma^2) + 2k + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$$

donde: *k* es el número de parámetros a estimar, *n* es el tamaño de muestra y σ^2 es la sumatoria de los residuales al cuadrado dividido entre *n*.

La diferencia de Akaike (Δ_i) y el peso de Akaike (w_i) se estimaron como en el capítulo de reproducción.

Modelo promedio o global

Como tres modelos se ajustaron a los datos observados de los machos ($\Delta_i \leq 2$) y no hubo un modelo ganador ($w_i < 90\ \%$) entonces se realizó inferencia multimodelo para estimar el AD_∞ del modelo promedio ($\overline{AD}_\infty$) (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis & Maravelias, 2008; Luquin-Covarruvias *et al.,* 2016):

$$\overline{AD}_\infty = \sum_{i=1}^{n} AD_{\infty,i} * w_i$$

donde: $AD_{\infty,i}$ es el AD_∞ estimado para cada modelo *i*, *n* es el número de modelos y w_i es el peso de Akaike de cada modelo *i*.

El error estándar (EE) no condicionado del $\overline{AD}_\infty$ (Katsanevakis & Maravelias, 2008) se estimó como:

$$ES\ (\overline{AD}_\infty) = \sum_{i=1}^{n} w_i \sqrt{(var(AD_{\infty,i}|g_i) + (AD_{\infty,i} - \overline{AD}_\infty)^2)}$$

donde: *n* es el número de modelos y *var*($AD_{\infty,i}/g_i$) es la varianza del AD_∞ de cada modelo g_i, la cual se estimó a partir de 2000 datos obtenidos mediante Bootstrap paramétrico (Magnusson *et al*., 2012; Morales-Bojórquez *et al*., 2015).

Longevidad

La longevidad teórica (ω) se estimó mediante dos métodos utilizando los parámetros de crecimiento del modelo de Gompertz con datos retrocalculados para las hembras

(mejor modelo según el enfoque multimodelo) y de los modelos de Gompertz, VB y 2VB (mejores modelos según la inferencia multimodelo) con datos observados para los machos.

Taylor (1958):

$$\omega = t_0 + \frac{2.996}{k}$$

Ricker (1979):

$$\omega = \frac{5 * ln(2)}{k}$$

Edad de madurez

La edad de madurez sexual (edad a la cual el 50 % de los individuos en la población están maduros) se estimó a partir de los modelos de crecimiento de Gompertz, VB y 2VB (mejores modelos) con los datos observados para los machos y con el modelo de Gompertz (mejor modelo) con los datos retrocalculados para las hembras y con las tallas de madurez sexual (AD_{50}) estimadas en el capítulo de reproducción.

Demografía

Se crearon varios escenarios con tablas de vida estructuradas por edad a partir de parámetros reproductivos (fecundidad embrionaria, proporción sexual embrionaria, edad de madurez sexual) y de edad y crecimiento (edad máxima, parámetros de crecimiento) de las hembras de *M. californica*, ya que estas son las que producen las crías (Simpfendorfer, 2005; Tribuzio & Kruse, 2011). Se utilizaron la edad de madurez de 12 años y los parámetros de crecimiento del modelo de Gompertz con datos retrocalculados (mejor modelo) de las hembras de *M. californica* estimados en el presente estudio, mientras que se usó la edad máxima estimada por Aguirre (2009) de 26 años. Además, se estimaron la supervivencia y la mortalidad natural (*M*). Como no se obtuvo una relación entre la talla materna y el número de embriones a partir de datos de la literatura, entonces en la tabla de vida la fecundidad máxima reportada para la especie (12 embriones) fue dividida entre dos para obtener el número de crías hembras por edad (6 embriones).

Supervivencia

La supervivencia o sobrevivencia, la cual es la proporción de individuos de una población que sobreviven al comienzo de cada clase de edad en la tabla de vida, se estimó a partir de tasas de *M* o total (*Z*) (Musick & Bonfil, 2005; Simpfendorfer, 2005; Kacev *et al*., 2017):

$$l_x = l_{x-1}\, e^{-z}$$

donde: l_x es la supervivencia a la edad *x*. El valor inicial de este parámetro se estableció como 1 (Márquez-Farías *et al*., 1998; Musick & Bonfil, 2005). La *Z* es la suma de *M* y la mortalidad por pesca (F). En condiciones en donde no se considera la F, *Z* = *M* (Márquez-Farías *et al*., 1998).

Mortalidad natural (*M*)

La *M* se estimó mediante ocho métodos indirectos:

Independientes de la edad (Valor de *M* fijo para todas las edades):

1- Hoenig (1983):

Para peces:

$$\ln(Z) = 1.46 - 1.01\ln\,(E_{máx})$$

2- Hoenig (1983):

Combinada (Peces, cetáceos, moluscos):

$$\ln(Z) = 1.44 - 0.982\ln(E_{máx})$$

donde: $E_{máx}$ es la edad máxima estimada y *Z* es la mortalidad total, en poblaciones sin explotación o levemente explotadas *Z* = M (Cortés, 1995).

3- Jensen A (1996):

$$M = \frac{1.65}{X_m}$$

donde: X_m es la edad de madurez sexual.

4- Jensen B (1996):

$$M = 1.5 * k$$

donde: *k* es la tasa de crecimiento.

5- Campana *et al.* (2001):

$$M = -\frac{\ln(0.01)}{t_{máx}}$$

6- Then *et al*. (2015):

$$M = 4.899 t_{máx}{}^{-0.916}$$

donde: $t_{máx}$ es la edad máxima.

Dependientes de la edad (estima la *M* para cada edad en la tabla de vida):

7- Peterson & Wroblewski (1984):

$$M = 1.92 W^{-0.25}$$

8- Lorenzen (1996):

$$M = 3W^{-0.288}$$

donde: *W* es el peso en gramos, el cual se obtuvo a partir de la relación ancho de disco-peso estimada previamente en este estudio.

Parámetros demográficos

A partir de la información anterior y con solo la influencia de la *M* se estimaron los parámetros demográficos siguientes:

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*), la cual es una medida de la tasa de crecimiento potencial en una población y es el parámetro principal estimado con los modelos demográficos (Krebs, 1985). Este parámetro se estimó con la herramienta Solver de Microsoft Excel mediante la ecuación de Euler-Lotka (Simpfendorfer, 2005; Kacev *et al*., 2017):

$$\sum_{x=\propto}^{w} l_x\, e^{-rx}\, m_x \;= 1$$

donde: l_x es la supervivencia a la edad *x*, m_x es la fecundidad a la edad *x* (número de crías hembra por hembra), *α* es la edad de madurez y *w* es la edad reproductiva máxima.

Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*), puede ser expresada en porcentaje y está relacionada con *r* mediante (Krebs, 1985):

$$\lambda = e^{r}$$

Tasa reproductiva neta (R_0): Número total de crías hembras producidas por cada hembra en una cohorte (Krebs, 1985; Simpfendorfer, 2005).

$$R_0 = \sum_{x=\propto}^{w} l_x\, m_x$$

Tiempo generacional (*G*): Es el periodo medio que transcurre entre el nacimiento de una madre y el nacimiento de sus crías (Krebs, 1985).

$$G = \frac{\sum_{x=\propto}^{w} l_x\, m_x\, x}{R_0}$$

Tiempo o tasa de duplicación poblacional (t_{x2}): Es el tiempo que tarda la población en duplicarse (Krebs, 1985).

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

Distribución estable por edad (C_x): Proporción de individuos en cada grupo de edad de la población (Krebs, 1985).

$$\mathrm{C}x = \frac{\lambda^{-x} lx}{\sum_{x=0}^{w} \lambda^{-x} lx}$$

Escenarios variando los parámetros de entrada de las tablas de vida

Mortalidad natural

Se realizaron ocho escenarios (1-6, 8-9), cada uno con un valor diferente de *M* según el método utilizado, y un escenario con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad (escenario 7). También se realizaron varios escenarios (10-16) duplicando *M* el primer año de vida con los métodos de estimación de *M* independientes de la edad y la M promedio. Según Branstetter (1990) los neonatos y juveniles de edades tempranas de los elasmobranquios tienen una mortalidad elevada causada por la depredación. Se utilizó una edad máxima de 26 años para las hembras de la especie (Aguirre, 2009).

La distribución estable por edad (C_x) se estimó para los escenarios 4 (*M* de Jensen B), 7 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 8 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 9 (*M* de Lorenzen, 1996).

Edad máxima

Se realizaron escenarios (17-25) con cada método de estimación de *M* y a una edad máxima de 40 años (longevidad teórica estimada en este estudio). En este caso las *M* de los métodos de Hoenig (1983), Campana *et al.* (2001), Then *et al.* (2015), Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996) que dependen de la edad máxima se estimaron nuevamente, al igual que la *M* promedio.

Edad de madurez

Se realizaron escenarios (26-29) con la *M* de Jensen B y la *M* promedio de los métodos independientes de la edad variando la edad de madurez a 10 y 13 años. La variación en la edad de madurez se obtuvo a partir del intervalo de confianza al 95 % de la talla de madurez sexual estimada en el capítulo de reproducción. La edad máxima utilizada para las hembras de la especie fue de 26 años (Aguirre, 2009).

Escenarios con mortalidad total (*Z*)

La *Z* se estimó a partir de los datos de captura para la zona de estudio mediante las ecuaciones de Beverton & Holt (1956) basadas en la talla y edad de captura (Sparre & Venema, 1997):

$$Z = k * \frac{AD_{\infty} - \overline{AD}}{\overline{AD} - AD'} \qquad\qquad Z = \frac{1}{\bar{t} - t'}$$

donde: AD_{∞} es el ancho de disco máximo teórico; $\overline{AD}$ es la talla media de captura, *AD'* es la talla mínima de captura, *k* es la tasa de crecimiento, $\bar{t}$ es la edad media de captura y t' es la edad mínima de captura.

Varios escenarios (30-35) se realizaron con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad y la *Z* de Beverton & Holt (1956) para talla y para edad a las edades de primera captura de 1 (edad de captura para la zona de estudio determinada en el capítulo de edad y crecimiento), 10 y 13 años. La F estimada para la zona de estudio se obtuvo a partir de su despeje de la fórmula: *Z* = *M* + F; de manera que F = *Z* – *M*.

Potencial de recuperación o de rebote

El potencial de recuperación (r_{2M}) de *M. californica* se estimó mediante tres pasos (Au & Smith, 1997; Smith *et al.*, 1998; Simpfendorfer, 2005):

1-La tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) se estimó mediante la ecuación de Euler-Lotka reformulada:

$$e^{-(Z+r)} + l_{\alpha} b e^{-r\alpha}\left[1 - e^{-(Z+r)(w-\alpha-1)}\right] = 1$$

donde: *b* es la fecundidad, l_{α} es la supervivencia a la edad de madurez, *w* es la edad máxima reproductiva, Z es la mortalidad total (Z = M), *α* es la edad de madurez.

2-En este paso se asumió que el rendimiento máximo sostenible (RMS) se alcanza a un valor de *Z* = 2*M*. También se asumió que toda la compensación en la tasa de crecimiento poblacional ocurrió como resultado de una mayor supervivencia a la

edad de madurez (l_α). Se estimó el incremento de l_α ($l_{\alpha,2M}$) sustituyendo los valores de $r = 0$ y $Z = 2M$ dentro de la siguiente ecuación:

$$e^{-Z} + l_{\alpha,2M} b\left[1 - e^{-(Z)(w-\alpha-1)}\right] = 1$$

3-Finalmente se estimó el potencial de recuperación o de rebote (r_{2M}) mediante la eliminación de la mortalidad por pesca (F) y la conservación del valor incrementado de la supervivencia a la edad de madurez ($l_{\alpha,2M}$).

Además, el potencial de recuperación o de rebote ($r_{1.5M}$) se estimó para un RMS de $Z = 1.5M$, como fue sugerido para elasmobranquios por Simpfendorfer (2005).

Análisis de elasticidad

Se realizaron análisis de elasticidad a partir de matrices de Leslie, los cuales representan el efecto que tienen cambios en las tasas reproductivas y de mortalidad de determinada edad o estadio (neonato, juvenil o adulto) sobre la tasa de crecimiento poblacional (Simpfendorfer, 2005). La elasticidad (e_{ij}) se estimó con elementos de la matriz de transición (a_{ij}) de la matriz de Leslie, la λ, el valor reproductivo (V_i) y la distribución estable por edad (W_i):

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{W_i\, V_i}{< W, V >}$$

donde: $<W, V>$: producto escalar de dos vectores, *i* es la fila y *j* es la columna de la matriz.

La elasticidad se estimó con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad y con la *M* de los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996).

Las matrices de Leslie y de elasticidad se realizaron con la herramienta POPTOOLS incorporada a Microsoft Excel.

Escenarios con mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc)

Se realizaron varios escenarios con la *M* estimada mediante el método de Jensen B (escenario más optimista), la *M* promedio de todos los métodos independientes de la

edad y con el método de Peterson & Wroblewski (1984) variando la F desde 0.05 hasta 0.20 desde la edad uno hasta la edad máxima (26 años).

RESULTADOS

Estructura de tallas y proporción sexual de las capturas

Se analizaron 291 individuos, de los cuales 105 fueron machos y 186 hembras. El intervalo de tallas para los machos fue de 32.2–92 cm de AD y para las hembras de 31.0–130 cm de AD (Fig. 4). Aunque las hembras presentaron tallas máximas considerablemente mayores, la talla promedio de los machos (media ± error estándar, 61.9 ± 1.4 cm de AD) no presentó diferencias significativas (*U* de Mann-Whitney, $U = 9229.0$; $p > 0.05$) de la de las hembras (66.4 ± 1.7 cm de AD).

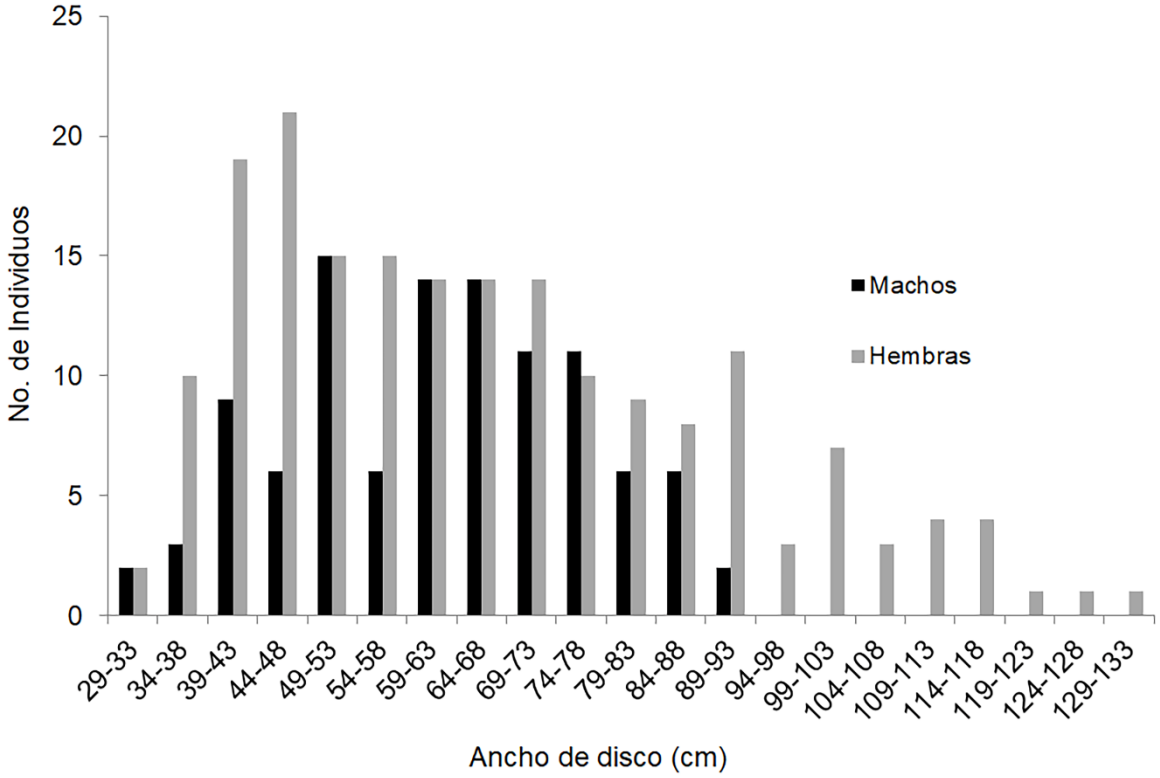

Figura 4. Distribución de tallas por sexo de los individuos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México.

La proporción sexual (1.77Hembras:1Macho) presentó diferencias significativas con respecto a la proporción 1:1 ($\chi^2_{0.05,1} = 21.99$, $p < 0.05$).

Relación ancho de disco-peso

Se analizaron muestras de 138 individuos, de los cuales 55 fueron machos (33.6–87 cm de AD) y 83 hembras (33.6–120 cm de AD), para determinar la relación entre el ancho de disco (AD) y el peso (P).

El peso de los machos fue de 0.62–12 kg (media ± error estándar; 4.05 ± 0.35 kg), mientras que el de las hembras fue de 0.45–33 kg (5.52 ± 0.72 kg). No se observaron diferencias significativas en el peso entre sexos (U de Mann-Whitney, U = 2269.0; p > 0.05).

La relación AD-P no mostró diferencias significativas entre sexos (Ancova, $F_{1,135}$ = 3.16, p > 0.05), por lo que se obtuvo una relación potencial para sexos combinados (R^2 = 0.87, Fig. 5). El tipo de crecimiento fue isométrico (b = 3.0762, t = 0.75, p > 0.05).

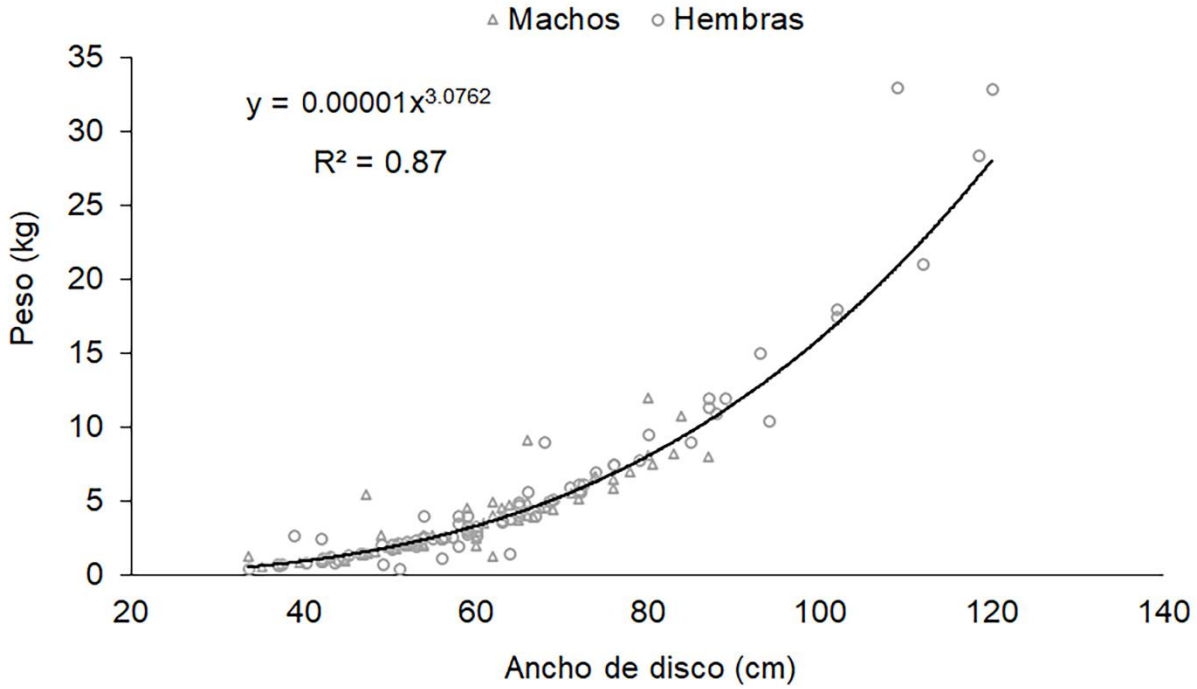

Figura 5. Relación del ancho de disco con el peso para sexos combinados de los individuos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México.

Reproducción

Determinación de madurez y proporción sexual por estadio de madurez

Se analizaron 248 individuos con tallas de 31.0–130.0 cm de AD. De los 91 machos analizados, 47 (52 %) fueron individuos inmaduros, con tallas de 32.0–69.0 cm de AD, mientras que 44 (48 %) fueron maduros, con tallas de 55.0–92.0 cm de AD, y por encima de los 69.0 cm de AD todos los machos fueron maduros (Fig. 6). Con respecto a las hembras (n = 157), 140 (89 %) fueron inmaduras, con tallas de 31.0–103.0 cm de AD, y 17 (11 %) fueron maduras, con tallas de 92.0–130.0 cm de AD (Fig. 6). Todas las hembras con tallas mayores a 104.0 cm de AD fueron sexualmente maduras.

La proporción sexual para los individuos inmaduros fue de 2.97H:1M; con diferencias significativas respecto a una proporción de 1:1 ($\chi^2_{0.05,1}$ = 45.2; $p < 0.05$). La proporción sexual para los individuos maduros (0.39H:1M) también fue diferente de una proporción de 1:1 ($\chi^2_{0.05,1}$ = 11.1; $p < 0.05$).

Relación del sistema reproductor con la talla

La longitud del testículo izquierdo presentó una relación exponencial significativa con el ancho de disco de los machos ($R^2 = 0.71$, $F = 137.1$, $p < 0.001$) (Fig. 7). A partir de los 70 cm de AD se observó un mayor incremento de la longitud del testículo (Fig. 7).

La longitud del clasper se incrementó gradualmente con el ancho de disco de los machos, con un mayor incremento a partir de los 55–60 cm de AD (Fig. 8).

El ancho de disco de las hembras presentó una relación exponencial significativa con la longitud ($R^2 = 0.79$, $F = 387.5$, $p < 0.001$) y el ancho ($R^2 = 0.79$, $F = 343.6$, $p < 0.001$) del ovario izquierdo (Fig. 9 A-B). A partir de los 100 cm de AD hubo un mayor incremento de la longitud y el ancho del ovario izquierdo (Fig. 9 A-B).

El ancho de disco de las hembras presentó una relación exponencial significativa con la longitud ($R^2 = 0.67$, $F = 199.1$, $p < 0.001$) y el ancho ($R^2 = 0.78$, $F = 279.9$, $p < 0.001$) del útero (Fig. 10 A-B). A partir de los 100 cm de AD hubo un mayor incremento de la longitud y el ancho del útero (Fig. 10 A-B).

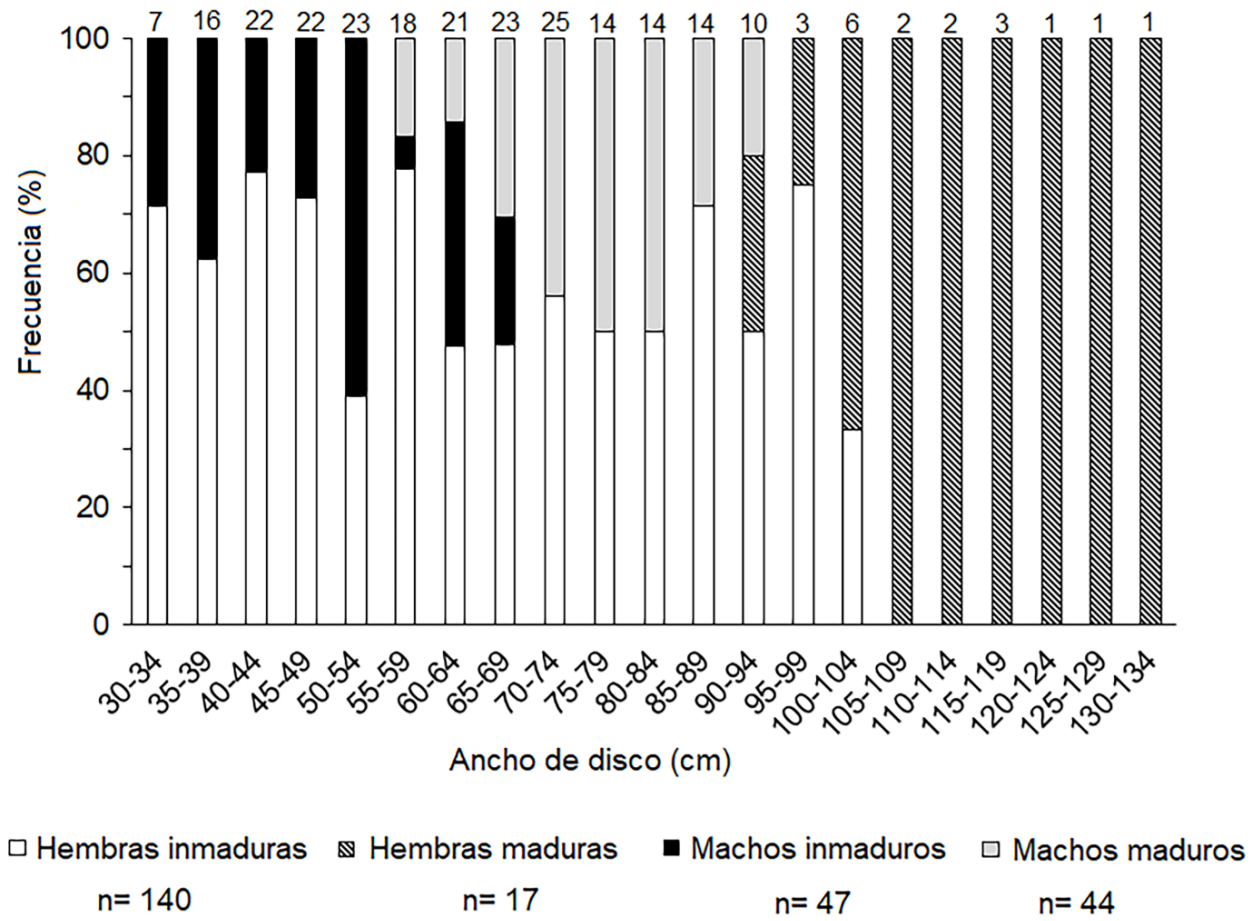

Figura 6. Distribución de tallas por estadio de madurez sexual para machos y hembras de *Myliobatis californica* en la costa noroeste de Baja California Sur, México. n es el tamaño de muestra por estadio de madurez y los números sobre las barras son el tamaño de muestra por intervalo de talla.

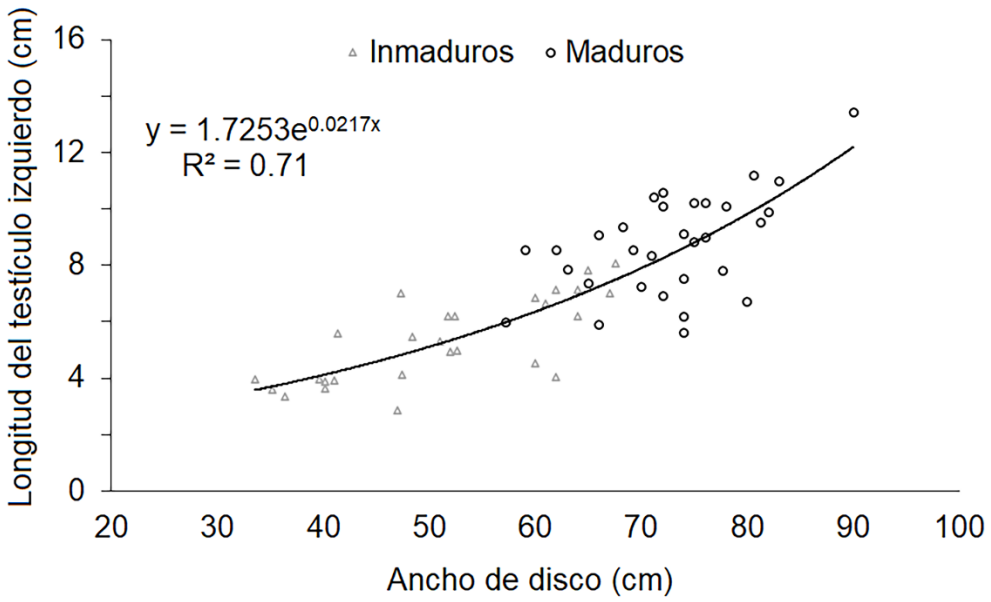

Figura 7. Relación entre la longitud del testículo izquierdo y el ancho de disco de los machos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México.

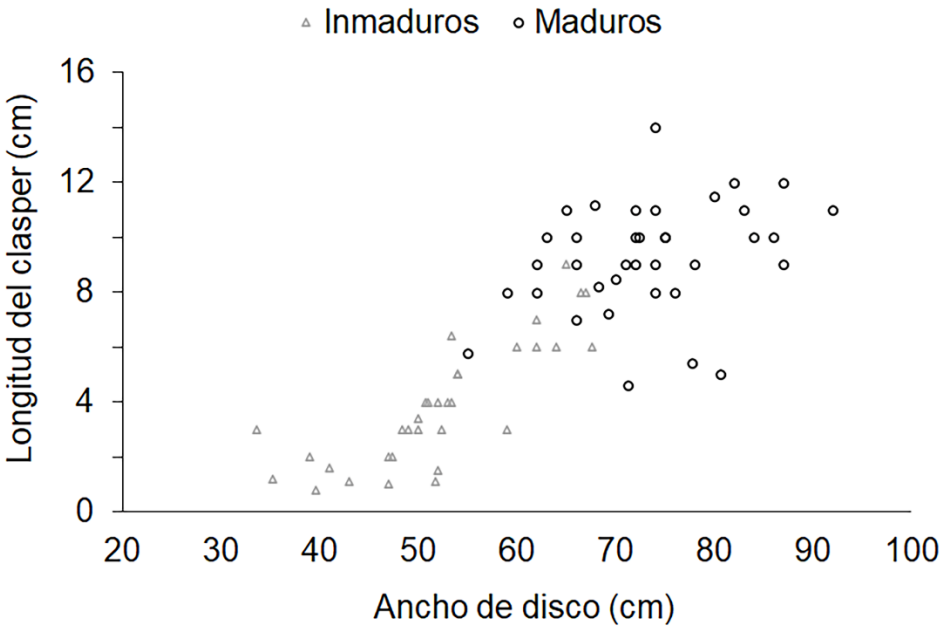

Figura 8. Relación entre la longitud del clasper y el ancho de disco de los machos de *Myliobatis californica* capturados por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México.

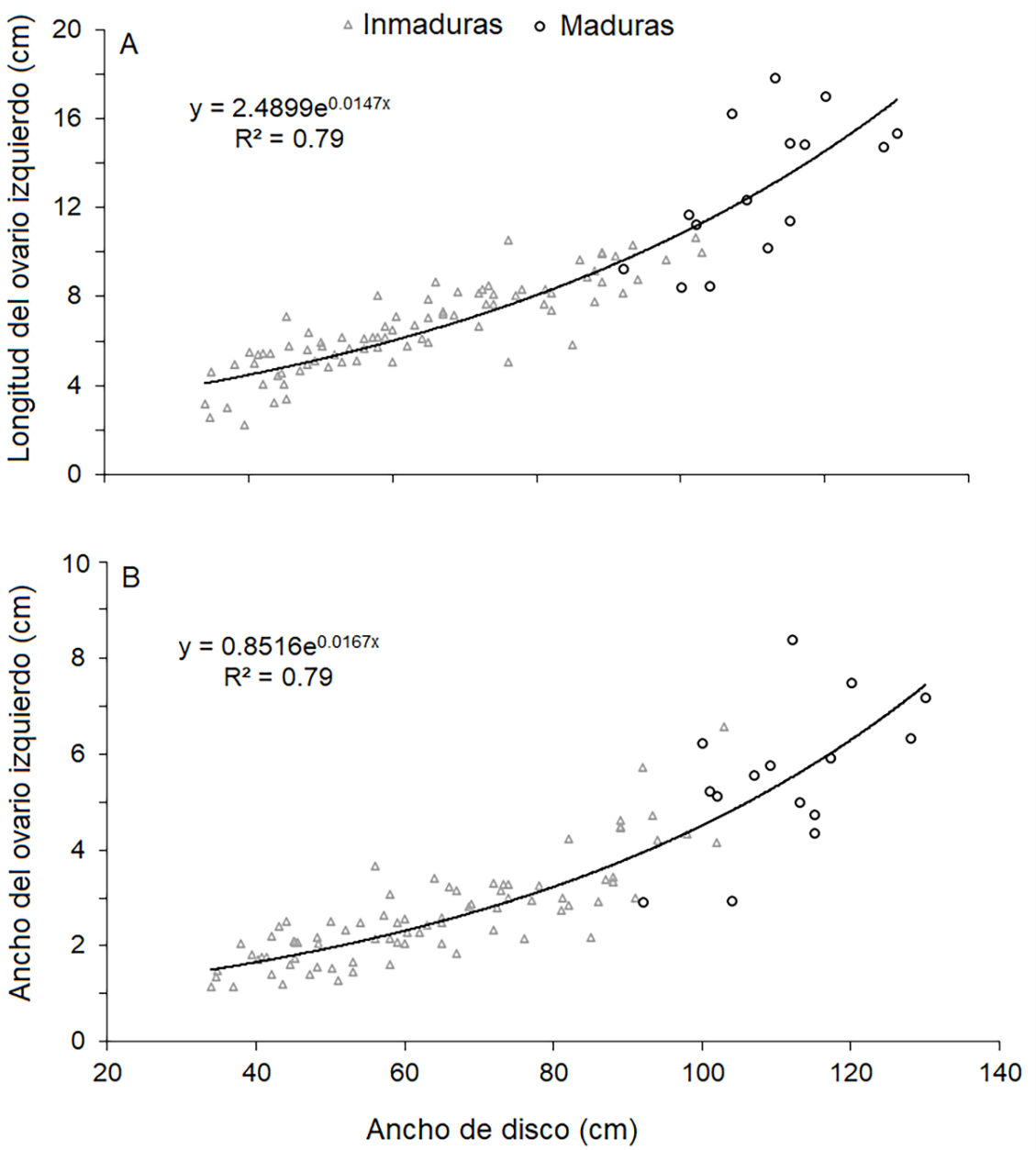

Figura 9. Relación entre la longitud y el ancho del ovario izquierdo con el ancho de disco de las hembras de *Myliobatis californica* capturadas por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México.

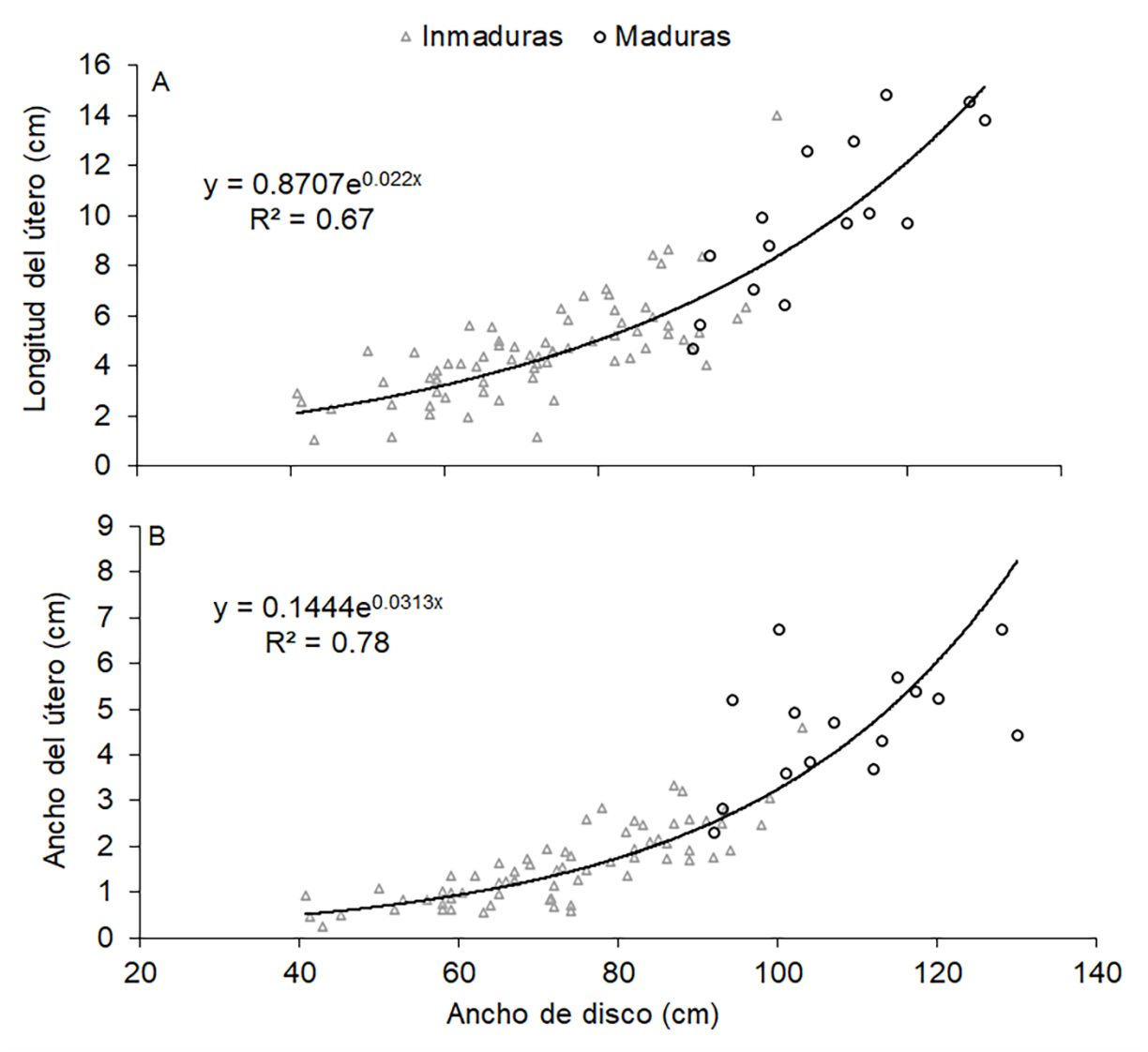

Figura 10. Relación entre la longitud y el ancho del útero con el ancho de disco de las hembras de *Myliobatis californica* capturadas por la pesquería artesanal en la costa noroeste de Baja California Sur, México.

Talla de madurez sexual ($\widehat{AD}_{50}$)

La $\widehat{AD}_{50}$ estimada para los machos varió entre 61.8 cm de AD con el modelo de Gompertz y 65.6 cm de AD con los otros modelos (Tabla 2, Fig. 11A). Para las hembras, la $\widehat{AD}_{50}$ estimada fue de 96.9 cm con el modelo de Gompertz a 100.6 cm con los otros modelos (Tabla 2, Fig. 11B). La $\widehat{AD}_{50}$ fue diferente significativamente entre sexos para todos los modelos (Tabla 2, $p < 0.05$).

Tabla 2. Talla de madurez sexual ($\widehat{AD}_{50}$) estimada para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México, utilizando cinco modelos sigmoidales. $\widehat{AD}_{95}$: talla a la cual el 95% de los individuos de la población son sexualmente maduros; $IC_{95\%}$: intervalos de confianza; Kimura (1980): prueba de razón de verosimilitud; -*LnL*: función de verosimilitud; *a, b, θ, δ, α*: parámetros de los modelos.

Modelo	Parámetro	Machos	$IC_{95\%}$	Hembras	$IC_{95\%}$	Kimura (1980)
Gompertz (1825)	$\widehat{AD}_{50}$	61.8	58.6 – 65.6	96.9	87.3 – 102.6	χ^2=33.42; p<0.05
	θ	0.16	0.11 – 0.30	0.13	0.06 – 0.33	
	-*LnL*	8.34		4.94		
Lysack (1980)	$\widehat{AD}_{50}$	65.6	62.1 – 68.4	100.6	91.8 – 106.1	χ^2=35.70; p<0.05
	δ	-0.25	-0.45 – -0.17	-0.17	-0.46 – -0.08	
	-*LnL*	7.28		4.69		
Bakhayokho (1983)	$\widehat{AD}_{50}$	65.6	62.1 – 68.3	100.6	91.9 – 106.1	χ^2=35.67; p<0.05
	a	16.68	10.93 – 29.69	17.25	7.80 – 46.40	
	b	-0.25	-0.44 – -0.17	-0.17	-0.45 – -0.08	
	-*LnL*	7.28		4.69		
White *et al.* (2002)	$\widehat{AD}_{50}$	65.6	62.1 – 68.7	100.6	91.9 – 106.2	χ^2=35.67; p<0.05
	$\widehat{AD}_{95}$	77.1	71.8 – 81.8	117.8	103.1 – 131.7	
	-*LnL*	7.28		4.69		
Brouwer & Griffiths (2005)	$\widehat{AD}_{50}$	65.6	62.1 – 68.3	100.6	91.9 – 106.2	χ^2=35.67; p<0.05
	α	3.93	2.47 – 5.51	5.83	0.63 – 11.76	
	-*LnL*	7.28		4.69		

Comparación y selección de modelos

Todos los modelos comparados al parecer se ajustaron bien a los datos ($\Delta_i \leq 2$) y el peso de Akaike no mostró un "ganador claro" ($\%w_i$ < 90 %) (Tabla 3). Teniendo en cuenta que de acuerdo con el AIC_c y el $\%w_i$ para ambos sexos, cuatro modelos (excluyendo el modelo de Gompertz) contribuyeron en la misma medida a favor del modelo (Tabla 3) y estimaron el mismo valor de $\widehat{AD}_{50}$ (Tabla 2), entonces los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer & Griffiths fueron redundantes y, por lo tanto, no se realizó la inferencia multimodelo con los cinco modelos (con el peso de Akaike corregido) (Burnham & Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006).

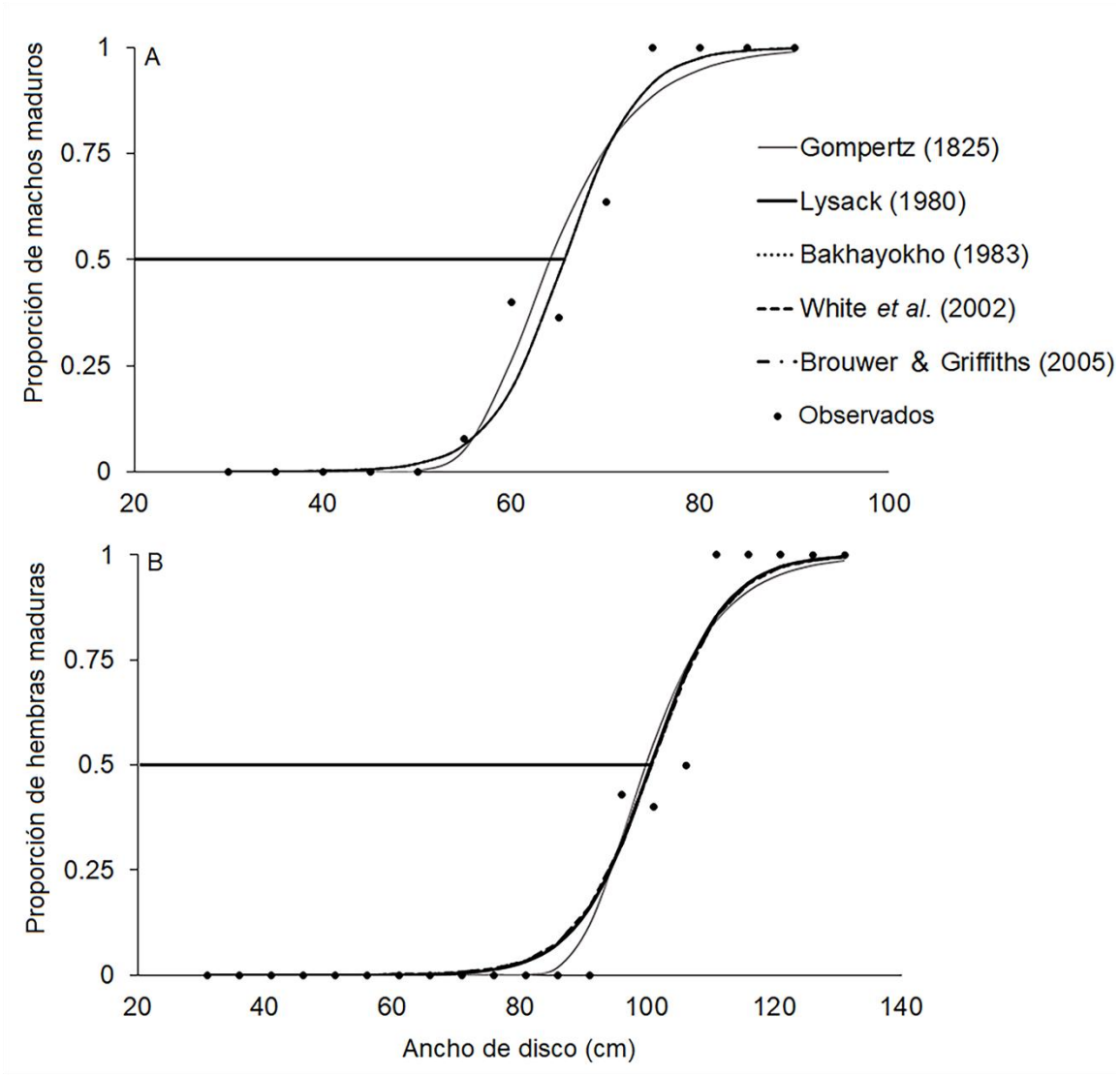

Figura 11. Talla de madurez sexual ($\widehat{AD}_{50}$) de *Myliobatis californica* en la costa noroccidental de Baja California Sur, México, estimada con cinco modelos. A: machos, B: hembras.

Todas las inferencias multimodelo realizadas con el modelo de Gompertz y cada uno de los otros modelos estimaron que la $\widehat{AD}_{50}$ de las hembras (99.0 cm) fue mayor que la de los machos (64.6 cm) (Tabla 4). Las $\widehat{AD}_{50}$ de los machos y hembras representaron el 70 % y el 76 %, respectivamente de sus tallas máximas observadas en las capturas.

Tabla 3. Estimados del criterio de información de Akaike corregido (AIC_c), diferencia de Akaike (Δ_i) y el porcentaje del peso de Akaike ($\%w_i$) para el enfoque multimodelo realizado para los machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México.

Modelo	CSM	Machos	Hembras
Gompertz (1825)	AIC_c	21.89	14.55
	Δ_i	2.14	0.51
	$\%w_i$	7.91	16.19
Lysack (1980)	AIC_c	19.75	14.04
	Δ_i	0.00	0.00
	$\%w_i$	23.02	20.95
Bakhayokho (1983)	AIC_c	19.75	14.04
	Δ_i	0.00	0.00
	$\%w_i$	23.02	20.95
White *et al*. (2002)	AIC_c	19.75	14.04
	Δ_i	0.00	0.00
	$\%w_i$	23.02	20.95
Brouwer & Griffiths (2005)	AIC_c	19.75	14.04
	Δ_i	0.00	0.00
	$\%w_i$	23.02	20.95

*Criterios de selección de los modelos

Tabla 4. Estimados del criterio de información de Akaike corregido (AIC_c), diferencia de Akaike (Δ_i), el porcentaje del peso de Akaike ($\%w_i$) y la talla de madurez sexual del modelo promedio ($\overline{AD}_{50}$) con sus intervalos de confianza al 95% ($IC_{95\%}$) y error estándar (EE) para las inferencias multimodelo (IMM) realizadas para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México.

Modelo	CSM* y $\overline{AD}_{50}$	Machos	$IC_{95\%}$	*EE*	Hembras	$IC_{95\%}$	*EE*
Gompertz (1825)	AIC_c	21.89			14.55		
	Δi	2.14			0.51		
	$\%w_i$	25.58			43.58		
Lysack (1980)	AIC_c	19.75			14.04		
	Δi	0.00			0.00		
	$\%w_i$	74.42			56.42		
IMM	$\overline{AD}_{50}$	64.6	61.2 – 67.7	3.1	99.0	89.8 – 104.6	13.4
Gompertz (1825)	AIC_c	21.89			14.55		
	Δi	2.14			0.51		
	$\%w_i$	25.58			43.58		
Bakhayokho (1983)	AIC_c	19.75			14.04		
	Δi	0.00			0.00		
	$\%w_i$	74.42			56.42		
IMM	$\overline{AD}_{50}$	64.6	61.2 – 67.6	3.1	99.0	89.9 – 104.5	13.4
Gompertz (1825)	AIC_c	21.89			14.55		
	Δi	2.14			0.51		
	$\%w_i$	25.58			43.58		
White *et al*. (2002)	AIC_c	19.75			14.04		
	Δi	0.00			0.00		
	$\%w_i$	74.42			56.42		
IMM	$\overline{AD}_{50}$	64.6	61.2 – 67.8	3.1	99.0	89.9 – 104.6	13.4
Gompertz (1825)	AIC_c	21.89			14.55		
	Δi	2.14			0.51		
	$\%w_i$	25.58			43.58		
Brouwer & Griffiths (2005)	AIC_c	19.75			14.04		
	Δi	0.00			0.00		
	$\%w_i$	74.42			56.42		
IMM	$\overline{AD}_{50}$	64.6	61.2 – 67.6	3.1	99.0	89.9 – 104.6	13.4

*Criterios de selección de los modelos

Proporción sexual embrionaria y relación talla materna-número de embriones

En el estudio de Villavicencio (1996) se reportaron cuatro embriones machos y ocho hembras, mientras que en el de Aguirre (2009) se capturaron dos embriones machos y una hembra. En total se utilizaron los datos de nueve embriones hembras y seis machos.

La proporción sexual embrionaria a partir del estudio de Villavicencio (1996) fue de 2H:1M; sin diferencias significativas respecto a una proporción de 1:1 ($\chi^2_{0.05,1}$ = 0.75; p > 0.05; n = 12), mientras que con el estudio de Aguirre (2009) fue de 0.5H:1M ($\chi^2_{0.05,1}$ = 0.0; p > 0.05; n = 3). La proporción sexual embrionaria con todos los datos de la literatura fue de 1.5H:1M; sin diferencias significativas respecto a una proporción de 1:1 ($\chi^2_{0.05,1}$ = 0.26; p > 0.05; n = 15).

No hubo una relación entre la talla materna y el número de embriones (R^2 = 0.37; n = 11; Fig. 12) con datos obtenidos de la literatura. La hembra de mayor talla (137 cm de AD) tuvo 6 embriones, mientras que una hembra de 126 cm de AD presentó 12 embriones.

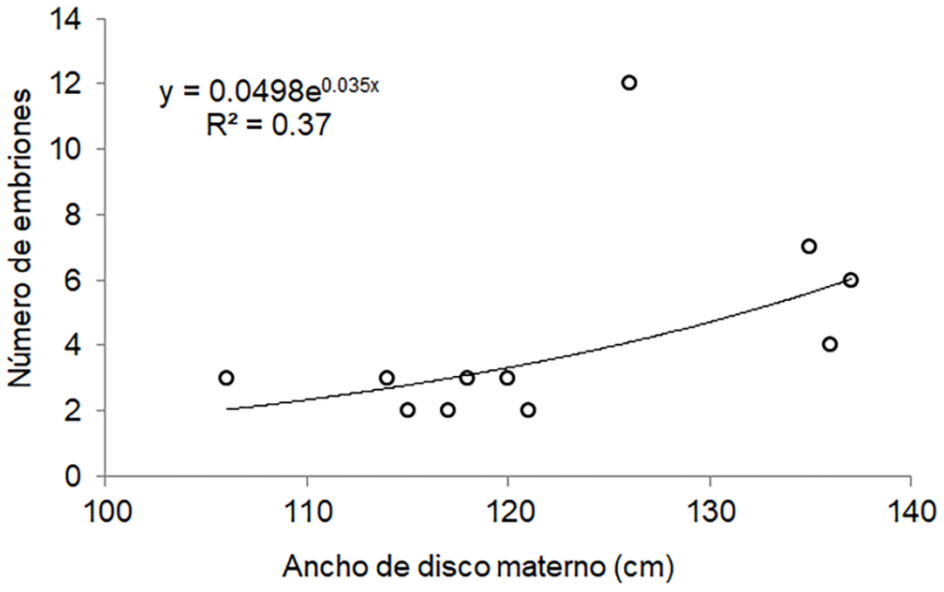

Figura 12. Relación de la talla materna con el número de embriones de *Myliobatis californica* (n = 11). Los datos fueron obtenidos de Herald (1953), Martin & Cailliet (1988a), Villavicencio (1996) y Aguirre (2009).

Edad y crecimiento

Se analizaron las vértebras de 218 individuos, de los cuales 76 fueron machos (32.2–92 cm de AD) y 142 hembras (34.6–130 cm de AD).

Relación radio de la vértebra (RV)–ancho de disco (AD)

La relación RV–AD no presentó diferencias significativas entre sexos (Ancova, $F_{1,216}$ = 1.448, p > 0.05) por lo que se estimó una relación lineal significativa para sexos combinados ($F_{1,217}$ = 3818.9, p < 0.001, R^2 = 0.95, Fig. 13).

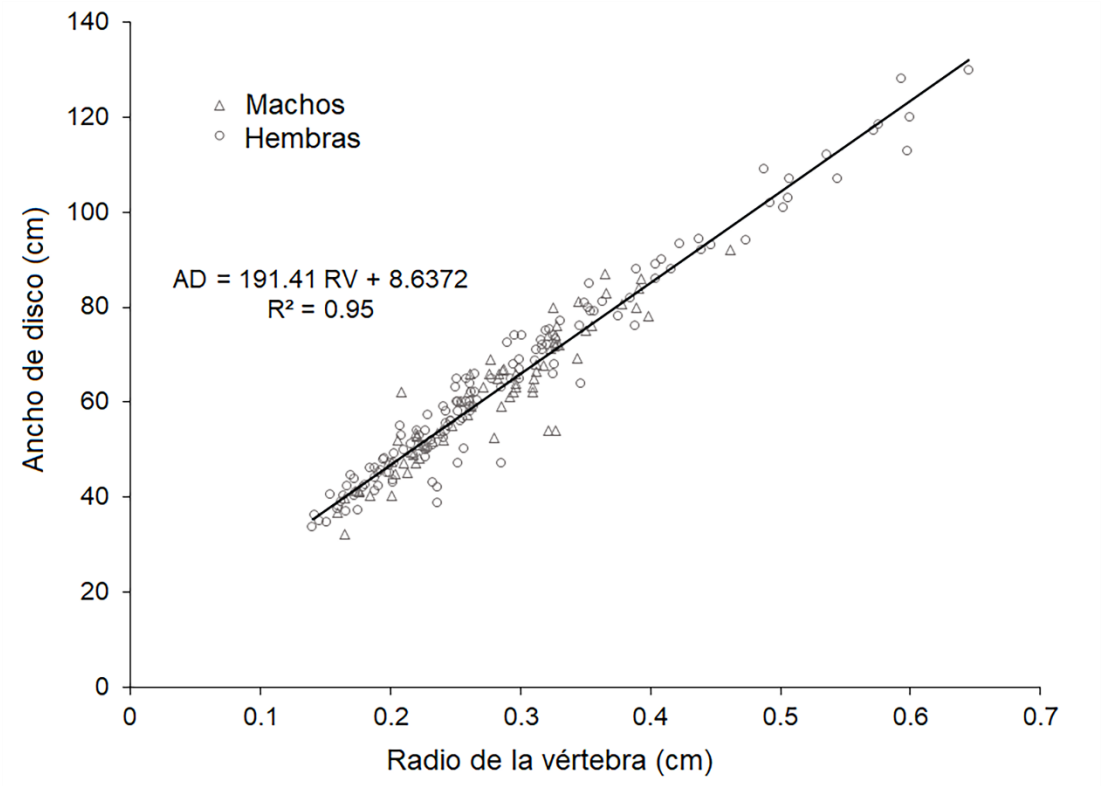

Figura 13. Relación entre el radio de la vértebra (RV) y el ancho de disco (AD) de los individuos de *Myliobatis californica* (sexos combinados) capturados por la pesquería artesanal en el noroeste de Baja California Sur, México.

Precisión y análisis de error

El porcentaje de acuerdos (PA) entre los conteos de un mismo lector fue del 85 % con un IAPE = 1.62 % y un CV = 2.29 %, mientras que entre lectores el PA fue del 75 % con un IAPE = 1.65 % y un CV = 2.34 %. No hubo diferencias sistemáticas entre los conteos realizados por un mismo lector (prueba de simetría de Bowker, χ^2 =

23.13, g.l. = 19, p > 0.05; Fig. 14A) ni entre lectores (Bowker, χ^2 = 7.0, g.l. = 6, p > 0.05; Fig. 14B).

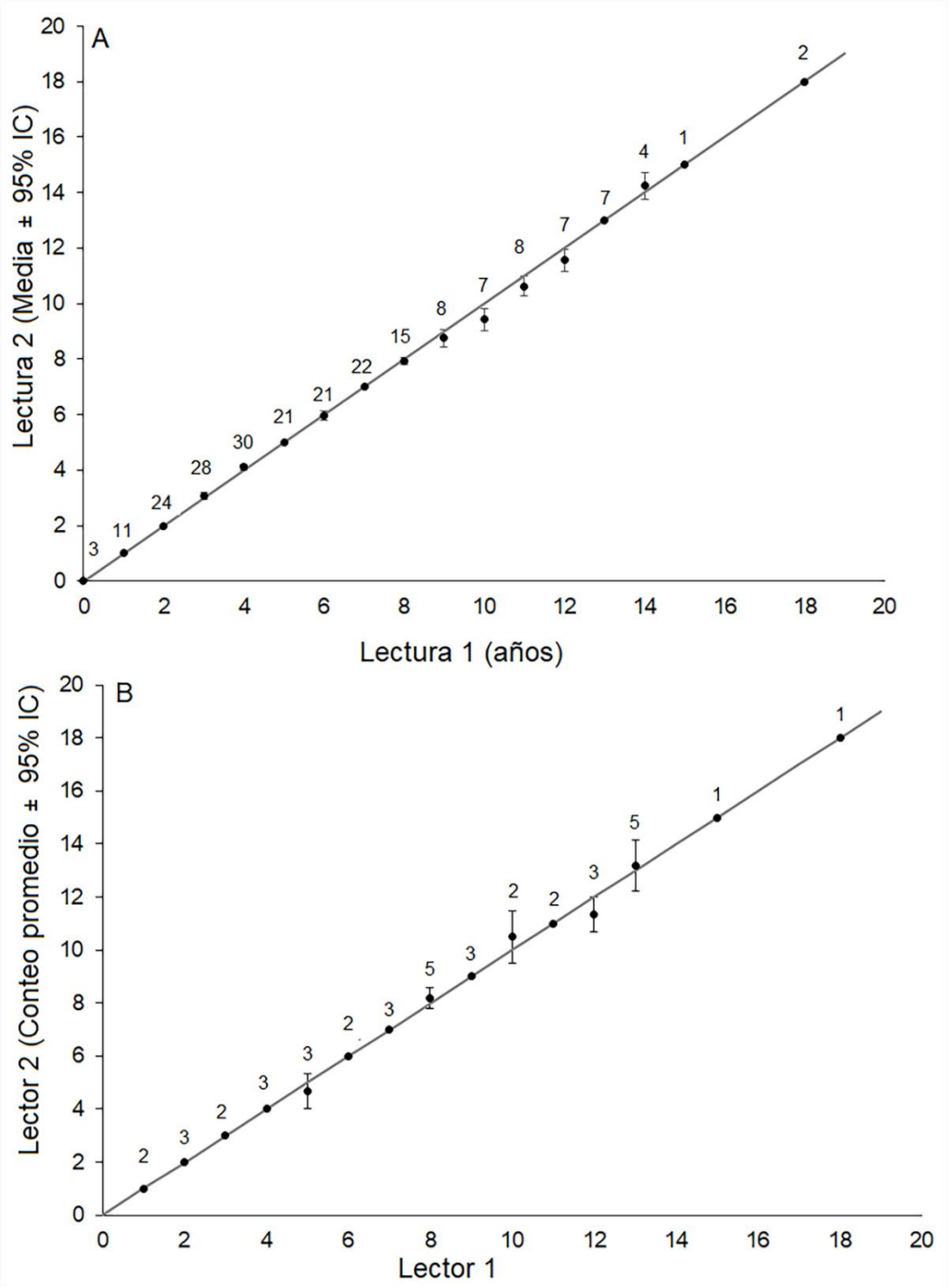

Figura 14. Gráficos de sesgo a la edad para la comparación del conteo de bandas de crecimiento de *Myliobatis californica* entre un mismo lector (A, n = 218) y entre diferentes lectores (B, n = 40). La línea continua es la relación 1:1. Los tamaños de muestras están indicados encima de cada conteo correspondiente. Las barras de error indican los valores del intervalo de confianza al 95 %.

Verificación

Aunque no se obtuvieron muestras de todos los meses del año, se observó un mayor porcentaje de vértebras con borde translúcido durante marzo y abril (primavera), cuando la TSM mensual promedio fue más fría (15.7–16 °C), mientras que el mayor porcentaje de vértebras con borde opaco se observó de agosto–noviembre (verano-otoño) cuando la TSM mensual promedio fue más cálida (20.4–23 °C) (Fig. 15). Además, hubo una correlación positiva y significativa entre el porcentaje de vértebras con borde opaco y la TSM mensual promedio ($r = 0.99$; $r^2 = 0.98$; $n = 5$; $t = 16.89$; $p < 0.001$), lo que sugiere una probable relación entre la formación de las bandas de crecimiento y la TSM. El modelo de formación anual fue el que mejor se ajustó al porcentaje de vértebras con borde opaco ($AIC_c = 242.8$) según el método de Okamura & Semba (2009), en comparación con los modelos de formación acíclica ($AIC_c = 282.2$) y bianual ($AIC_c = 273.8$).

El incremento marginal (IM) del mes de abril fue cero (Fig. 16), mientras que se detectaron diferencias significativas entre los otros meses (Kruskal-Wallis, $H_{3,211} = 28.3$, $p < 0.001$). El IM de agosto, septiembre y octubre fue considerablemente mayor que el de marzo (Prueba de comparaciones múltiples de rangos-Statistica 7; $p < 0.05$) (Fig. 16). También hubo una correlación positiva y significativa entre el IM y la TSM ($r = 0.95$; $r^2 = 0.91$; $n = 5$; $t = 5.54$; $p < 0.05$). El análisis de Okamura *et al.* (2013) sugirió de igual manera una formación de bandas de crecimiento anual ($AIC_c = 355.7$), en comparación con una formación bianual ($AIC_c = 358.2$) o acíclica ($AIC_c = 365.7$).

Estructura de edades

El 2 % de las secciones vertebrales presentó una marca prenatal (con aparente similar intensidad y grosor que la marca de nacimiento) (Fig. 17) con un radio de 0.56 a 0.78 mm, mientras que la marca de nacimiento presentó un radio de 0.91–1.43 mm que se correspondió a tallas de nacimiento de 20–33 cm de AD (media: 25 cm de AD para ambos sexos) de acuerdo con la ecuación de retrocálculo.

Los machos y hembras presentaron edades de 0–18 años (Fig. 18). La mayoría de los machos presentaron edades de 2–8 años (81 %), mientras que la mayoría de las hembras tuvieron de 1–7 años (73 %). Los individuos con edades de 14–17 años y de 16–17 años estuvieron ausentes en los machos y hembras, respectivamente (Fig. 18). La edad promedio de los machos y hembras (media ± error estándar, 5.9 ± 0.4 y 5.7 ± 0.3 años, respectivamente) no presentó diferencias significativas (*U* de Mann-Whitney , $U = 4955.0$, $p > 0.05$).

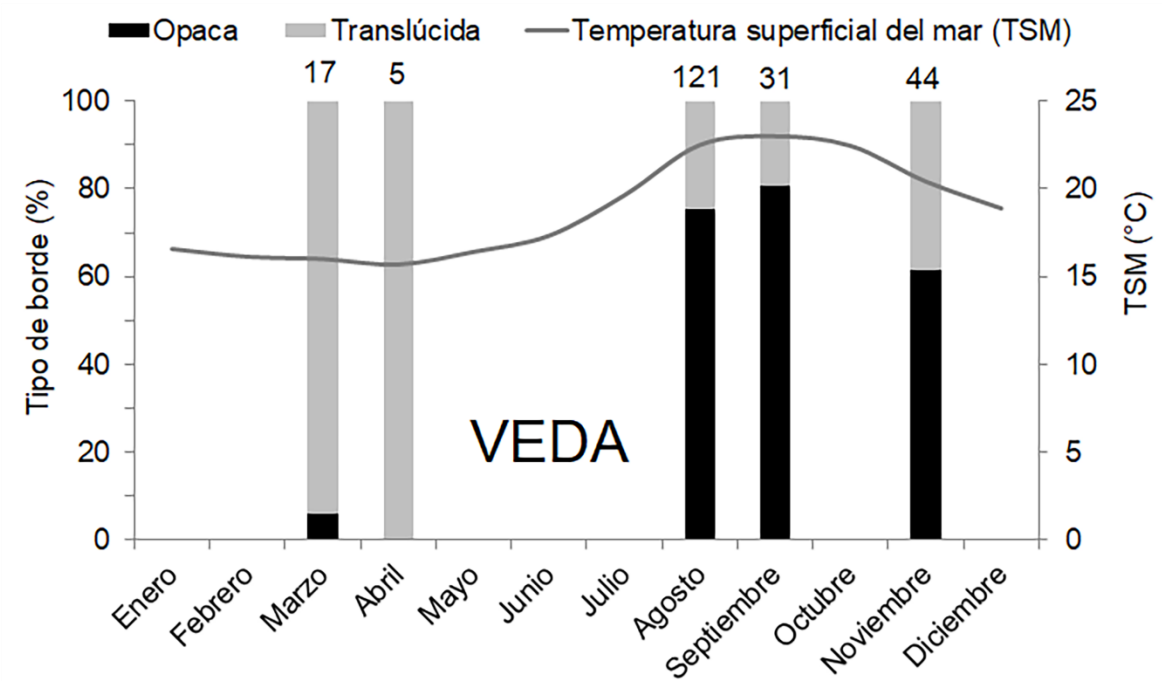

Figura 15. Variación mensual del tipo de borde vertebral de *Myliobatis californica* en relación con la temperatura superficial del mar (TSM) mensual promedio en el noroeste de Baja California Sur, México. Los números sobre las barras son el tamaño de muestra mensual.

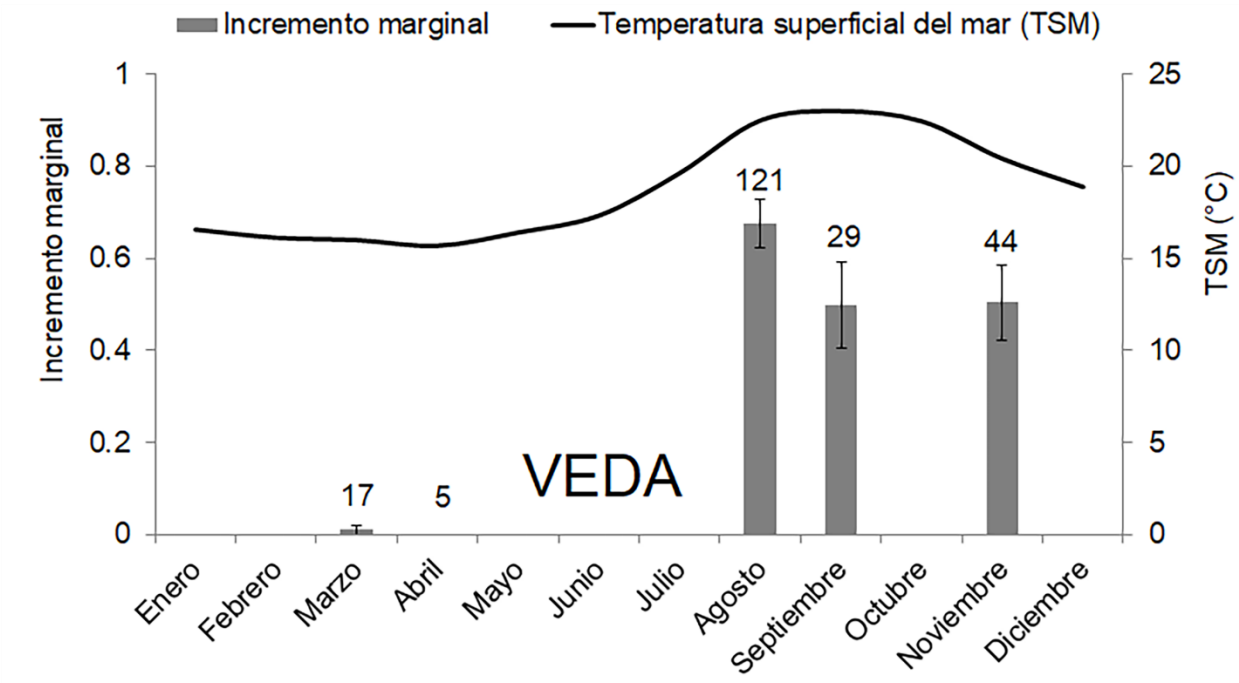

Figura 16. Variación mensual del incremento marginal (media ± error estándar) de las secciones vertebrales de *Myliobatis californica* en relación con la temperatura superficial del mar (TSM) mensual promedio en el noroeste de Baja California Sur, México. Los números sobre las barras son el tamaño de muestra mensual.

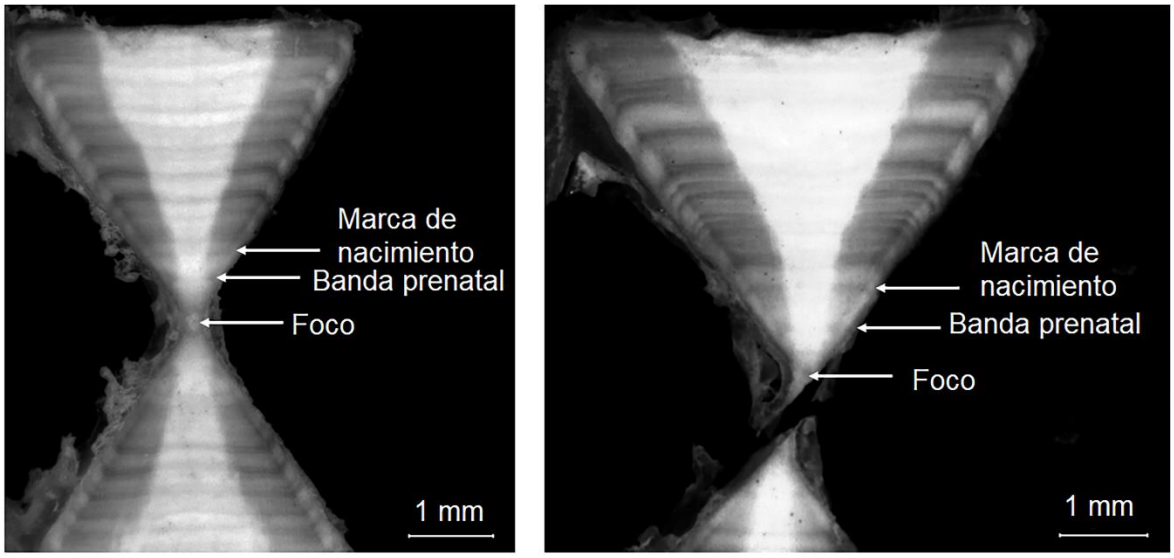

Figura 17. Secciones sagitales de dos centros vertebrales de *Myliobatis californica* que muestran la banda prenatal y la marca de nacimiento.

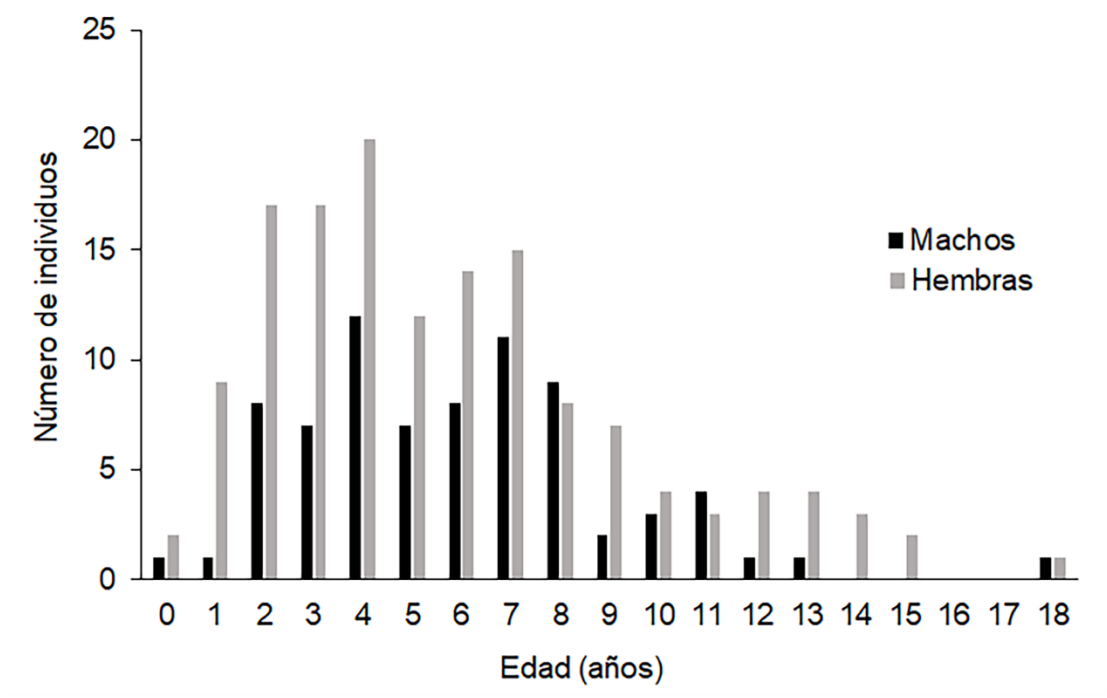

Figura 18. Estructura de edades para machos (n = 76) y hembras (n = 142) de *Myliobatis californica*) capturados en la pesquería artesanal del noroeste de Baja California Sur, México**.**

Estimación del crecimiento

Los modelos de crecimiento de Gompertz y von Bertalanffy (VB) fueron los que mejor se ajustaron a los datos observados y retrocalculados de los machos, respectivamente (Tablas 5 y 6, Fig. 19A–B). La mayoría de los modelos con los datos retrocalculados de los machos subestimaron el valor del AD_∞ en relación con la talla máxima observada en la muestra (92 cm de AD) y con los AD_∞ estimados con los datos observados (Tabla 5) y probablemente sobreestimaron la *k*, por lo tanto, se seleccionaron los parámetros de crecimiento estimados con los datos observados. Con los modelos de Gompertz de dos parámetros (2Gompertz), logístico y el logístico de dos parámetros (2logístico) ajustados a los datos observados de los machos también ocurrió lo mismo que con los modelos anteriores (Tabla 5), por lo que tampoco se consideraron para el enfoque multimodelo mediante el AIC_c. Los modelos de Gompertz, VB y von Bertalanffy de dos parámetros (2VB) se ajustaron bien a los datos observados de los machos ($\Delta_i \leq 2$, Tabla 6) y presentaron pesos de Akaike (w_i) de 42.73%, 30.63% y 20.26%, respectivamente, por lo que se estimó un

AD_∞ del modelo promedio ($\overline{AD}_\infty$) de 94.8 cm (error estándar; 14.4) mediante inferencia multimodelo.

Los modelos de crecimiento VB, von Bertalanffy de dos fases (2FVB) y de Gompertz con los datos observados y los modelos VB y 2FVB con los datos retrocalculados estimaron AD_∞ biológicamente no razonables y probablemente k subestimadas para las hembras (Tabla 5) y la forma de la curva fue lineal sin alcanzar una asíntota (Fig. 19C–D), por lo que no se consideraron para el enfoque multimodelo mediante el AIC_c (Tabla 6). Con los datos retrocalculados se estimaron AD_∞ y k más razonables para el modelo de Gompertz y la mayoría de los modelos presentaron curvas más asintóticas que con los datos observados, por lo que se seleccionaron los parámetros de crecimiento de los datos retrocalculados. El modelo de Gompertz con un w_i > 90 % fue el que mejor se ajustó a los datos retrocalculados de las hembras (Tabla 6). Las curvas de crecimiento de machos y hembras presentaron diferencias significativas para todos los modelos, con las hembras teniendo mayor AD_∞ y menor k que los machos (Tabla 5; Fig. 19A–D).

Longevidad (ω)

La ω estimada para las hembras a partir de los parámetros de crecimiento del modelo de Gompertz fue mayor que las obtenidas para los machos a partir de varios modelos de crecimiento. Para las hembras se estimó en 39 y 40 años con los métodos de Taylor (1958) y Ricker (1979), respectivamente, mientras que para los machos con los mismos métodos se estimaron edades de 18 y 20 años con los parámetros del modelo de Gompertz, de 26 y 34 años con los parámetros del modelo VB y de 24 años con el método de Ricker (1979) y los parámetros del modelo 2VB.

Edad de madurez

La edad de madurez de 12 años estimada para las hembras mediante el modelo de Gompertz (mejor modelo) con datos retrocalculados duplicó la de los machos (6 años) obtenida con el mismo modelo y con los modelos VB y 2VB, pero con datos observados.

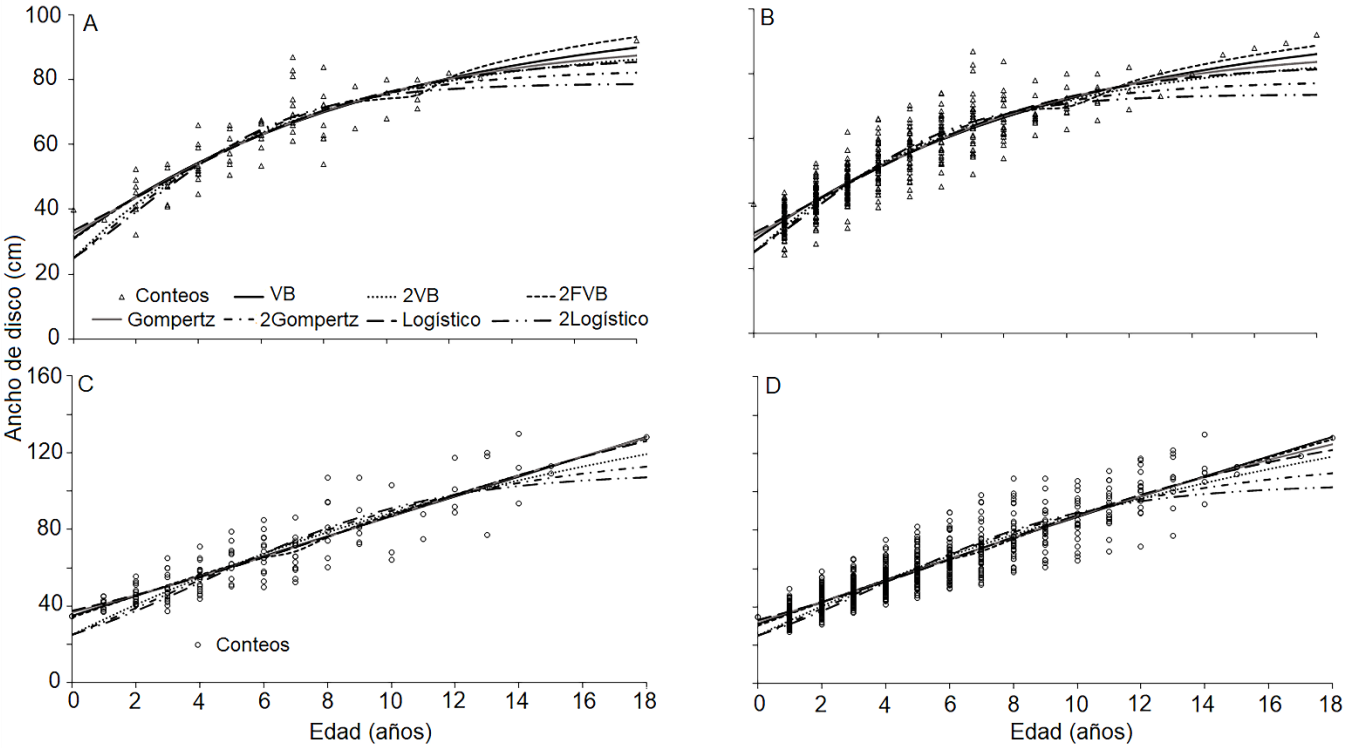

Figura 19. Modelos de crecimiento ajustados a los datos del ancho de disco por edad obtenidos de los conteos de las bandas de crecimiento de las secciones vertebrales de machos (A: observado y B: retrocalculado) y hembras (C: observado y D: retrocalculado) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México.

Tabla 5. Parámetros de los modelos de crecimiento estimados con datos observados y retrocalculados para los machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Significado de los parámetros y las abreviaturas de los modelos en Tabla 1. Kimura (1980): prueba de razón de verosimilitud.

	Observados				Retrocalculados			
Modelo	Parámetro	Machos	Hembras	Kimura (1980)	Parámetro	Machos	Hembras	Kimura (1980)
VB	AD_∞ (cm)	101.3	80292.4	$\chi^2 = 36.72$; $p<0.05$	AD_∞ (cm)	97.8	813.4	$\chi^2 = 239.04$; $p<0.05$
	k (años^{-1})	0.101	6.49×10^{-5}		k (años^{-1})	0.100	0.007	
	t_0 (años)	-3.63	-6.68		t_0 (años)	-3.51	-5.21	
2VB	AD_∞ (cm)	91.1	174.5	$\chi^2 = 35.25$; $p<0.05$	AD_∞ (cm)	86.3	175.9	$\chi^2 = 232.69$; $p<0.05$
	k (años^{-1})	0.146	0.056		k (años^{-1})	0.146	0.054	
	AD_0 (cm)	25	25		AD_0 (cm)	25	25	
2FVB	AD_∞ (cm)	108.4	540.6	$\chi^2 = 32.63$; $p<0.05$	AD_∞ (cm)	103.4	429.3	$\chi^2 = 237.30$; $p<0.05$
	k (años^{-1})	0.091	0.011		k (años^{-1})	0.091	0.016	
	t_0 (años)	-3.67	-5.78		t_0 (años)	-3.59	-4.72	
	h	0.12	0.06		h	0.10	0.04	
	th (años)	10.76	6.91		th (años)	10.35	7.04	
Gompertz	AD_∞ (cm)	91.9	227.7	$\chi^2 = 37.02$; $p<0.05$	AD_∞ (cm)	87.9	177.9	$\chi^2 = 236.43$; $p<0.05$
	k (años^{-1})	0.170	0.064		k (años^{-1})	0.172	0.087	
	t_0 (años)	0.26	9.40		t_0 (años)	0.39	6.10	
2Gompertz	AD_∞ (cm)	83.1	122.9	$\chi^2 = 34.87$; $p<0.05$	AD_∞ (cm)	77.7	118.2	$\chi^2 = 222.38$; $p<0.05$
	k (años^{-1})	0.256	0.163		k (años^{-1})	0.261	0.168	
	AD_0 (cm)	25	25		AD_0 (cm)	25	25	
Logístico	AD_∞ (cm)	87.4	164.6	$\chi^2 = 36.94$; $p<0.05$	AD_∞ (cm)	83.2	140.9	$\chi^2 = 233.29$; $p<0.05$
	k (años^{-1})	0.239	0.135		k (años^{-1})	0.246	0.168	
	t_0 (años)	2.00	9.11		t_0 (años)	2.09	6.99	
2Logístico	AD_∞ (cm)	78.9	109.6	$\chi^2 = 34.53$; $p<0.05$	AD_∞ (cm)	73.4	104.2	$\chi^2 = 211.66$; $p<0.05$
	k (años^{-1})	0.381	0.282		k (años^{-1})	0.392	0.294	
	AD_0 (cm)	25	25		AD_0 (cm)	25	25	

Tabla 6. Estimados del criterio de información de corregido (AIC_c), diferencia de Akaike (Δ_i) y el porcentaje del peso de Akaike (%w_i) para los enfoques multimodelo realizados con datos observados y retrocalculados para machos y hembras de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México.

	Observados			Retrocalculados		
Modelo	CSM*	Machos	Hembras	CSM*	Machos	Hembras
VB	AIC_c	290.94	—	AIC_c	1536.91	—
	Δ_i	0.67	—	Δ_i	0	—
	w_i	30.63	—	w_i	48.74	—
2VB	AIC_c	291.77	661.91	AIC_c	1551.72	3410.13
	Δ_i	1.49	13.80	Δ_i	14.81	48.06
	w_i	20.26	1.01×10^{-1}	w_i	0.03	3.54×10^{-9}
2FVB	AIC_c	294.08	—	AIC_c	1537.43	—
	Δ_i	3.81	—	Δ_i	0.52	—
	w_i	6.37	—	w_i	37.55	—
Gompertz	AIC_c	290.28	—	AIC_c	1539.62	3362.07
	Δ_i	0	—	Δ_i	2.72	0
	w_i	42.73	—	w_i	12.54	96.56
2Gompertz	AIC_c	—	673.56	AIC_c	1577.52	3476.40
	Δ_i	—	25.45	Δ_i	40.61	114.33
	w_i	—	0.0003	w_i	7.39×10^{-8}	1.44×10^{-23}
Logístico	AIC_c	—	648.11	AIC_c	1544.43	3368.74
	Δ_i	—	0	Δ_i	7.52	6.67
	w_i	—	99.90	w_i	1.13	3.44
2Logístico	AIC_c	—	687.07	AIC_c	1608.34	3554.6
	Δ_i	—	38.95	Δ_i	71.43	192.54
	w_i	—	3.47×10^{-7}	w_i	1.50×10^{-14}	1.49×10^{-40}

*Criterios de selección de los modelos

Demografía

Mortalidad natural (*M*)

La *M* estimada con los métodos independientes de la edad (Tabla 7) varió de 0.132 con el método de Jensen B (1996) a 0.248 con el método de Then *et al.* (2015), con una media de 0.171. Con los métodos dependientes de la edad (Tabla 7) la *M* varió

de 0.376–0.129 con el método de Peterson & Wroblewski (1984) a 0.459–0.134 con el método de Lorenzen (1996). En los últimos métodos la *M* fue mayor en las primeras edades y fue disminuyendo hasta la edad máxima.

Tabla 7. Mortalidad natural (*M*) estimada para *Myliobatis californica* mediante varios métodos dependientes e independientes de la edad.

Método	**M**
Hoenig (1983):	
Peces	0.160
Combinada	0.172
Jensen A (1996)	0.138
Jensen B (1996)	0.132
Campana *et al.* (2001)	0.177
Then *et al.* (2015)	0.248
M promedio	0.171
Peterson & Wroblewski (1984)	0.376–0.129
Lorenzen (1996)	0.459–0.134

Supervivencia o sobrevivencia

La supervivencia estimada con todos los métodos fue mayor en las primeras edades y fue disminuyendo conforme aumentó la edad hasta mantenerse estable en las edades mayores (Fig. 20).

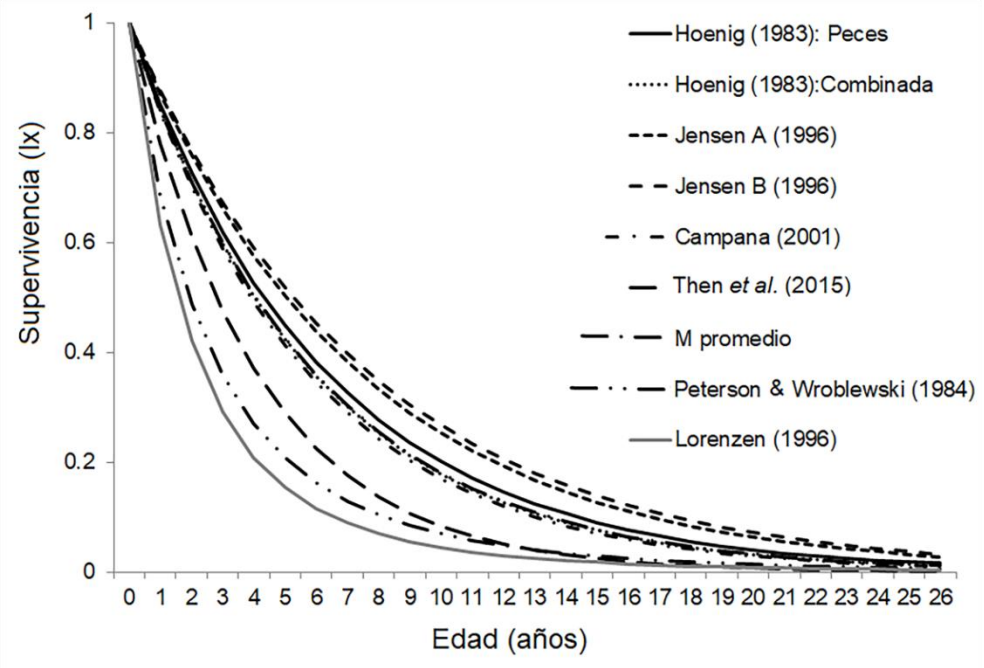

Figura 20. Supervivencia estimada para *Myliobatis californica* con varios métodos de estimación de mortalidad natural (*M*).

Con los métodos de estimación de *M* de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996) la supervivencia disminuyó más rápido en comparación con los otros métodos (Fig. 20).

Parámetros demográficos

Escenarios con diferente *M* y edad máxima de 26 años

Los parámetros demográficos variaron en cada escenario (1-9) según el valor de *M* utilizado (Tabla 8, Fig. 21). Además, se estimaron valores positivos de *r* ($r > 0$; $\lambda > 1$) en todos los escenarios, lo que indica que la población está en crecimiento (Chen & Yuan, 2006; Smart *et al*., 2017). En el escenario 4 con el método de Jensen B (1996) se estimaron los parámetros más optimistas con una tasa reproductiva neta (R_0) de 8.611, una tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) de 0.137, lo que se correspondió con un incremento anual del 14.6 % (λ = 1.146) y con tiempos generacional (*G*) y de duplicación poblacional (t_{x2}) de 16.7 y 5.1 años, respectivamente. En el escenario 9 con el método de Lorenzen (1996) los parámetros R_0, *r* y λ presentaron los menores valores (Tabla 8), con una disminución en λ (1.005) de un 14.5 % anual y un incremento del t_{x2} de 134 años con respecto al escenario 4. En el escenario 7 con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad se obtuvo un incremento anual de un 10.2 % (λ = 1.102) y un t_{x2} de 7.1 años (Tabla 8).

En los escenarios del 10-16 se duplicó *M* el primer año de vida y hubo una ligera disminución de *r* y λ y un incremento del t_{x2} en relación con los escenarios del 1-6 (Tabla 8, Fig. 22). También se estimaron valores positivos de *r* ($r > 0$; $\lambda > 1$) en todos los escenarios (Tabla 8, Fig. 22). En el escenario 13 con el método de Jensen B la λ (1.136) disminuyó en 1 % y el t_{x2} aumentó en 4 meses en relación con el escenario 4. Con la *M* promedio (escenario 16) la λ (1.089) disminuyó ligeramente en 1.2 % y el t_{x2} se incrementó solo 9 meses con respecto al escenario 7 (Tabla 8). La mayor variación se observó en el escenario 15 con el método de Then *et al*. (2015), en donde la λ (1.004) disminuyó en 1.7 % y el t_{x2} aumentó en 132.6 años con respecto al escenario 6 (Tabla 8).

Tabla 8. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios del 1-9 (*M* estimada mediante diferentes métodos) y del 10-16 (*M* de los escenarios del 1-7 duplicada el primer año de vida).

Escenarios	*M*	Emax	Emad	Fec.	*Ro*	*G*	*r*	*λ*	t_{x2}
1	0.160	26	12	6	5.383	16.262	0.108	1.114	6.415
2	0.172	26	12	6	4.445	16.097	0.096	1.101	7.204
3	0.138	26	12	6	7.829	16.599	0.131	1.140	5.297
4	0.132	26	12	6	8.611	16.687	0.137	1.146	5.075
5	0.177	26	12	6	4.103	16.029	0.091	1.096	7.597
6	0.248	26	12	6	1.365	15.183	0.021	1.021	33.608
7	0.171	26	12	6	4.520	16.111	0.097	1.102	7.126
8	0.376–0.129	26	12	6	1.809	16.433	0.037	1.037	18.897
9	0.459–0.134	26	12	6	1.084	16.300	0.005	1.005	139.118
10	0.160	26	12	6	4.586	16.262	0.097	1.102	7.117
11	0.172	26	12	6	3.742	16.097	0.085	1.088	8.177
12	0.138	26	12	6	6.824	16.599	0.122	1.129	5.695
13	0.132	26	12	6	7.548	16.687	0.128	1.136	5.423
14	0.177	26	12	6	3.437	16.029	0.079	1.083	8.723
15	0.248	26	12	6	1.065	15.183	0.004	1.004	166.181
16	0.171	26	12	6	3.809	16.111	0.086	1.090	8.071

Emax, edad máxima, Emad, edad de madurez, Fec., fecundidad, *G*, tiempo generacional, *M*, mortalidad natural, *r*, tasa intrínseca de crecimiento poblacional, *Ro*, tasa reproductiva neta, t_{x2}, tiempo de duplicación poblacional, *λ*, tasa finita de crecimiento poblacional. Escenarios: 1 (*M* de Hoenig, 1983 para peces), 2 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 3 (*M* de Jensen A), 4 (*M* de Jensen B), 5 (*M* de Campana *et al*., 2001), 6 (*M* de Then *et al*., 2015), 7 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 8 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 9 (*M* de Lorenzen, 1996).

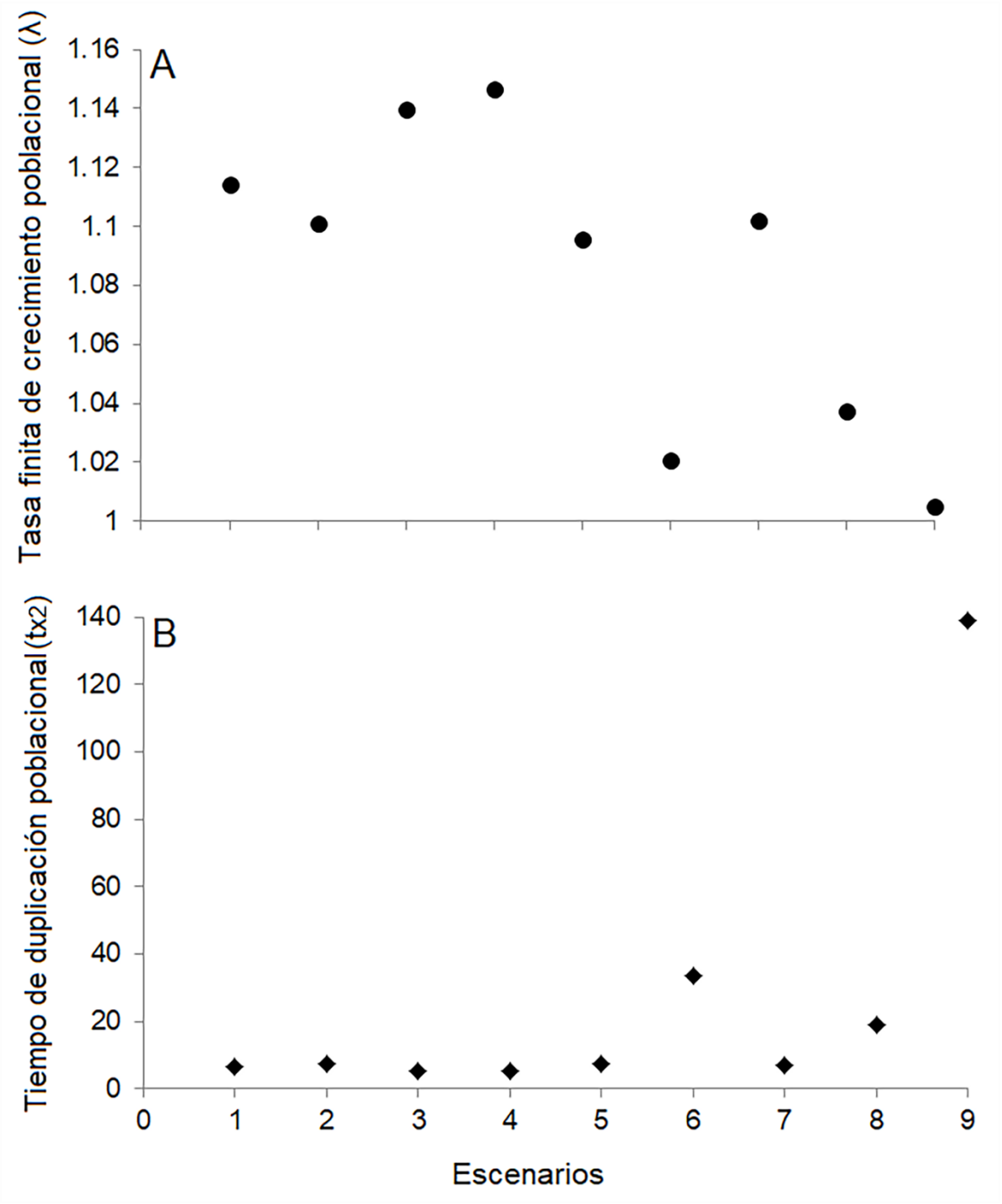

Figura 21. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios variando el método de estimación de mortalidad natural (*M*). 1 (*M* de Hoenig, 1983 para peces), 2 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 3 (*M* de Jensen A), 4 (*M* de Jensen B), 5 (*M* de Campana *et al*., 2001), 6 (*M* de Then *et al*., 2015), 7 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 8 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 9 (*M* de Lorenzen, 1996).

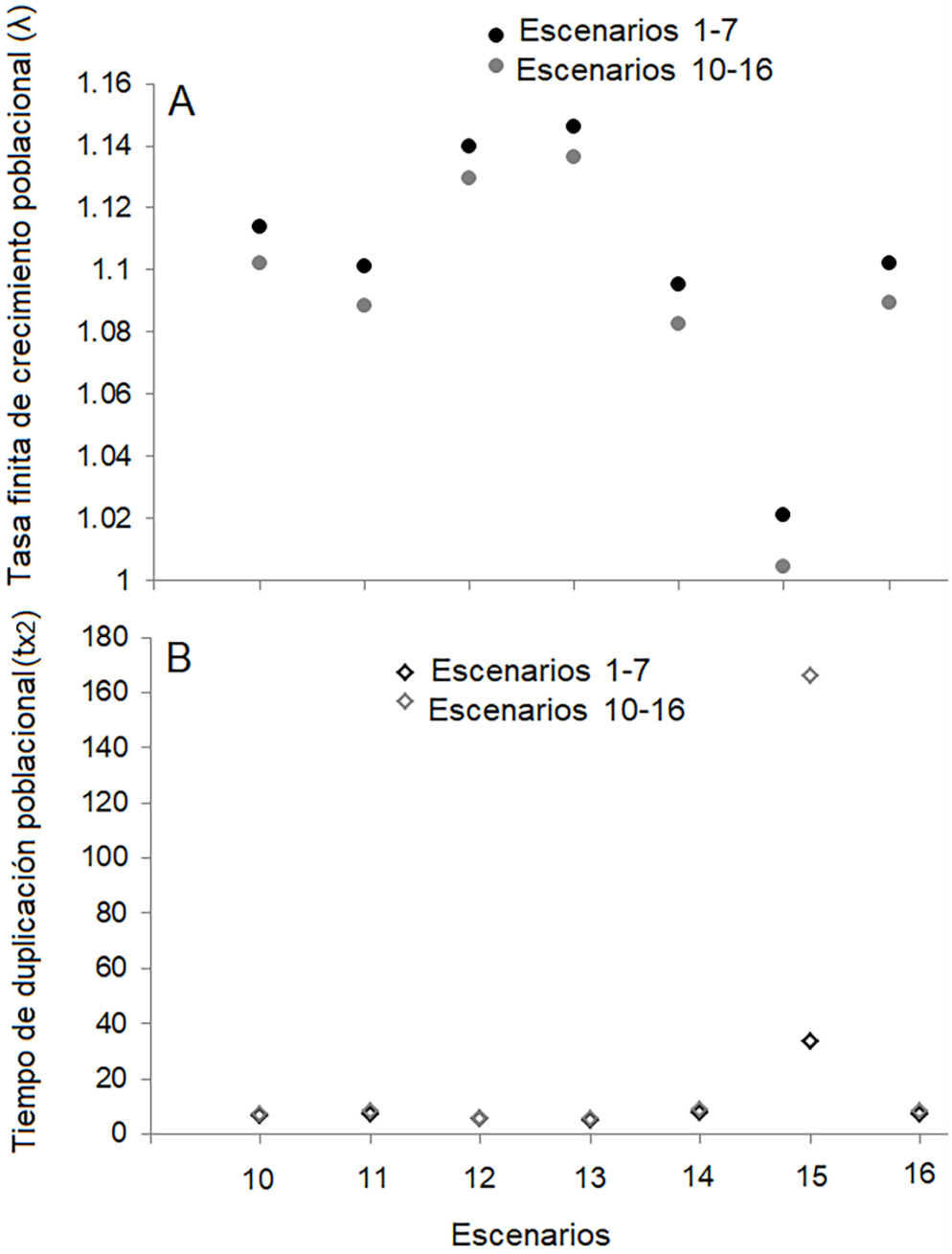

Figura 22. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios duplicando la mortalidad natural (*M*) el primer año de vida. 10 (*M* de Hoenig, 1983 para peces), 11 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 12 (*M* de Jensen A), 13 (*M* de Jensen B), 14 (*M* de Campana *et al*., 2001), 15 (*M* de Then *et al*., 2015), 16 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad).

La distribución estable por edad (C_x) en los cuatro escenarios (4, 7, 8 y 9) mostró una mayor proporción de individuos inmaduros en la población, con una abundancia del 97 % en los escenarios 4 y 7 y del 96 % en los escenarios 8 y 9 (Fig. 23).

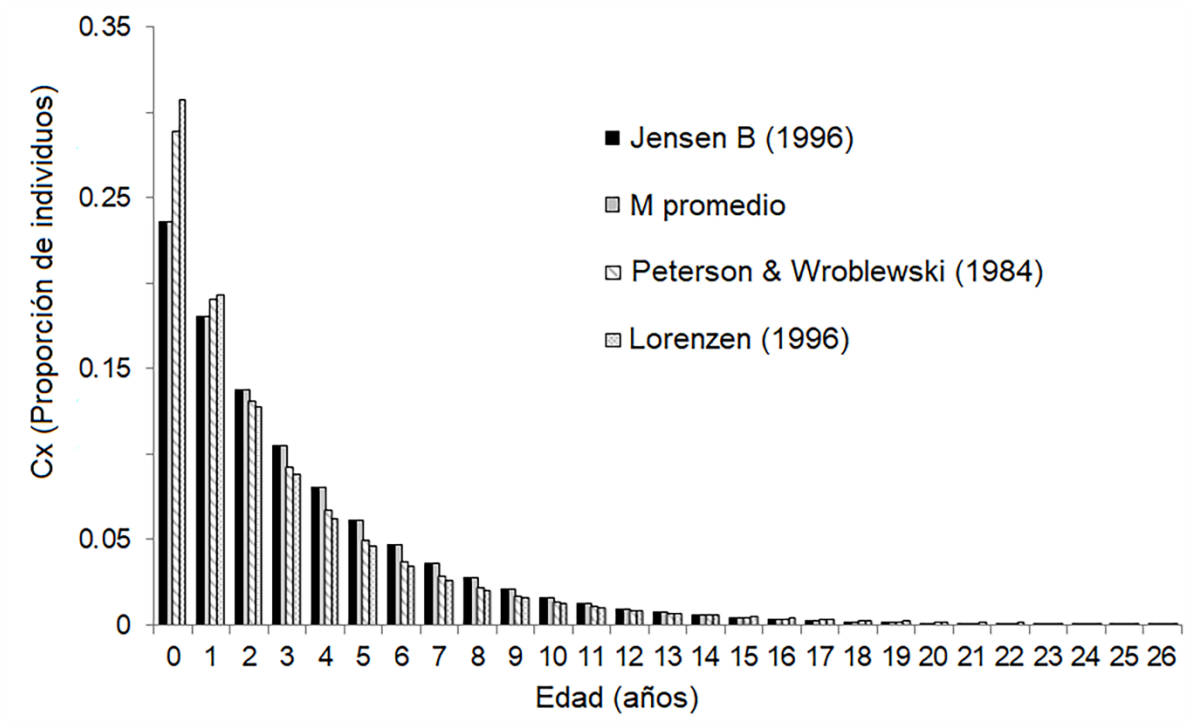

Figura 23. Distribución estable por edad (C_x) para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios: 4 (mortalidad natural (*M*) de Jensen B), 7 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 8 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 9 (*M* de Lorenzen, 1996).

Escenarios con diferente *M* y variación de la edad máxima (40 años)

En el escenario 17 con el método de Hoenig (1983) para peces se estimaron los parámetros más optimistas (Tabla 9, Fig. 24) con una *r* de 0.166, lo que se correspondió con un incremento anual del 18 % (λ = 1.180) y un t_{x2} de 4.2 años, mientras que con el método de Lorenzen (1996) en el escenario 25 la λ (1.011) disminuyó en 16.4 % y el t_{x2} se incrementó en 59.5 años con respecto al escenario 17. En el escenario 23 con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad el incremento anual fue del 15.2 % (λ = 1.152) y el t_{x2} de 4.8 años (Tabla 9).

Los parámetros demográficos estimados con la edad máxima de 40 años fueron más favorables que los obtenidos con la edad máxima de 26 años, con aumento en R_0, *r*,

λ y una disminución del t_{x2} en todos los escenarios (Tablas 8 y 9, Fig. 24). No obstante, el *G* aumentó en todos los escenarios (Tablas 8 y 9, Fig. 24). En particular, en el escenario 17 con el método de Hoenig (1983) para peces la λ se incrementó en 6.6 % (λ = 1.180) y t_{x2} disminuyó en 2.2 años en relación con el escenario 1 (edad máxima: 26 años). En el escenario 23 con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad se obtuvo un incremento anual de un 5 % (λ = 1.152) y una disminución del t_{x2} de 2.2 años con respecto al escenario 7 (Tablas 8 y 9, Fig. 25). El escenario 22 (método de Then *et al*., 2015) fue el que más variación presentó en los parámetros, con un aumento de un 8.7 % (λ = 1.108) en el crecimiento anual y una disminución del t_{x2} en 26.8 años en relación con el escenario 6 (Tablas 8 y 9, Fig. 24). Los métodos de Jensen A y B (1996), Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996), que no dependen de la edad máxima, presentaron valores similares de la mayoría de los parámetros demográficos a edades máximas de 26 y 40 años (Tablas 8 y 9, Fig. 24).

Tabla 9. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México a una edad máxima de 40 años.

Escenarios	*M*	Emax	Emad	Fec.	*Ro*	*G*	*r*	λ	t_{x2}
17	0.104	40	12	6	16.665	19.642	0.166	1.180	4.181
18	0.113	40	12	6	13.988	19.232	0.157	1.170	4.422
19	0.138	40	12	6	8.803	18.236	0.132	1.141	5.250
20	0.132	40	12	6	9.777	18.450	0.138	1.148	5.032
21	0.115	40	12	6	13.367	19.129	0.154	1.167	4.490
22	0.167	40	12	6	5.220	17.273	0.103	1.108	6.759
23	0.128	40	12	6	10.490	18.598	0.142	1.152	4.897
24	0.376–0.117	40	12	6	2.044	18.175	0.041	1.042	16.940
25	0.459–0.120	40	12	6	1.213	17.916	0.011	1.011	63.680

Emax, edad máxima, Emad, edad de madurez, Fec., fecundidad, *G*, tiempo generacional, *M*, mortalidad natural, *r*, tasa intrínseca de crecimiento poblacional, *Ro*, tasa reproductiva neta, t_{x2}, tiempo de duplicación poblacional, λ, tasa finita de crecimiento poblacional. Escenarios: 17 (*M* de Hoenig, 1983 para peces), 18 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 19 (*M* de Jensen A), 20 (*M* de Jensen B), 21 (*M* de Campana *et al*., 2001), 22 (*M* de Then *et al*., 2015), 23 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 24 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 25 (*M* de Lorenzen, 1996).

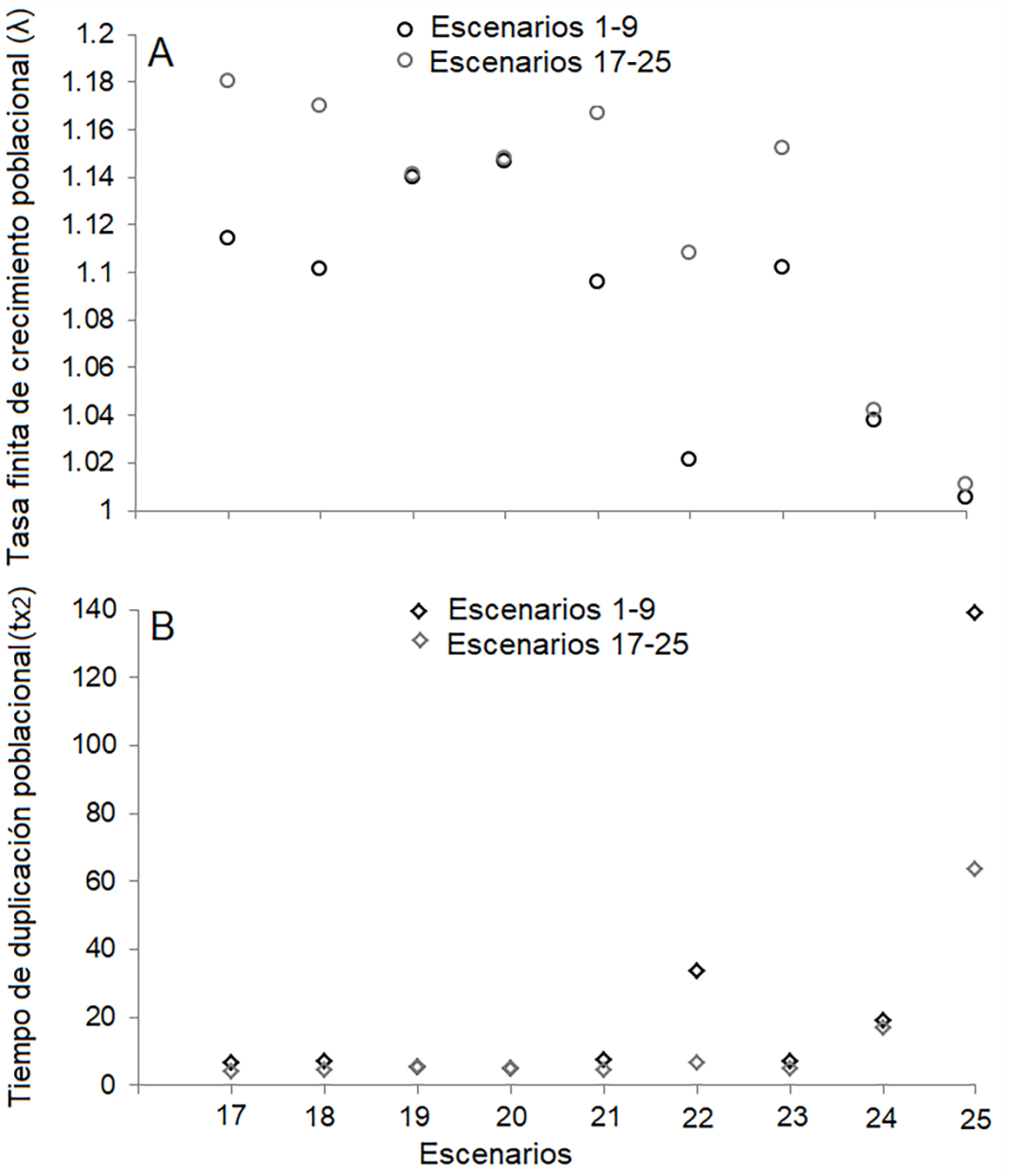

Figura 24. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios con edad máxima de 40 años. 17 (mortalidad natural (*M*) de Hoenig, 1983 para peces), 18 (*M* de Hoenig, 1983 combinada), 19 (*M* de Jensen A), 20 (*M* de Jensen B), 21 (*M* de Campana *et al*., 2001), 22 (*M* de Then *et al*., 2015), 23 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad), 24 (*M* de Peterson & Wroblewski, 1984) y 25 (*M* de Lorenzen, 1996).

Escenarios variando la edad de madurez

Con el método de Jensen B y a la edad de madurez de 10 años (escenario 26), la *λ* (1.196) se incrementó en 5 % y el t_{x2} disminuyó en 1.2 años, mientras que a la edad

de madurez de 13 años (escenario 27), la λ (1.127) disminuyó en 1.9 % y el t_{x2} no varió en relación con el escenario 4 (edad de madurez de 12 años) (Tabla 10, Fig. 25).

Con la *M* promedio y a la edad de madurez de 10 años (escenario 28), la λ (1.150) se incrementó en 4.8 % y el t_{x2} disminuyó en 2.2 años, mientras que a la edad de madurez de 13 años (escenario 29), la λ (1.083) disminuyó en 1.9 % y el t_{x2} disminuyó en 1.5 años en relación con el escenario 7 (edad de madurez de 12 años) (Tabla 10, Fig. 25).

Tabla 10. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México variando la edad de madurez.

Escenarios	*M*	Emax	Emad	Fec.	*Ro*	*G*	*r*	λ	t_{x2}
4	**0.132**	**26**	**12**	**6**	**8.611**	**16.687**	**0.137**	**1.146**	**5.075**
26	0.132	26	10	6	11.626	15.075	0.179	1.196	3.874
27	0.132	26	13	6	7.377	17.472	0.119	1.127	5.803
7	**0.171**	**26**	**12**	**6**	**4.520**	**16.111**	**0.097**	**1.102**	**7.126**
28	0.171	26	10	6	6.518	14.378	0.140	1.150	4.965
29	0.171	26	13	6	3.750	16.955	0.080	1.083	8.650

Emax, edad máxima, Emad, edad de madurez, Fec., fecundidad, *G*, tiempo generacional, *M*, mortalidad natural, *r*, tasa intrínseca de crecimiento poblacional, *Ro*, tasa reproductiva neta, t_{x2}, tiempo de duplicación poblacional, λ, tasa finita de crecimiento poblacional. Escenarios: 4, 26 y 27 (*M* de Jensen B), 7, 28 y 29 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad). Los escenarios 4 y 7 resaltados en negritas indican que son los escenarios estimados previamente con la Emad de 12 años.

Escenarios con mortalidad total (Z)

La mortalidad total (*Z*) estimada fue de 0.277 y 0.213 con los métodos de Beverton & Holt (1956) para talla y edad, respectivamente.

Se realizaron varios escenarios (30–35) con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad a diferentes edades de primera captura (Tabla 11).

En los escenarios del 30–32 (Tabla 11) se utilizó la *Z* de Beverton & Holt (1956) para talla (0.277), lo que se corresponde con una mortalidad pesca (F) de 0.106. A la edad de primera captura (Epc) de un año (edad de captura en la zona de estudio) la población deja de crecer (r = -0.008, λ = 0.992), mientras que con Epc de 10 y 13

años la población crecería anualmente 5.8 % (λ = 1.058) con un t_{x2} de 12.3 años y 8.2 % (λ = 1.082) con un t_{x2} de 8.8 años, respectivamente (Tabla 11, Fig. 26).

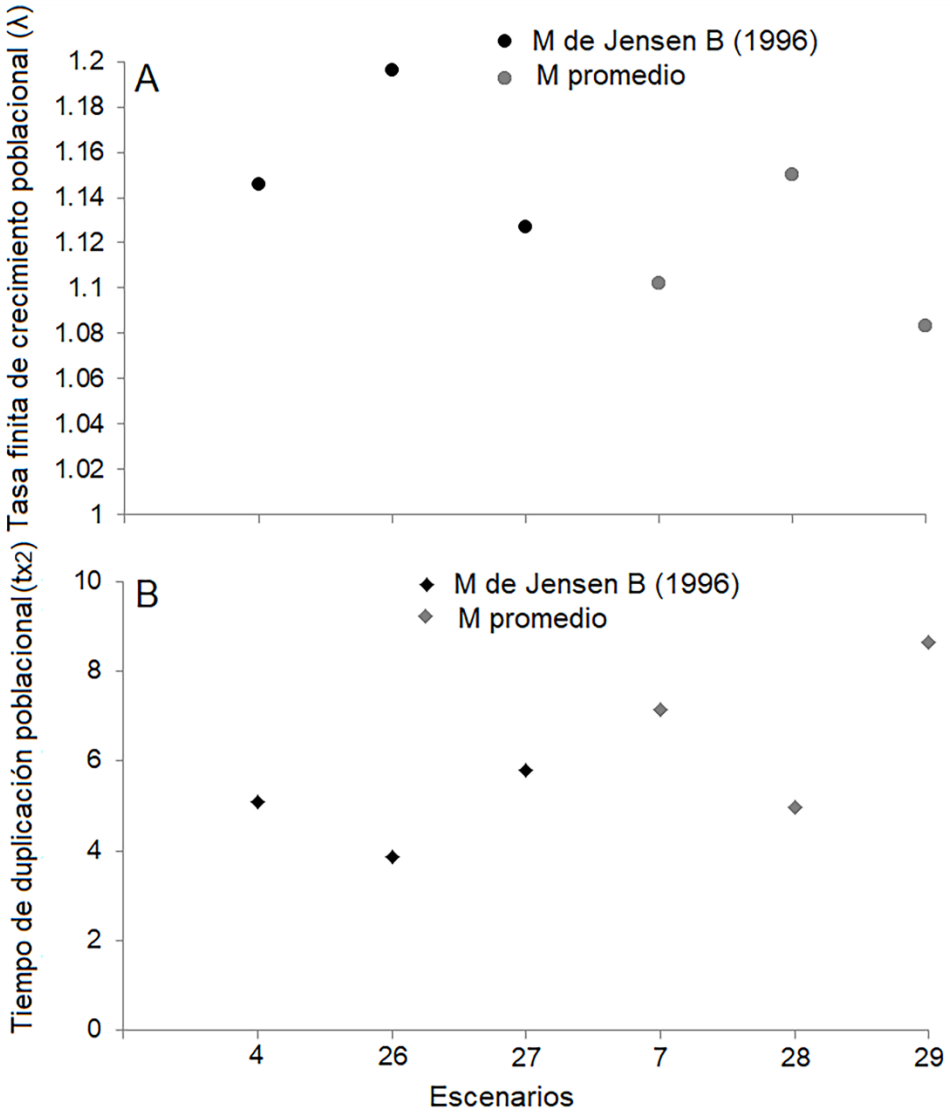

Figura 25. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios con variación de la edad de madurez. 4, 26, 27 (mortalidad natural (*M*) de Jensen B y edad de madurez de 12, 10 y 13 años, respectivamente), 7, 28 y 29 (*M* promedio de los métodos independientes de la edad y edad de madurez de 12, 10 y 13 años, respectivamente).

En los escenarios del 33-35 (Tabla 11) se utilizó la Z de Beverton & Holt (1956) para edad (0.213), lo que se corresponde con una F de 0.042. A una Epc de un año la población tiene un crecimiento anual de 5.7 % (λ = 1.057) con un t_{x2} de 12.5 años. Con respecto al escenario 7 (solo la *M*), la λ disminuyó en 4.5 % y el t_{x2} se

incrementó en 5.3 años (Tabla 11). Con Epc de 10 y 13 años la población crecería anualmente 8.4 % (λ = 1.084) con un t_{x2} de 8.6 años y 9.3 % (λ = 1.093) con un t_{x2} de 7.8 años, respectivamente (Tabla 11, Fig. 26).

Tabla 11. Parámetros demográficos estimados para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con variación de la mortalidad total (*Z*) y la edad de primera captura (Epc).

Escenarios	*M*	*Z*	Emax	Epc	Emad	Fec.	*Ro*	*G*	*r*	*λ*	t_{x2}
7	**0.171**	-	**26**	-	**12**	**6**	**4.520**	**16.111**	**0.097**	**1.102**	**7.126**
30	0.171	0.277	26	1	12	6	0.883	14.897	-0.008	0.992	-83.022
31	0.171	0.277	26	10	12	6	2.284	14.897	0.056	1.058	12.299
32	0.171	0.277	26	13	12	6	3.135	14.897	0.078	1.082	8.837
33	0.171	0.213	26	1	12	6	2.336	15.575	0.056	1.057	12.468
34	0.171	0.213	26	10	12	6	3.400	15.575	0.081	1.084	8.575
35	0.171	0.213	26	13	12	6	3.852	15.575	0.089	1.093	7.759

Emax, edad máxima, Emad, edad de madurez, Fec., fecundidad, *G*, tiempo generacional, *M*, mortalidad natural, *r*, tasa intrínseca de crecimiento poblacional, *Ro*, tasa reproductiva neta, t_{x2}, tiempo de duplicación poblacional, λ, tasa finita de crecimiento poblacional. Escenarios: 30-32 (*Z* de Beverton & Holt, 1956 para talla), 33-35 (*Z* de Beverton & Holt, 1956 para edad). El escenario 7 resaltado en negritas representa la estimación de los parámetros demográficos en ausencia de mortalidad por pesca (F) con el fin de realizar una comparación con los otros escenarios.

Potencial de recuperación o de rebote

Los potenciales de recuperación r_{2M} y $r_{1.5M}$ estimados con la *M* del método de Jensen B fueron 0.030 y 0.017, respectivamente. Con la *M* promedio se estimaron un r_{2M} de 0.033 y un $r_{1.5M}$ de 0.019.

Análisis de elasticidad

La elasticidad estimada con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad y con los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996) indicó que la supervivencia de los juveniles tiene mayor contribución a la tasa finita de crecimiento poblacional que los neonatos y adultos (Tabla 12, Fig. 27).

Tabla 12. Elasticidad por estadio de madurez estimada para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Fueron utilizadas para estimar la mortalidad natural (*M*) la *M* promedio y los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996).

Estadio	*M* promedio	Peterson & Wroblewski (1984)	Lorenzen (1996)
Neonatos	0.067	0.063	0.062
Juveniles	0.735	0.691	0.678
Adultos	0.199	0.246	0.260

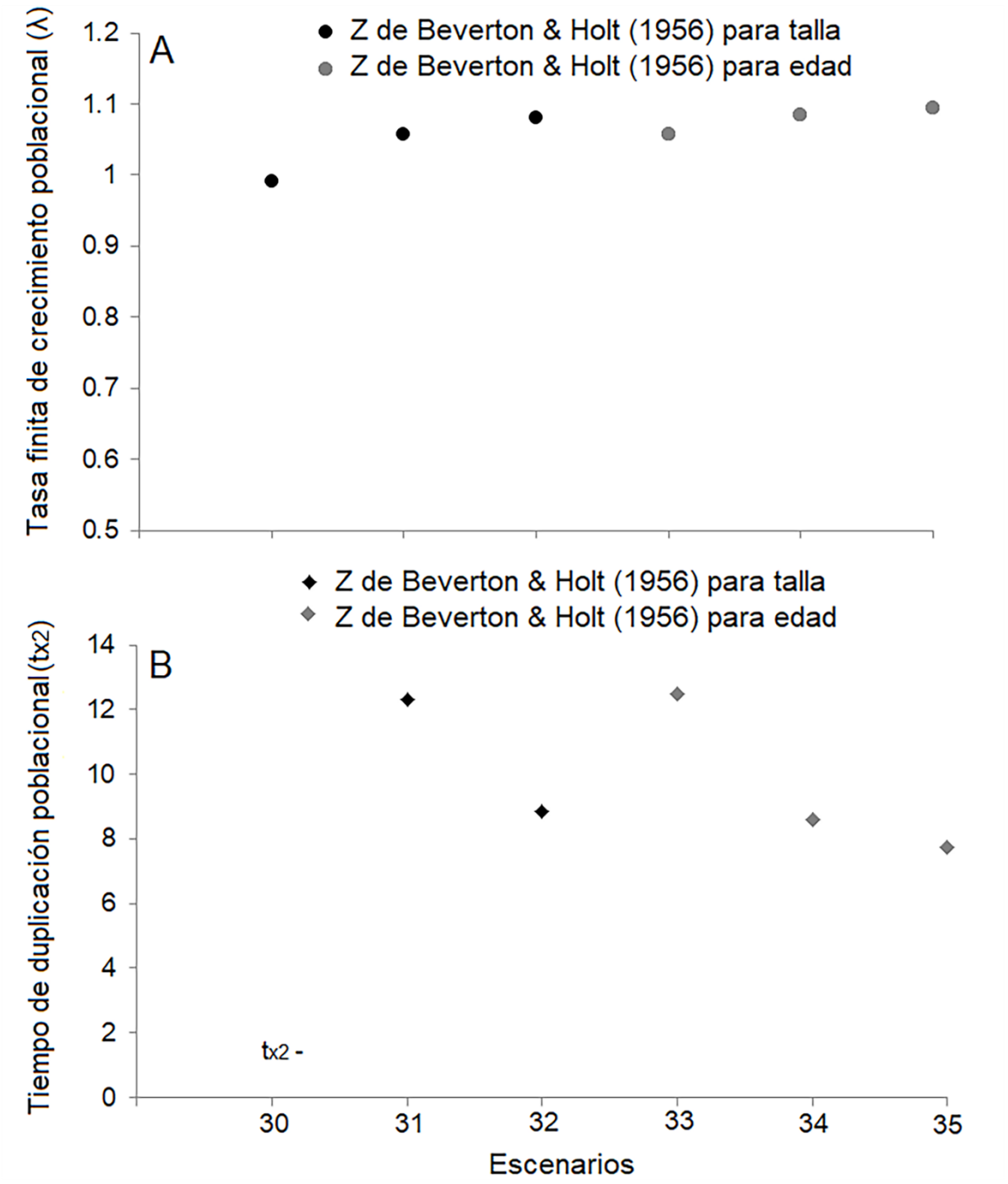

Figura 26. Tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*; A) y tiempo de duplicación poblacional (t_{x2}; B) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Escenarios con variación de la mortalidad total (*Z*) y la edad de primera captura (Epc). 30, 31 y 32 (*Z* de Beverton & Holt, 1956 para talla y Epc de 1, 10 y 13 años, respectivamente), 33, 34 y 35 (*Z* de Beverton & Holt, 1956 para edad y Epc de 1, 10 y 13 años, respectivamente).

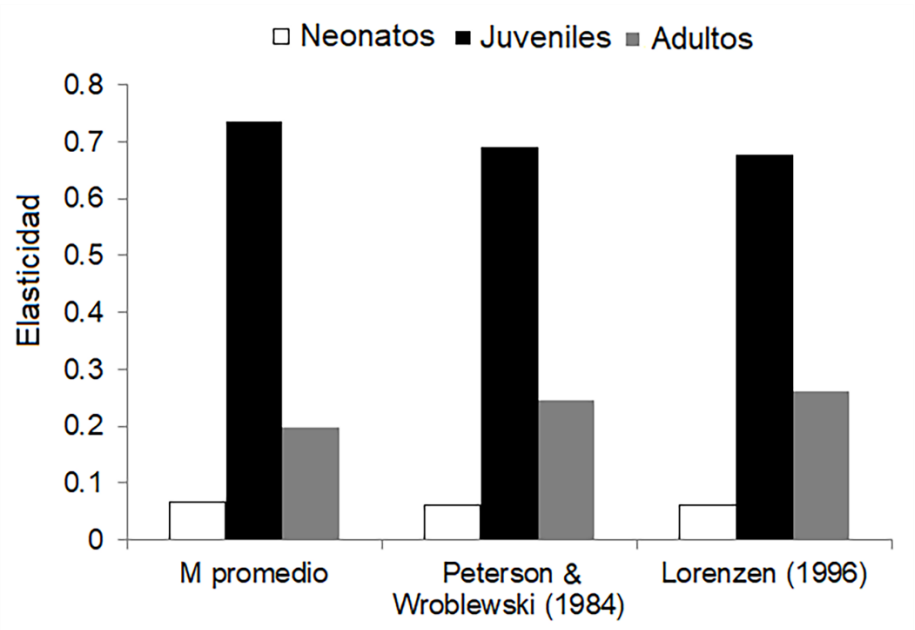

Figura 27. Elasticidad por estadio de madurez estimada para *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México. Fueron utilizadas para estimar la mortalidad natural (*M*) la *M* promedio y los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996).

Escenarios con mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (Epc)

Con la *M* estimada mediante el método de Jensen B (escenario más optimista) y valores de F de 0.05 y 0.10, la especie podría ser capturada a cualquier edad de primera captura (Epc), para F = 0.15 la Epc sería de tres años y para F = 0.20 sería de seis años (Tabla 13, Fig. 28). Con respecto a la Epc de un año observada para el área de estudio, la λ disminuyó en 5.6 % y 10.9 % a valores de F de 0.05 y 0.10, respectivamente con respecto al escenario 4 sin incluir la F (λ = 1.146) (Tabla 8), mientras que a F de 0.15 y 0.20 la población decrece (Tabla 13, Fig. 28).

Con la *M* promedio de los métodos independientes de la edad y a una F = 0.05, la Epc podría ser de un año, para F = 0.10 sería de dos años, para F = 0.15 sería de siete años y para F = 0.20 sería de nueve años (Tabla 14, Fig. 29). A la Epc de un año la λ disminuyó en 5.4 % a una F de 0.05 con respecto al escenario 7 sin incluir la F (λ = 1.102) (Tabla 8), mientras que a valores de F entre 0.10 y 0.20 la población decrece (Tabla 14, Fig. 29).

Con la *M* del método de Peterson & Wroblewski (1984) y una F = 0.05, la Epc sería de seis años, para F = 0.10 sería de 11 años, para F = 0.15 sería de 13 años y para

F = 0.20 sería de 14 años (Tabla 15, Fig. 30). A la Epc de un año la población decrece a cualquier valor de F (Tabla 15, Fig. 30).

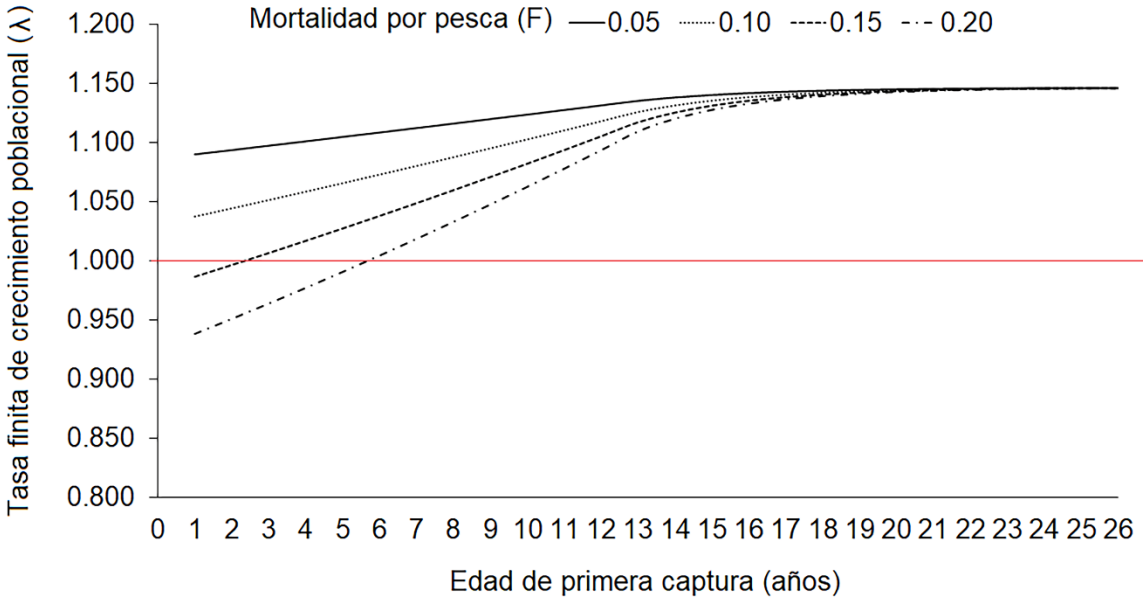

Figura 28. Variación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) del método de Jensen B (1996) a diferentes valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura. Los valores por debajo de la línea roja indican el decrecimiento de la *λ*.

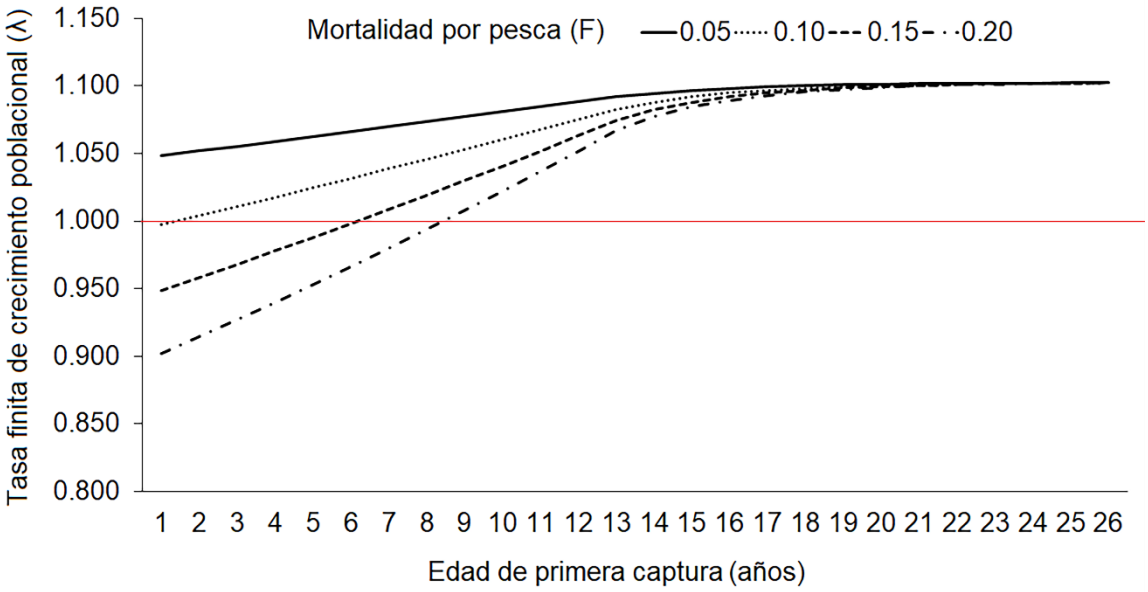

Figura 29. Variación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) promedio a diferentes valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura. Los valores por debajo de la línea roja indican el decrecimiento de la *λ*.

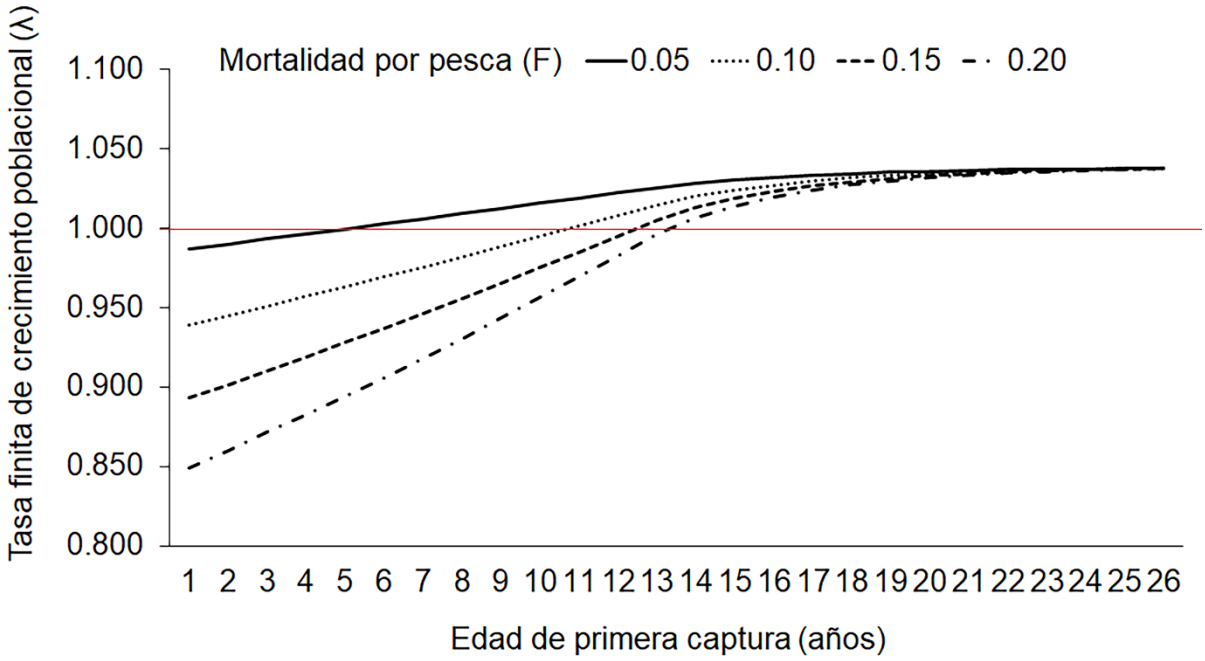

Figura 30. Variación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) del método de Peterson & Wroblewski (1984) a diferentes valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura. Los valores por debajo de la línea roja indican el decrecimiento de la *λ*.

Tabla 13. Estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) de Jensen B (1996) y con variación en la mortalidad por pesca (F) y la edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados indican el decrecimiento de la *λ*.

	F			
Epc	**0.05**	**0.10**	**0.15**	**0.20**
1	1.090442	1.037260	0.986673	0.938552
2	1.094093	1.044225	0.996637	0.951224
3	1.097763	1.051265	1.006765	0.964175
4	1.101454	1.058383	1.017059	0.977408
5	1.105165	1.065578	1.027521	0.990926
6	1.108896	1.108896	1.038151	1.004733
7	1.112648	1.080203	1.048951	1.018831
8	1.116419	1.087633	1.059923	1.033224
9	1.120212	1.095143	1.071068	1.047916
10	1.124024	1.102732	1.082387	1.062908
11	1.127858	1.110401	1.093882	1.078206
12	1.131712	1.118151	1.105554	1.093811
13	1.135586	1.125983	1.117405	1.109727
14	1.138446	1.131590	1.125635	1.120446
15	1.140564	1.135644	1.131451	1.127862
16	1.142135	1.138599	1.135620	1.133097
17	1.143304	1.140765	1.138639	1.136849
18	1.144172	1.142360	1.140844	1.139568
19	1.144817	1.143536	1.142462	1.141555
20	1.145293	1.144404	1.143652	1.143013
21	1.145643	1.145041	1.144526	1.144084
22	1.145897	1.145504	1.145164	1.144867
23	1.146077	1.145836	1.145623	1.145434
24	1.146201	1.146067	1.145945	1.145835
25	1.146282	1.146219	1.146160	1.146106
26	1.146329	1.146309	1.146290	1.146272

Tabla 14. Estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) promedio y con variación en la mortalidad por pesca (F) y la edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados indican el decrecimiento de la *λ*.

	F			
Epc	**0.05**	**0.10**	**0.15**	**0.20**
1	1.048	0.997	0.949	0.902
2	1.052	1.004	0.958	0.915
3	1.055	1.011	0.968	0.927
4	1.059	1.018	0.978	0.940
5	1.063	1.024	0.988	0.953
6	1.066	1.031	0.998	0.966
7	1.070	1.039	1.009	0.980
8	1.073	1.046	1.019	0.993
9	1.077	1.053	1.030	1.008
10	1.081	1.060	1.041	1.022
11	1.084	1.068	1.052	1.037
12	1.088	1.075	1.063	1.052
13	1.092	1.083	1.074	1.067
14	1.095	1.088	1.082	1.077
15	1.097	1.092	1.088	1.084
16	1.098	1.095	1.092	1.089
17	1.099	1.097	1.095	1.093
18	1.100	1.098	1.097	1.096
19	1.101	1.099	1.098	1.098
20	1.101	1.100	1.100	1.099
21	1.101	1.101	1.100	1.100
22	1.102	1.101	1.101	1.101
23	1.102	1.102	1.101	1.101
24	1.102	1.102	1.102	1.102
25	1.102	1.102	1.102	1.102
26	1.102	1.102	1.102	1.102

Tabla 15. Estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional (*λ*) de *Myliobatis californica* en el noroeste de Baja California Sur, México con la mortalidad natural (*M*) del método de Peterson & Wroblewski (1984) y con variación en la mortalidad por pesca (F) y la edad de primera captura (Epc). Los valores sombreados indican el decrecimiento de la *λ*.

	F			
Epc	**0.05**	**0.10**	**0.15**	**0.20**
1	0.987	0.939	0.893	0.849
2	0.990	0.945	0.901	0.860
3	0.993	0.951	0.910	0.871
4	0.996	0.957	0.919	0.882
5	0.999	0.963	0.928	0.894
6	1.003	0.969	0.937	0.906
7	1.006	0.975	0.946	0.918
8	1.009	0.982	0.956	0.930
9	1.012	0.988	0.965	0.943
10	1.015	0.995	0.975	0.956
11	1.019	1.001	0.985	0.969
12	1.022	1.008	0.995	0.983
13	1.025	1.015	1.005	0.996
14	1.028	1.020	1.013	1.006
15	1.030	1.024	1.018	1.014
16	1.032	1.027	1.023	1.019
17	1.033	1.029	1.026	1.024
18	1.034	1.031	1.029	1.027
19	1.035	1.033	1.031	1.030
20	1.036	1.034	1.033	1.032
21	1.036	1.035	1.034	1.033
22	1.037	1.036	1.035	1.035
23	1.037	1.036	1.036	1.036
24	1.037	1.037	1.037	1.036
25	1.037	1.037	1.037	1.037
26	1.037	1.037	1.037	1.037

DISCUSIÓN

Estructura de tallas y proporción sexual de las capturas

El intervalo de tallas observado de los individuos capturados de *M. californica* en este estudio fue similar al reportado por Villavicencio (1996) en Bahía Almejas, BCS, mientras que fue diferente a los observados por Martin & Cailliet (1988a) en California y Aguirre (2009) en el Golfo de California (Tabla 16). Sin embargo, en todos estos estudios las tallas máximas (Tabla 16) fueron menores que las tallas máximas registradas para los machos (128 cm de AD; Carlisle *et al*., 2007) y hembras (180 cm de AD; Eschmeyer *et al.,* 1983; Michael, 2005) de la especie; aunque, ha sido reportado que los individuos mayores a 150 cm de AD no son comunes (Ebert, 2003; Last *et al*., 2016).

Las diferencias en talla entre regiones pueden deberse a la variedad y selectividad de las artes de pesca (Thorson & Simpfendorfer, 2009; Tagliafico *et al.,* 2012; Estalles *et al.,* 2017; Martins *et al*., 2018) y a variaciones latitudinales (Carlson & Parsons, 1997; Yamaguchi *et al.,* 1998; Winton *et al.,* 2014). En concordancia, el presente estudio presenta diferencias con el de Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009) en relación con la región de muestreo, profundidad, tamaño de muestra, estructura de tallas, meses de muestreo y artes de pesca usadas (Tabla 16). Otras fuentes de variación pueden ser la variabilidad natural en las tasas de crecimiento (Tanaka, 1990; Snelson *et al.,* 2008) y la existencia de segregación por talla previamente reportada para *M. californica* (Odenweller, 1975; Hopkins & Cech, 2003; Ebert, 2003), por lo que los individuos de mayor talla podrían habitar en otras zonas o a diferente profundidad en el noroeste de BCS. A pesar de las diferencias, en todos estos estudios las hembras alcanzaron mayores tallas máximas que los machos (Tabla 16), lo que indica un dimorfismo sexual en la talla máxima de esta especie (Ebert *et al*., 2008a, b).

La proporción sexual indicó que las hembras de *M. californica* fueron más abundantes que los machos en las capturas, lo que sugiere una posible segregación por sexos en el noroeste de BCS. Esto coincide con lo observado en los estudios de Herald (1953), Martin & Cailliet (1988a, b), Gray *et al.* (1997), Hopkins & Cech

(2003), Ebert (2003) y Carlisle *et al*. (2007) en California y de Ebert (2003) en Baja California. Por el contrario, Villavicencio (1996) en Bahía Almejas, BCS, Smith *et al.* (2009) en el Golfo de California y Ramírez-Amaro *et al*. (2013) en la costa occidental de BCS observaron que los machos fueron más abundantes que las hembras en las capturas, mientras que Aguirre (2009) en el norte del Golfo de California reportó que la abundancia de las hembras fue similar a la de los machos.

Tabla 16. Comparación entre estudios realizados para *Myliobatis californica* en diferentes regiones.

Factor	Martin & Cailliet (1988a)	Villavicencio (1996)	Aguirre (2009)	Este estudio
Región	California, U.S.A	Bahía Almejas, BCS, México	Norte del Golfo de California, México	Baja California Sur, México
Zona de muestreo	Estuario	Plataforma continental	Golfo	Plataforma continental
Profundidad (m)	4–5	-	-	70–90
Meses de muestreo	Enero-diciembre	Enero-diciembre	Febrero-abril, julio-octubre	Marzo, abril, agosto, septiembre, noviembre
Artes de pesca	Cordel y anzuelo, rastras Otter y redes de enmalle (luz de malla: 6 y 9 pulgadas)	Redes de enmalle (luz de malla: 4–12 pulgadas)	Redes de arrastre (luz de malla: 3.5 pulgadas) y de enmalle (luz de malla: 3.5–8 pulgadas)	Redes de enmalle (luz de malla: 4–8 pulgadas)
Tamaño de muestra	191	143	100	291
Machos	61	85	53	105
Hembras	130	58	47	186
Estructura de tallas (cm AD)	22.0–151	30.0–128.0	38–120	31.0–130
Machos	27.5–91.5	37.0–86.0	38–76	32.2–92
Hembras	22.0–151	30.0–128.0	42–120	31.0–130

La segregación por sexos en elasmobranquios se ha relacionado con la temporada de muestreo, preferencias de hábitats, requerimientos nutricionales, profundidad, temperatura, conducta social, madurez sexual y riesgo de depredación (Klimley, 1987, Magurran & Macías-García, 2000, Ebert, 2002; Sims, 2005, Wearmouth & Sims, 2008; Mucientes *et al.,* 2009). Algunos estudios han indicado que la segregación sexual en *M. californica* puede estar relacionada con la temporada o estación de muestreo, preferencias de hábitats, talla de madurez sexual, diferencias en la dieta, profundidad y riesgo de depredación (Gray *et al*., 1997; Hopkins & Cech,

2003; Carlisle *et al*., 2007). Sin embargo, la selectividad de las artes de pesca a determinadas tallas y las diferencias entre los métodos de colecta de las muestras u obtención de la información pueden causar sesgos en la proporción sexual de una especie (Sims, 2005; Tagliafico *et al.,* 2016), lo que podría sugerir una falsa segregación sexual. Esto también ha sido reportado para *M. californica* en California (Hopkins & Cech, 2003). En el presente estudio no se realizaron muestreos durante el periodo de veda de mayo a julio de cada año ni durante los meses de enero, febrero, octubre y diciembre, lo cual podría haber sesgado la proporción sexual de esta especie.

Relación ancho de disco-peso

En el presente estudio los pesos (P) de los machos y hembras de *M. californica* fueron diferentes a los reportados por Martin (1982) en California y Ehemann *et al*. (2017) en el Golfo de California (Tabla 17). Sin embargo, en el presente estudio y en el de Martin (1982) las hembras presentaron mayor peso máximo que los machos, mientras que en el de Ehemann *et al*. (2017) los machos tuvieron mayor peso que las hembras (Tabla 17).

La relación AD-P estimada para *M. californica* en el presente estudio no presentó diferencias significativas entre sexos, por lo que se estimó una relación AD-P para sexos combinados. Sin embargo, Martin (1982) en California y Ehemann *et al*. (2017) en el Golfo de California encontraron diferencias significativas en la relación AD-P entre sexos. Para otra especie del mismo género, como *M. goodei* en Argentina, tampoco se han encontrado diferencias significativas en la relación AD-P entre sexos (Molina & Cazorla, 2015).

El tipo de crecimiento en la relación AD-P para *M. californica* en el presente estudio fue isométrico (b = 3), lo cual coincide con lo reportado por Ehemann *et al*. (2017) en el Golfo de California. También Molina & Cazorla (2015) reportaron un crecimiento isométrico para *M. goodei* en Argentina.

Tabla 17. Comparación entre estudios de relación ancho de disco-peso (AD-P) realizados en *Myliobatis californica.*

Factor	Martin (1982)	Ehemann *et al.* (2017)	Este estudio
Región	California, U.S.A	Golfo de California, México	Baja California Sur, México
Zona de muestreo	Estuario	Bahía de La Paz	Plataforma continental
Profundidad (m)	4–5	-	70–90
Periodo de muestreo	Noviembre 1979–septiembre 1980	Octubre 2013–agosto 2016	Agosto 2011–2017
Meses de muestreo	Enero–diciembre	Enero–diciembre	Marzo, abril, agosto, septiembre, noviembre
Artes de pesca	Cordel y anzuelo, rastras Otter y redes de enmalle (luz de malla: 6 y 9 pulgadas)	Redes de enmalle	Redes de enmalle (luz de malla: 4–8 pulgadas)
Tamaño de muestra	190	65	219
Machos	60	28	77
Hembras	130	37	142
Estructura de tallas (cm AD)	27.4–166.4	30.2–60.5	32.2–130
Machos	27.5–91.5	30.2–60.5	32.2–92
Hembras	27.4–166.4	33.0–43.0	34.6–130
Estructura de pesos (kg)	0.29*–94.8	0.38–3.10	0.45–33
Machos	0.29*–12.5	0.38–3.10	0.62–12
Hembras	0.30*–94.8	0.46–1.13	0.45–33
Relación AD-P			
Sexos combinados			
a	-8.344**	0.013	0.00001
b	3.201**	3.00 (isométrico)	3.076 (isométrico)
Presencia de hembras maduras con embriones	Si	No	No
Temperatura superficial del mar (ºC)	5–22	19–30***	15.7–23

*****Calculado a partir de la relación AD-P obtenida por Martin (1982).

**Relación AD-P linealizada.

***Tomado de Martínez-Flores *et al.* (2006) y Verdugo-Díaz *et al.* (2014).

Las relaciones talla-peso pueden variar en las especies en relación con la población, la estación o temporada, el año y la región o localidad de muestreo (Froese, 2006, Froese *et al.,* 2013). Entre los factores que influyen en las diferencias se encuentran: tamaño de muestra, estructura de tallas y peso, selectividad de las artes de pesca a determinadas tallas o pesos, disponibilidad de alimento, estado de salud, TSM,

salinidad, desarrollo de las gónadas, estadio de madurez sexual y temporada de desove (Moutopoulos & Stergiou, 2002; Froese, 2006; Yigin & Ismen, 2009; Rastgoo *et al.*, 2016; Turker *et al*., 2018). El presente estudio presenta diferencias con el de Martin (1982) y Ehemann *et al.* (2017) en relación con varios de estos factores (Tabla 17).

Reproducción

En el presente estudio se consideraron como maduros a todos los machos de *M. californica* mayores a 69 cm de AD, mientras que Villavicencio (1996) en Bahía Almejas, BCS, Martin & Cailliet (1988a) en el estuario de Elkhorn Slough y Gray *et al*. (1997) en la Bahía de Humboldt en California reportaron como maduros a los individuos mayores a 60 cm de AD, 62.2 cm de AD y 67 cm de AD, respectivamente. Las hembras de *M. californica* mayores a 104 cm de AD se consideraron todas maduras, lo cual fue ligeramente superior a lo estimado por Martin & Cailliet (1988a) (> 100 cm de AD) y Villavicencio (1996) (> 95 cm de AD).

En el presente estudio la longitud y ancho del útero de las hembras de *M. californica* se incrementaron con el AD de manera gradual, mientras que Martin & Cailliet (1988a) en California obtuvieron que el ancho del útero se incrementó linealmente con el ancho de disco. Esto se debió principalmente a la presencia de hembras de mayor talla máxima (151 cm de AD) y de hembras preñadas en el estudio de Martin & Cailliet (1988a). Al igual que en el presente estudio, Martin & Cailliet (1988a) reportaron un mayor incremento de la longitud del clasper con el AD de los machos a partir de los 55 cm de AD, lo cual coincide con el inicio de la madurez sexual.

La proporción sexual por estadio de madurez en el presente estudio indicó que las hembras de *M. californica* fueron más abundantes en el estadio de inmaduros, mientras que los machos lo fueron en el estadio de maduros. Carlisle *et al*. (2007) también reportó que las hembras de *M. californica* fueron más abundantes que los machos en el estadio de inmaduro en el estuario de Elkhorn Slough en California, mientras que Gray *et al.* (1997) observó que las hembras fueron más abundantes en el estadio de maduros en la Bahía de Humboldt, California.

Una posible explicación, es que esta condición puede deberse a diferencias en la talla de madurez entre sexos, ya que las hembras maduran a tallas mayores que los machos, lo que causa que predomine un determinado sexo en cada estadio de madurez. También puede estar relacionada con la temporada o estación de muestreo, preferencias de hábitats, requerimientos nutricionales, riesgo de depredación y la profundidad.

En varias bahías y zonas estuarinas de la costa de California, EUA. y Baja California, México, las hembras adultas son más abundantes que los machos adultos durante la primavera y principios del verano, mientras que durante el verano los machos adultos ingresan a estas áreas para aparearse (Ebert, 2003). Las hembras y machos adultos permanecen en estas áreas hasta principios del otoño, momento en el que se desplazan hacia aguas costeras más abiertas (Ebert, 2003).

Carlisle *et al*. (2007) observaron que las hembras inmaduras de *M. californica* fueron más abundantes que los machos inmaduros en el estuario de Elkhorn Slough en California. Estos autores sugirieron que las hembras inmaduras de *M. californica* prefieren hábitats costeros libres de depredadores y con gran disponibilidad de alimento, en comparación con los machos que maduran a tallas menores que las hembras y pueden desplazarse hacia otras áreas. Hopkins & Cech (2003) reportaron que las hembras de tallas mayores de *M. californica* habitan en áreas más profundas de la Bahía de Tomales, California. Gray *et al.* (1997) reportaron que las hembras maduras de *M. californica* fueron más abundantes que los machos maduros en la Bahía de Humboldt en California, lo cual estaba relacionado con el uso de diferentes hábitats y/o diferentes requerimientos nutricionales. En otras especies del mismo género como *M. goodei, M. ridens* y *M. aquila,* las hembras preñadas se encuentran en zonas más cercanas a la costa (Capapé *et al.,* 2007; Araújo *et al.,* 2016), lo cual también podría ocurrir con *M. californica*, ya que no fueron capturadas hembras preñadas en el área de estudio.

Principalmente se han utilizado cuatro modelos logísticos para estimar la $\widehat{AD}_{50}$ en batoideos. 1) El modelo de Lysack usado en *Gymnura altavela* (Silva & Vianna, 2018), *Aetobatus narinari* (Tagliafico *et al*., 2012, 2016), *Sympterygia bonapartii*

(Estalles *et al*., 2017) y *Urotrygon microphthalmum* (Santander-Neto *et al*., 2016); 2) El modelo de Bakhayokho utilizado en *M. goodei* (Molina & Cazorla, 2015), *Dipturus oxyrinchus* (Bellodi *et al*., 2016; Alkusairy & Saad, 2017), *Pseudobatos horkelii* (Martins *et al*., 2018), *Hypanus guttatus* (Da Silva *et al*., 2018), *P. leucorhynchus* (Romero-Caicedo & Carrera-Fernández, 2015), *Dasyatis pastinaca* (Saadaou *et al*., 2015) y *U. venezuelae* (Acevedo *et al*., 2015); 3) El modelo de White utilizado en *Neotrygon kuhli* (Fahmi *et al.,* 2009), *Aptychotrema rostrata*, *Trygonoptera testacea* y *Urolophus kapalensis* (Kyne *et al.,* 2016); 4) El modelo de Brouwer & Griffiths usado en *Zapteryx exasperata* (Blanco-Parra *et al*., 2009) y *P. productus* (Márquez-Farías, 2007a). Por el contrario, el modelo de Gompertz a diferencia de los anteriores es un modelo asimétrico y no logístico (Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014; Oviedo-Pérez *et al*., 2014) y según la literatura consultada no se ha utilizado en batoideos; por eso su aplicación es relevante, más aún a partir de la inferencia multimodelo.

En el enfoque multimodelo, cada modelo en sí mismo es una hipótesis por probar, lo cual es una gran ventaja en comparación con la elección de un solo modelo. Esta última estrategia incurre en costos sustanciales en cuanto a las conclusiones alcanzadas, ya que la incertidumbre asociada a la selección del modelo se considera nula y probablemente se sobreestimará su precisión (Katsanevakis, 2006, 2014). El enfoque basado en análisis para hipótesis múltiples tiene como ventaja que no está restringido a evaluar un solo modelo ni a una medición arbitraría de un umbral de probabilidad. Además, confronta los datos observados con la hipótesis más razonable, lo que permite obtener la mayor cantidad de información posible a partir de los datos colectados (Morales-Bojórquez *et al.,* 2014). Cuando los datos respaldan la evidencia para más de un modelo (inferencia multimodelo), tal como sucedió en el presente estudio, el uso de un modelo promedio que predice la variable respuesta entre los diferentes modelos es más ventajoso, ya que se obtienen estimaciones de parámetros más robustas que no están condicionadas a un solo modelo (Katsanevakis, 2006, 2014; Katsanevakis & Maravelias, 2008).

En el presente estudio, los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer & Griffiths estimaron las mismas $\widehat{AD}_{50}$ para *M. californica*, las cuales fueron ligeramente

mayores que la estimada con el modelo de Gompertz. Un resultado similar se obtuvo para la $\widehat{AD}_{50}$ estimada para diferentes especies marinas como: el atún de ojo grande *Thunnus obesus* (Zhu *et al*., 2011), el ostión de roca *Striostrea prismatica* (Hernández-Covarrubias *et al*., 2014), el tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* (Oviedo-Pérez *et al*., 2014), y la sardina crinuda *Opisthonema libertate* (Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014). Esto se atribuye a la naturaleza del ajuste de los modelos. Los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer & Griffiths se ajustan a una función logística y asumen una distribución normal de los datos y la curva es simétrica, por lo que estiman el mismo valor de $\widehat{AD}_{50}$ (Roa *et al*., 1999; Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014; Oviedo-Pérez *et al*., 2014). Además, la estimación de los mismos $\widehat{AD}_{50}$, AIC_c y $\%w_i$ para *M. californica* por los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer & Griffiths sugirió que estos modelos eran redundantes (Burnham & Anderson, 2002). Por el contrario, el modelo de Gompertz se ajusta a una distribución asimétrica y se aproxima más rápidamente a la asíntota inferior que a la superior, por lo que el valor de $\widehat{AD}_{50}$ se alcanza antes que en los modelos anteriores (Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014; Oviedo-Pérez *et al*., 2014).

Los modelos candidatos para realizar la inferencia multimodelo deben seleccionarse cuidadosamente dado que la precisión de los parámetros podría ser sobreestimada (Katsanevakis, 2006), lo que puede llevar a establecer medidas de manejo que pueden ser perjudiciales para la especie o para los pescadores. En este sentido, cuando se utilizan modelos redundantes en la inferencia multimodelo, estos injustamente “se unen” contra el modelo no redundante (que es un tipo diferente de modelo), por lo que la fuerza absoluta de la evidencia medida por los pesos de Akaike para el modelo no redundante se diluye (Tabla 3) y, por lo tanto, los pesos de Akaike deben ser corregidos (Burnham & Anderson, 2002). Sin embargo, incluso más importante que aceptar la redundancia del modelo y luego modificar los modelos previos, es que en el conjunto de modelos a considerar no haya redundancia de modelos (Burnham & Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006). En concordancia, se realizaron inferencias multimodelo entre el modelo de Gompertz y cada uno de los otros modelos para estimar la $\widehat{AD}_{50}$, lo cual resultó más confiable.

Tabla 18. Comparación entre los estudios de *Myliobatis californica* realizados en Baja California Sur, México con los de California, E.U.A.

	Baja California Sur, México		California, E.U.A.		
Factor	Presente estudio	Villavicencio (1996)	Talent (1985)	Martin & Cailliet, (1988a)	Gray *et al*. (1997)
Sitio	Bahía Tortugas	Bahía Almejas	Elkhorn Slough		Bahía de Humboldt
Zona de muestreo	Plataforma continental	Plataforma continental	Estuario	Estuario	Bahía
Profundidad (m)	70–90	-	4–5	4–5	8
Artes de pesca	Redes de enmalle (luz de malla: 4–8 pulgadas)	Redes de enmalle (luz de malla: 4–12 pulgadas)	Redes de enmalle (luz de malla: 4–9 pulgadas)	Cordel y anzuelo, rastras Otter y redes de enmalle (luz de malla: 6 y 9 pulgadas)	Rastras Otter (luz de malla: 10 pulgadas)
Periodo de muestreo	Agosto 2011–2017	Agosto 1990–diciembre 1992	Octubre1971–septiembre 1972	Noviembre 1979–1986	Septiembre 1991–1992
Meses de muestreo	Marzo, abril, agosto, septiembre, noviembre	Enero–diciembre	Enero–diciembre	Enero–diciembre	Enero–diciembre
Tamaño de muestra	248	143	152	191	656
Machos	91	85	-	61	315
Hembras	157	58	-	130	341
Estructura de tallas (cm de AD)	31.0–130.0	30.0–128.0	20.0–140.0	22.0–151.0	–141.0
Machos	32.2–92.0	37.0–86.0	-	27.5–91.5	–93.3
Hembras	31.0–130.0	30.0–128.0	–140.0	22.0–151.0	–141.0
Madurez de todos los individuos (cm de AD)					
Machos	>69.0	>60.0	-	>62.2	-
Hembras	>104.0	>95.0	-	>100.2	-
Estimación de $\widehat{AD}_{50}$ (cm AD)					
Machos	64.6	-	-	-	-
Hembras	99.0	-	-	88.1	-
Método de estimación de $\widehat{AD}_{50}$	Inferencia multi-modelo	-	-	Características de madurez. No utilizaron un modelo.	-

En el presente estudio se observó que las hembras de *M. californica* presentaron mayor talla máxima que los machos y alcanzaron la madurez sexual a una mayor $\widehat{AD}_{50}$ que estos, lo cual coincide con lo reportado previamente para esta especie (Tabla 18).

Está característica también está presente en otras especies del mismo género, como *M. longirostris* (Villavicencio, 1996), *M. aquila* (Capapé *et al*., 2008), *M. goodei* (Molina & Cazorla, 2015; Araújo *et al*., 2016, 2018) y *M. ridens* (Ruocco *et al*., 2012; Araújo *et al*., 2016, 2018), así como en otras especies de batoideos como: *A. narinari* (Tagliafico *et al.*, 2012), *P. horkelii* (Martins *et al.*, 2018), *Glaucostegus cemiculus* (Tsikliras & Stergiou, 2015), *H. guttatus* (Da Silva *et al*., 2018), *D. pastinaca* (Saadaoui *et al*., 2015), *U. microphthalmum* (Santander-Neto *et al.*, 2016), *A. rostrata* y *T. testacea* (Kyne *et al*., 2016). En general, diferencias en la talla a la que ambos sexos alcanzan la madurez sexual es una característica común en los elasmobranquios (Cortés, 2000; Walker, 2005), en particular en especies vivíparas, en donde la talla de las hembras parece estar relacionada con el incremento en el número de crías o con crías de mayor talla (Cortés, 2000; Braccini *et al.*, 2007; Kume *et al*., 2009; Santander-Neto *et al*., 2016).

La $\widehat{AD}_{50}$ estimada para las hembras de *M. californica* fue mayor que la de otras especies de la familia como *M. goodei* (68.3 cm de AD) y *M. ridens* (66.2 cm de AD) (Araújo *et al*., 2016).

Las diferencias poblacionales en la madurez de las especies de elasmobranquios se atribuyen a diversos factores, tales como la presión de pesca (Paesch & Oddone, 2008; Fahmi *et al.,* 2009; Aranha *et al.,* 2009; Serra-Pereira *et al*., 2015), alteraciones del hábitat (Fahmi *et al*., 2009), diferencias en condiciones oceanográficas y ambientales (Girard & Du Buit, 1999; Yamaguchi *et al*., 2000; Saadaoui *et al*., 2015; Estalles *et al.*, 2017) o por la existencia de subpoblaciones (Araújo *et al*., 2016; Alkusairy & Saad, 2017; Da Silva *et al.,* 2018). Sin embargo, otros factores también pueden tener un papel importante en las diferencias en la talla de madurez de los elasmobranquios entre regiones geográficas, por ejemplo: el criterio para la asignación de madurez (Martin & Cailliet, 1988a; Oviedo-Pérez *et al.,* 2014;

Tagliafico *et al*., 2016), la selectividad por pesca causada por los métodos de captura de los individuos (Tagliafico *et al*., 2012; Estalles *et al.,* 2017; Martins *et al*., 2018), el tamaño de muestra y la estructura de los datos (Molina & Cazorla, 2015; Bellodi *et al*., 2016; Da Silva *et al.,* 2018), la amplitud del intervalo de clase (Chen & Paloheimo, 1994; Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014) y el método o modelo para la estimación de la talla de madurez (Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014; Oviedo-Pérez *et al*., 2014; Tagliafico *et al*., 2016). En este sentido, diferencias en la talla de madurez entre regiones geográficas han sido reportadas para otras especies de batoideos, tales como *Raja undulata* (Serra-Pereira *et al*., 2015), *M. goodei*, *M. ridens* (Molina & Cazorla, 2015; Araújo *et al*., 2016), *M. freminvillei* (Tagliafico *et al.,* 2016), *M. aquila* (Tagliafico *et al.,* 2012), *D. oxyrinchus* (Bellodi *et al.*, 2016; Alkusairy & Saad, 2017), *H. guttatus* (Da Silva *et al.,* 2018)**,** *S. bonapartii* (Estalles *et al*., 2017), *N. kuhli* (Fahmi *et al*., 2009), *P. leucorhynchus* (Martins *et al.,* 2018), *D. pastinaca* (Saadaoui *et al*., 2015) y *U. microphthalmum* (Santander-Neto *et al.,* 2016).

En la presente investigación la $\widehat{AD}_{50}$ estimada para las hembras (99.0 cm) fue mayor que la estimada por Martin & Cailliet (1988a) (88.1 cm) pero menor que la reportada por Herald *et al.* (1960 [retrocalculada por Martin & Cailliet, 1988a]) (107.7 cm), ambos en el mismo estuario de California. Martin & Cailliet (1988a) sugirieron que la diferencia en la talla de madurez sexual entre los distintos periodos podría tener dos explicaciones 1) diferencias en los criterios utilizados para determinar la madurez sexual 2) un posible cambio real en la talla de madurez sexual entre los años 1951–1980. Sin embargo, también tienen en cuenta que el estudio de Herald *et al*. (1960) puede no haber incluido individuos maduros de tallas más pequeñas. Además, Carlisle *et al.* (2007) indicaron que una disminución en la captura de *M. californica* entre 1951 y 1995 probablemente fue causada por la presión de la pesca, así como por alteraciones del hábitat en el estuario de Elkhorn Slough en California, lo que podría haber causado la disminución de la $\widehat{AD}_{50}$ en el tiempo.

La diferencia encontrada en la $\widehat{AD}_{50}$ para las hembras de *M. californica* entre nuestro trabajo y el de Martin & Cailliet (1988a) podría deberse a diferencias en la zona de muestreo, profundidad, meses de muestreo, el tamaño de la muestra y las artes de

pesca empleadas (Tabla 18). Como resultado, diferentes tallas de individuos maduros pueden haber sido seleccionadas, modificando la estructura de tallas de la muestra y la proporción de individuos maduros en cada clase de talla obtenida en cada estudio. La diferencia también podría deberse al método de estimación de la $\widehat{AD}_{50}$ (Tabla 9). Ebert (2003) sugirió la existencia de subpoblaciones de *M. californica* entre el norte de California y Baja California, lo cual aún debe ser comprobado mediante estudios de genética poblacional, pero también podría ser una fuente de variación en la madurez. Tampoco se puede descartar cierta variabilidad natural en la $\widehat{AD}_{50}$, dado que, en una misma especie, los individuos pueden madurar a distintas edades cronológicas; y también, la talla puede variar entre individuos de la misma edad debido a diferencias en las tasas de crecimiento (Snelson *et al*., 2008).

Con respecto a las tallas de madurez sexual estimadas para *M. californica* por sexos en el presente estudio, el 76 % (54 % de los machos y el 89 % de las hembras) de los individuos analizados en los desembarques de Bahía Tortugas fueron juveniles. Gray *et al*. (1997) y Carlisle *et al*. (2007) reportaron que el 84 % y del 60–70 % de los individuos capturados fueron juveniles en el estuario de Elkhorn Slough y la bahía de Humboldt en California, respectivamente. Estos autores consideraron a estos sitios como zonas de crianza importantes para *M. californica,* por lo que el noroeste de BCS también podría serlo.

Edad y crecimiento

La relación entre el RV y el AD en el presente estudio coincidió con lo obtenido para esta especie por Martin & Cailliet (1988b) en California y Aguirre (2009) en el Golfo de California, así como para otras especies de batoideos tales como *Narcine brasiliensis* (Rolim *et al.,* 2020), *Urotrygon rogersi* (Mejía-Falla *et al*., 2014), *Aetomylaeus bovinus* (Başusta & Aslan, 2018), *Zapteryx brevirostris* (Carmo *et al.,* 2018) y *Mobula japanica* (Cuevas-Zimbrón *et al*., 2013).

El IAPE y el CV estimados entre lectores y entre las lecturas de un mismo lector presentaron valores bajos de error (< 5 %), lo que indica una precisión alta en la estimación de la edad de *M. californica* en el presente estudio (Campana, 2001). El PA de los conteos entre lectores en este estudio fue mayor que el estimado por

Aguirre (2009) en los conteos de bandas de crecimiento en vértebras de *M. californica* (52 %). Esta autora sugirió que este resultado estaba relacionado principalmente con el nivel de experiencia de los lectores y con las dificultades para el conteo de las bandas falsas dobles o triples y la identificación de las bandas translúcidas traslapadas en el borde de las vértebras.

Al igual que en el presente estudio, Martin & Cailliet (1988b) sugirieron una formación anual de las bandas de crecimiento de *M. californica* en California a partir del análisis de tipo de borde, el cual indicó que las bandas opacas se forman en verano (junio-agosto) y las bandas translúcidas en invierno (diciembre-febrero). Aguirre (2009) también sugirió un patrón anual para las bandas de crecimiento de las vértebras de *M. californica* en el norte del Golfo de California, con las bandas opacas formándose durante los meses de verano y otoño (julio–septiembre) y las bandas translúcidas durante los meses de invierno y primavera (febrero–marzo). Sin embargo, esta autora consideró que los análisis de tipo borde y del incremento marginal no fueron concluyentes debido a la falta de muestras para los periodos de mayo-junio y de noviembre-enero y al tamaño de muestra bajo para los meses de abril (n = 2) y octubre (n = 1). A pesar de la carencia de muestras en varios meses del año como en estudios previos, en el presente trabajo los métodos desarrollados por Okamura & Semba (2009) y Okamura *et al.* (2013) permitieron determinar con mayor confianza la ciclicidad anual de la formación de las bandas de crecimiento. La formación anual de las bandas de crecimiento también ha sido reportada para otra especie del mismo género como *M. goodei* (Ruocco, 2012), así como para otras especies de batoideos tales como *M. japanica* (Cuevas-Zimbrón *et al*., 2013), *Aetobatus flagellum* (Yamaguchi *et al*., 2005), *A. narinari* (Schluessel, 2008), *N. kuhlii* (Pierce & Bennett, 2009), *H. dipterurus* (Smith *et al.*, 2007) y *U. rogersi* (Mejía-Falla *et al.,* 2014).

La formación de las bandas de crecimiento se ha relacionado con varios factores tales como variaciones en la TSM (Branstetter, 1987a; Schramm, 1989; Natanson, 1993; Sminkey & Musick, 1995; Tolentino *et al.,* 2008), fotoperiodo (Branstetter, 1987a; Schramm, 1989), variaciones en la dieta (Jones & Geen, 1977; Schramm, 1989; Sminkey & Musick, 1995; Caltabellotta *et al.,* 2019a), absorción de minerales (Jones & Geen, 1977), periodo reproductivo (Tolentino *et al*., 2008), mecanismos

internos (Torres *et al*., 2005; Sagarese & Frisk, 2010) y crecimiento somático y forma del cuerpo (Natanson *et al*., 2018; James & Natanson, 2020). No obstante, Cruz-Martínez *et al.* (2005) y Caltabellota *et al.* (2019a, b) consideraron que los mecanismos o factores que determinan la formación del par de bandas de crecimiento en elasmobranquios aún se desconocen o no son completamente entendidos.

En el presente trabajo, la formación de las bandas de crecimiento de *M. californica* mostró correlación con la TSM. No obstante, no puede descartarse la influencia de otros factores como los mencionados anteriormente, por lo que serían necesarios otros estudios. Martin & Cailliet (1988b) también sugirieron que la TSM estaba relacionada con la formación de las bandas de crecimiento en *M. californica* en el estuario de Elkhorn Slough en California, con variaciones en la TSM durante los meses de mayo–junio (primavera–verano) de 14–22 ºC y en invierno (diciembre-febrero) de 12.2–16.5 ºC. Además, estos autores sugirieron que los cambios en la dieta y variaciones en las tasas de crecimiento podrían ayudar a explicar el patrón anual de deposición del par de bandas de crecimiento en las vértebras de *M. californica*. En el área de estudio las TSM en los meses de mayo–junio (16.4–17.3 ºC) y de diciembre-febrero (16.1–18.3 ºC) (INAPESCA 2012–2014; CIIFEN 2017–2018) fueron diferentes a las reportadas previamente por Martin & Cailliet (1988b) en California, lo cual podría causar diferencias en los periodos de formación de las bandas de crecimiento entre las dos regiones (Schramm, 1989; Panfili *et al.,* 2002).

Al igual que en el presente estudio, Martin & Cailliet (1988b) observaron una marca prenatal en las vértebras analizadas de *M. californica* en California, con un radio de 0.4–0.5 mm. De acuerdo a esos autores dicha marca estuvo presente en la mayoría de las vértebras, incluyendo las de los embriones con tallas superiores a los 24 cm de AD. En contraste, Aguirre (2009) no observó marcas prenatales en las vértebras de los embriones (21.0–21.7 cm de AD) del Golfo de California e infirió que la primera marca de crecimiento se formó después del nacimiento. Sin embargo, es probable que no haya podido ser identificada por esta autora a esas tallas de los embriones, ya que se ha reportado que la marca prenatal podría estar relacionada

con cambios en las fuentes de nutrientes durante el desarrollo embrionario (Cowley, 1997); como en el caso de *M. californica* cuando ocurre el cambio de alimentación por vitelo a alimentación por leche uterina (Martin & Cailliet, 1988a; Carrier *et al.,* 2004; Hamlett, 2005; Frisk, 2010). Además, los tres estudios presentaron diferencias en relación con el tipo de corte de las vértebras y la técnica de visualización de las bandas de crecimiento (Tabla 19), lo que puede haber influido en la presencia y detección de la marca prenatal.

La marca prenatal también ha sido observada en algunas vértebras de otros batoideos como *Rhinoptera bonasus* (Smith & Merriner, 1987), *Dasyatis chrysonota* (Cowley, 1997) e *Hypanus americanus* (Hernández, 2012) y en tiburones placentados como *Carcharhinus plumbeus* y *C. leucas*; en los que su presencia se ha relacionado por su parte con el tiempo de formación y fijación de la placenta (Casey *et al*., 1985; Branstetter & Stiles, 1987).

Las tallas de nacimiento estimadas a partir del radio de la marca de nacimiento mediante retrocálculo, coincidieron con las obtenidas para *M. californica* por Martin & Cailliet (1988b) (22.0–31.5 cm de AD) y Aguirre (2009) (media: 26.5 cm de AD para machos y 27.8 cm de AD para hembras) mediante retrocálculo y con las reportadas por Herald (1953), Herald *et al.* (1960) (25.8–34.9 cm de AD) y Martin & Cailliet (1988a) (22.0–30.5 cm de AD) a partir de embriones en etapa final de desarrollo y de individuos recién nacidos observados. Esto indica que la marca de nacimiento fue bien identificada en las secciones vertebrales en el presente estudio, a pesar de que fue necesaria su comprobación mediante retrocálculo debido a la presencia de una marca prenatal en algunas vértebras.

La edad máxima estimada en el presente estudio para los machos de *M. californica* fue mayor a las estimadas por Martin & Cailliet (1988b) en California (6 años a los 80 cm de AD) y Aguirre (2009) en el Golfo de California (12 años a los 76 cm de AD). Por el contrario, la edad máxima de las hembras fue menor que las estimadas en ambos estudios (Martin & Cailliet, 1998b; 24 años a los 150 cm de AD; Aguirre, 2009; 26 años a los 120 cm de AD). Lo anterior puede deberse a las tallas observadas en cada estudio, ya que la hembra de mayor edad observada en este estudio fue menor

que la reportada por Martin & Cailliet (1988b) en California, por lo que la edad máxima podría haber sido subestimada debido a la ausencia de individuos de mayor talla.

La edad máxima estimada a partir de una población puede no proporcionar una medida adecuada de la longevidad de la especie (Beukema, 1989). Las muestras obtenidas de las pesquerías también pueden estar sesgadas debido a la selectividad de las artes de pesca a determinadas tallas (Branstetter, 1987c; Francis & Francis, 1992; Thorson & Simpfendorfer, 2009; Estalles *et al*., 2017; Martins *et al*., 2018) y a la poca representatividad o ausencia de los individuos más longevos (Cailliet *et al.,* 1990; Francis & Francis, 1992; Cailliet & Goldman, 2004). En particular, las bandas de crecimiento pueden volverse difíciles de discernir o dejar de depositarse en varias especies longevas de elasmobranquios, lo que causa la subestimación de la edad máxima (Francis *et al.,* 2007; Harry, 2018; James, 2020). En el presente estudio la longevidad teórica estimada para las hembras de *M. californica* fue más del doble de la edad máxima observada, lo que también podría sugerir una ausencia en los muestreos de los individuos de mayores talla y edad como los reportados en California (Eschmeyer *et al*., 1983; Martin & Cailliet, 1988b). No obstante, los métodos utilizados para estimar la longevidad teórica en ocasiones pueden sobrestimarla (Smith *et al.,* 2007; Pierce & Bennett, 2009; Haas *et al.,* 2016), por lo que esta debe ser incorporada con precaución en los modelos de evaluación de las poblaciones (Pierce & Bennett, 2009). En esta investigación la longevidad teórica estimada para los machos fue más variable en relación con el método y a los parámetros de crecimiento del modelo utilizado, lo cual debe ser tenido en cuenta en futuros estudios.

Otros factores que pueden causar diferencias en las estimaciones de edad son los métodos utilizados para el procesamiento de las vértebras y observación de las bandas de crecimiento, incluyendo el tipo de corte (Campana, 2001) y la técnica para la visualización de las bandas de crecimiento (Martin & Cailliet, 1988b; Tanaka *et al.*, 1990; Officer *et al.*, 1996; Cailliet & Goldman, 2004; Ainsley *et al.*, 2014). Este estudio presenta diferencias con el de Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009) en relación

con varios de estos factores (Tabla 19). Además, la presencia de bandas de crecimiento falsas, como las observadas en las vértebras de *M. californica* en este estudio y por Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009), también puede causar diferencias en las estimaciones de la edad entre estudios y regiones (Officer *et al.*, 1996, 1997; Chidlow *et al*., 2007; Schluessel, 2008; Ainsley *et al.*, 2014). Estas bandas falsas también han sido identificadas en las vértebras de otras especies de batoideos tales como *D. chrysonota* (Cowley, 1997), *A. narinari* (Schluessel, 2008), *H. americanus* (Hernández, 2012) y *Bathyraja interrupta* (Ainsley *et al*., 2014) y tiburones como *Galeorhinus galeus* (Officer *et al.*, 1996) y *Orectolobus hutchinsi* (Chidlow *et al*., 2007).

Tabla 19. Comparación entre estudios de edad y crecimiento de *Myliobatis californica*.

Factor	Martin & Cailliet (1988b)	Aguirre (2009)	Presente estudio
Región	California, E.U.A.	Norte del Golfo de California, México	Baja California Sur, México
Zona de muestreo	Estuario	Golfo	Plataforma continental
Profundidad (m)	4–5	-	70–90
Artes de pesca	Cordel y anzuelo, rastra Otter y redes de enmalle (luz de malla: 6 y 9 pulgadas)	Redes de enmalle (luz de malla: 3.5–8 pulgadas) y de arrastre (luz de malla: 3.5 pulgadas)	Redes de enmalle (luz de malla: 4–8 pulgadas)
Periodo de muestreo	Noviembre 1979–1985	Octubre 2003–septiembre 2006	Agosto 2012–2017
Meses de muestreo	Enero–diciembre	Febrero–abril, julio–octubre	Marzo, abril, agosto, septiembre y noviembre
Tamaño de muestra	191	100	219
Machos	63	53	77
Hembras	128	47	142
Estructura de tallas (cm de AD)	27.4–150	38–120	32.2–130
Machos	27.4–80	38–76	32.2–92
Hembras	27.4–150	42–120	34.6–130
Tipo de corte	Transversal	Longitudinal	Longitudinal
Visualización de las bandas	Rayos X y limpieza con aceite de cedro	Tinción con violeta cristal	Luz reflejada sobre fondo negro
Bandas falsas	Presentes	Presentes	Presentes
Marca prenatal	Observada	No observada	Observada

Según Panfili *et al.* (2002), Goldman (2005) y Goldman *et al.* (2012) la presencia de bandas falsas o bandas divididas en el *corpus calcareum* y/o la *intermedialia* de las vértebras de muchas especies puede causar sesgos en la estimación de la edad. Estas bandas atípicas tienden a ser discontinúas, difusas o inconsistentes con el patrón de crecimiento general de las bandas verdaderas (Panfili *et al.*, 2002; Goldman, 2005; Goldman *et al.,* 2012), y se forman irregularmente a lo largo del año mediante episodios breves de crecimiento lento causados por variaciones en la disponibilidad de alimento, TSM, salinidad u otros factores, el efecto de eventos climáticos adversos y por migraciones hacia nuevos hábitats (Schramm, 1989; Officer *et al*., 1997; Cappo *et al.*, 2000; Panfili *et al.*, 2002).

La edad máxima estimada para los machos de *M. californica* en el presente estudio fue mayor que la de los machos de otras especies de la familia Myliobatidae como *M. goodei* (13 años, Ruocco, 2012) y *A. bovinus* (5 años, Başusta & Aslan, 2018), mientras que la edad de las hembras fue menor que la estimada para las hembras de la primera especie (25 años, Ruocco, 2012) y mayor que la de la segunda especie (14 años, Başusta & Aslan, 2018).

El AD_∞ estimado para las hembras de *M. californica* con el modelo que mejor se ajustó a los datos (Gompertz) de talla a la edad retrocalculados fue cercano a la talla máxima reportada para esta especie (180 cm de AD) (Eschmeyer *et al.,* 1983). Por su parte, el AD_∞ estimado para los machos mediante inferencia multimodelo fue menor que la talla máxima reportada para los machos (128 cm de AD) (Carlisle *et al.,* 2007), pero cercano a la talla máxima observada en este estudio (92 cm de AD).

Varios estudios de edad y crecimiento realizados en batoideos han encontrado que los modelos sigmoides como el de Gompertz (Neer & Thompson, 2005; Schluessel, 2008; Bellodi *et al*., 2016; Başusta & Aslan, 2018) y el logístico (White *et al*., 2014; Jañez *et al*., 2018; Parsons *et al.,* 2018; Porcu *et al*., 2020) proporcionan un mejor ajuste y/o parámetros de crecimiento biológicamente más razonables que el modelo VB para algunas especies, lo cual se observó para las hembras de *M. californica* en el presente estudio. De acuerdo a Cailliet & Goldman (2004) y Neer & Thompson (2005), las funciones de crecimiento sigmoides pueden describir mejor el crecimiento

de los batoideos en particular (por ejemplo: las rayas del orden Myliobatiformes), que frecuentemente aumentan en peso o volumen a una tasa mayor que en longitud o en ancho de disco.

El crecimiento de los machos se estimó mediante inferencia multimodelo debido a que varios modelos (Gompertz, VB y 2VB) se ajustaron bien a los datos. El enfoque y la inferencia multimodelo son recomendados en la actualidad en los estudios de edad y crecimiento para obtener estimaciones más robustas de los parámetros (Katsanevakis, 2006, 2014; Katsanevakis & Maravelias, 2008; Thorson & Simpfendorfer, 2009; Smart *et al*., 2016).

Al igual que en el presente estudio, Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009) reportaron que las hembras de *M. californica* presentaron mayor AD_∞ y menor *k* que los machos. Esto también se ha reportado para otras especies de batoideos como *R. bonasus* (Fisher *et al*., 2013), *U. aspidura* (Torres-Palacios *et al*., 2019), *A. narinari* (Schluessel, 2008), *A. flagellum* (Yamaguchi *et al.,* 2005), *Z. brevirostris* (Carmo *et al.,* 2018) y *Pseudobatos percellens* (Caltabellota *et al*., 2019b).

Los parámetros de crecimiento de *M. californica* estimados con el modelo VB en el presente estudio fueron diferentes a los reportados por Martin & Cailliet (1988b) en California y Aguirre (2009) en el norte del Golfo de California (Tabla 20). Los AD_∞ estimados para las hembras fueron mayores (Tablas 5 y 20) a la talla máxima de la especie (180 cm de AD; Eschmeyer *et al*., 1983) y a las reportadas por Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009) y en consecuencia la *k* subestimada (Tabla 19), por lo tanto, el modelo VB no fue un buen descriptor del crecimiento de las hembras de *M. californica*. El AD_∞ estimado con el modelo VB para los machos con datos observados en este estudio fue similar al reportado por Martin & Cailliet (1988b) pero con menor *k*, mientras que el AD_∞ estimado con datos retrocalculados fue mayor que el reportado por Aguirre (2009). El AD_∞ estimado (66.1 cm de AD) para los machos por Aguirre (2009) podría haber sido subestimado en relación con la talla máxima observada en la muestra (76 cm de AD) y a la talla máxima reportada para los machos de la especie de 128 cm de AD (Carlisle *et al*., 2007) y probablemente se sobreestimó la *k*.

Los parámetros de crecimiento pueden diferir entre estudios debido al tamaño de muestra (Branstetter, 1987b; Cailliet & Goldman, 2004; Thorson & Simpfendorfer, 2009) y a la selectividad de las artes de pesca a determinadas tallas (Francis & Francis 1992; Braccini *et al.,* 2007; Thorson & Simpfendorfer, 2009). Esta investigación presenta diferencias en estos factores con los estudios de Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009) (Tabla 19). Además, la escasez o ausencia de los individuos más pequeños y/o más grandes puede causar sesgos en la estimación del AD_∞ (Cailliet *et al*., 1990; Francis & Francis, 1992; Braccini *et al.,* 2007; Haddon, 2011; White *et al.,* 2014b), lo que podría afectar el valor de la *k* debido a que ambos parámetros de crecimiento pueden estar relacionados de manera inversa (Welch & McFarlane, 1990). Esto podría explicar los valores del AD_∞ y la *k* biológicamente no razonables estimados con el modelo VB para las hembras de *M. californica* en el presente estudio. Otros factores como la variabilidad natural en las tasas de crecimiento (Tanaka, 1990; Snelson *et al*., 2008) y las variaciones latitudinales (Licandeo & Cerna, 2007; Frisk, 2010; Winton *et al.,* 2014) también pueden influir en estas diferencias.

Tabla 20. Parámetros de crecimiento estimados para *Myliobatis californica* en diferentes regiones. Significado de las abreviaturas de los modelos en Tabla 1.

Región	Sexo	Modelo	AD_∞ (cm)	*k* (años^{-1})	t_0 (años)
California, EUA.[1]	Machos	VB*	100.4	0.229	-1.58
	Hembras	VB*	158.7	0.0995	-2.06
Norte del Golfo de California, México[2]	Machos	VB**	66.1	0.186	-2.73
	Hembras	VB**	144.9	0.052	-4.27
Baja California Sur, México[3]	Machos	VB*	101.3	0.101	-3.63
		VB **	97.8	0.100	-3.51
	Hembras	VB*	80292.4	6.49×10^{-5}	-6.68
		VB **	813.4	0.007	-5.21

* Datos observados, ** Datos retrocalculados.
Referencias: Martin & Cailliet (1988b)[1], Aguirre (2009)[2], Presente estudio[3]

El coeficiente de crecimiento (*k*) estimado para las hembras (< 0.10) en el presente estudio indica que *M. californica* tiene un crecimiento lento (Branstetter, 1987b, 1990), por lo que la especie sería vulnerable a una presión de pesca excesiva

(Musick, 1999). Esto coincide con los *k* estimados para las hembras de esta especie en los estudios de Martin & Cailliet (1988b) y Aguirre (2009) (Tabla 20).

La edad de madurez estimada para las hembras *M. californica* en el presente estudio fue mayor que la de los machos y mayor que la estimada para las hembras por Martin & Cailliet (1988a) en California (5 años). Las posibles causas de las diferencias en la madurez de *M. californica* entre sexos y entre ambas regiones están explicadas en el capítulo de reproducción. La edad de madurez de los machos de *M. californica* fue similar a la estimada para los machos de *M. goodei* (6.1 años) (Ruocco, 2012), mientras que la de las hembras fue mayor que la de esta especie (8.4 años).

Demografía

Los modelos demográficos son útiles para el manejo de las poblaciones de los elasmobranquios, particularmente en ausencia de datos de mortalidad por pesca (F). Estos modelos proporcionan una evaluación relativamente sencilla y rápida del potencial de explotación de una población determinada, y de las tasas vitales que más afectan las tasas de crecimiento poblacional cuando se utilizan junto con análisis de elasticidad o sensibilidad (Chen & Yuan, 2006; Cortés, 2007; Au *et al*., 2008).

La mortalidad natural (*M*) es un parámetro de entrada de los modelos demográficos (Mollet & Cailliet, 2002; Cortés, 2007). Este parámetro puede ser estimado de manera directa mediante estudios de marcaje, telemetría y curvas de captura (Kohler & Turner, 2001; Heupel & Simpfendorfer, 2002; Campana *et al.,* 2005), sin embargo, en muchas ocasiones los datos necesarios para estos análisis son difíciles de obtener para las poblaciones de elasmobranquios, por lo que generalmente son utilizados métodos indirectos (Cortés, 1998; Kwang-Ming & Che-Tsung, 1999; Beerkircher *et al*., 2003; Simpfendorfer *et al.,* 2005; Chen & Yuan, 2006; McAuley *et al*., 2007; Smith *et al*., 2008; Hisano *et al*., 2011; Kacev *et al.,* 2017).

En el presente estudio se utilizaron varios métodos indirectos (independientes o dependientes de la edad) para estimar la *M*, los cuales relacionan la *M* con los

parámetros biológicos de las especies (Simpfendorfer *et al.,* 2005; Smith *et al*., 2008; Powter & Gladstone, 2008; Kacev *et al*., 2017). Algunos autores consideran que un valor único y constante de *M* en todas las edades en los modelos demográficos, estimado mediante los métodos independientes de la edad, es poco probable que incorpore adecuadamente variabilidad en la *M* de los estadios de neonato, juvenil y adulto (Márquez-Farías & Castillo-Geniz, 1998; Kwang-Ming & Che-Tsung, 1999; Smith *et al*., 2008; Dudgeon *et al.*, 2008), por lo que Cortés (2007) sugiere que los métodos que proporcionan estimaciones de *M* específicas por edad son más robustos biológicamente.

Según Cortés (2002) el método de Peterson & Wroblewski (1984), que estima un valor de *M* para cada edad en la tabla de vida, es un buen descriptor de la *M* de los elasmobranquios; aunque sugiere utilizar el peso húmedo de los individuos capturados en vez del peso seco para estimar la *M*, como se utilizó en el presente estudio. No obstante, la utilización de este método en elasmobranquios ha sido criticada. Este método se basó en especies pelágicas (quetognatos, larvas, juveniles y adultos de peces pequeños) y no hay evidencia suficiente de que la *M* de los elasmobranquios dependa del peso (Mollet & Cailliet, 2002). Además, con este método se estimaron para algunas especies de elasmobranquios tasas de supervivencia muy bajas (Smith *et al*., 2008) y valores negativos de la *r*, incluso sin incluir la F (Simpfendorfer, 2000; Colín, 2019). También con otros métodos indirectos de estimación de la *M* se han obtenido valores negativos de la *r*, sin incluir la F (Simpfendorfer, 2000; Colín, 2019; Jiménez-García, 2020), lo que sugiere que varios de estos métodos no son adecuados para estimar la *M* de algunas especies de elasmobranquios.

En el presente estudio, los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996) estimaron los mayores valores de *M* y, en consecuencia, los valores más bajos de supervivencia a la edad. Esto indica que estos métodos podrían no ser adecuados para estimar la *M* de *M. californica*. Con el método de Peterson & Wroblewski (1984) también se han estimado supervivencias muy bajas a la edad para otras especies de batoideos como *H. dipterurus* (Smith *et al.*, 2008) y *N.*

entemedor (Jiménez-García, 2020). No obstante, ha sido útil en la estimación de la *M* de *R. steindachneri* (Jiménez-García, 2020).

La población se encuentra en equilibrio cuando la tasa intrínseca de crecimiento poblacional es igual a cero ($r = 0$, $\lambda = 1$), mientras que crece cuando es mayor a cero ($r > 0$, $\lambda > 1$) y disminuye cuando son estimados valores negativos ($r < 0$, $\lambda < 1$) (Chen & Yuan, 2006; Smart *et al*., 2017). En todos los escenarios realizados solo con la *M* en el presente estudio se observaron valores positivos de la tasa de crecimiento poblacional ($r > 0$, $\lambda > 1$), lo cual coincide con los resultados de otros estudios (Cortés & Parsons, 1996; Downton-Hoffman, 2007; Gedamke *et al*., 2007; Márquez-Farías, 2007; Smith *et al*., 2008; Pierce & Bennett, 2010, Barnett *et al*., 2013, Cervantes-Gutiérrez, 2018; Oliveira *et al*., 2021).

Myliobatis californica presenta un crecimiento poblacional anual intermedio (escenarios con la *M* promedio y de Jensen B), en ausencia de F, en comparación con otras especies de batoideos (Tabla 21). Además, es más productiva (mayor λ y menor t_{x2}) que algunas especies de los géneros *Pseudobatos, Mobula, Rhinoptera y Pristis* (Tabla 21).

Según Musick (1999) las especies con λ menor al 10 % anual son muy vulnerables al incremento en la F. Con el escenario más optimista (M de Jensen B) se estimó un crecimiento anual mayor al 10 % para *M. californica,* lo que podría sugerir que la población de esta especie se encuentra en buenas condiciones en la zona de estudio. Sin embargo, Smith *et al*. (2008) consideraron que el crecimiento poblacional anual de un 14 % de *H. dipterurus* fue bajo. Además, con la *M* promedio se obtuvo un crecimiento anual similar al 10 %, mientras que los métodos de Campana *et al*. (2001), Then *et al.* (2015), Peterson & Wroblewski (1984) y Lorenzen (1996) estimaron valores de λ menores al 10 %, lo que sugiere que esta especie podría ser vulnerable a la sobrepesca.

La distribución estable por edad (C_x) mostró una mayor proporción de individuos juveniles en la población en todos los escenarios analizados, lo cual coincide con lo estimado para otros elasmobranquios (Cortés & Parsons, 1996; Márquez-Farías *et*

al., 1998; Smith, 2005; Márquez-Farías, 2007b; Mondragón-Sánchez, 2015; Lara-Mendoza, 2016; Cervantes-Gutiérrez, 2018).

Tabla 21. Parámetros demográficos de varias especies de batoideos estimados mediante modelos demográficos determinísticos. *G*: tiempo generacional, *Ro*: tasa reproductiva neta, *r*: tasa intrínseca de crecimiento poblacional, t_{x2}: tiempo de duplicación poblacional, *λ*: tasa finita de crecimiento poblacional. Las especies están ordenas según el valor de *λ*.

Especie	*Ro*	*G*	*r*	*λ*	t_{x2}	Referencia
Leucoraja erinacea	-	-	0.210	1.234	3.301	Frisk *et al*. (2002)
Dipturus laevis	-	-	0.200	1.221	3.466	Frisk *et al*. (2002)
Narcine entemedor	3.777	7.596	0.187	1.205	3.703	Jiménez-García (2020)
Tetronarce californica	8.890	13.030	0.180	1.200	3.851	Neer & Cailliet (2001)
Zapteryx exasperata	5.587	11.441	0.150	1.175	4.297	Cervantes-Gutiérrez (2018)
Pteroplatytrygon violacea	1.990	4.290	0.160	1.174	4.321	Mollet & Cailliet (2002)
Pristis pectinata	11.38	17.41	0.139	1.150	4.987	Carlson & Simpfendorfer (2015)
***Myliobatis californica*[1]**	**8.611**	**16.687**	**0.137**	**1.146**	**5.075**	**Este estudio**
Hypanus dipterurus	7.750	14.280	0.131	1.140	5.300	Smith *et al.* (2008)
Leucoraja ocellata	-	-	0.130	1.139	5.332	Frisk *et a*l. (2002)
Pristis pectinata	6.880	-	0.127	1.135	5.458	Simpfendorfer (2000)
***Myliobatis californica*[2]**	**4.520**	**16.111**	**0.097**	**1.102**	**7.126**	**Este estudio**
Pseudobatos productus	2.144	10.850	0.070	1.075	9.902	Downton-Hoffman (2007)
Pseudobatos productus	1.586	6.463	0.071	1.074	9.720	Márquez-Farías (2007)
Pristis perotteti	2.870	-	0.067	1.069	10.30	Simpfendorfer (2000)
Rhinoptera steindachneri	1.618	12.740	0.039	1.040	17.760	Colín (2019)
Hemitrygon fluviorum	2.030	18.360	0.040	1.040	18.040	Pierce & Bennett (2010)
Mobula thurstoni	-		0.037	1.038	18.734	Rambahiniarison *et al.* (2018)
Rhinoptera bonasus	1.411	12.400	0.027	1.027	25.672	Neer *et al*. (2007)
Mobula birostris	-	-	0.019	1.019	36.481	Rambahiniarison *et al.* (2018)
Mobula mobular	-	-	0.016	1.016	43.322	Rambahiniarison *et al.* (2018)
R. steindachneri	1.002	5.476	0.0004	1.0004	1802.180	Jiménez-García (2020)

[1]Escenario con la mortalidad natural (*M*) estimada mediante el método de Jensen B (1996), [2]escenario con la *M* promedio.

En el presente estudio los parámetros demográficos (principalmente *r, λ* y t_{x2}) variaron en dependencia de los valores de *M*, la edad de madurez y la longevidad utilizados. Otros estudios también han reportado variación en los parámetros demográficos (en particular *r* y *λ*) en relación con los parámetros biológicos de entrada como la *M* (Cortés & Parsons, 1996; Simpfendorfer, 2000; Downton-Hoffman, 2007; Gedamke *et al*., 2007; Smith *et al*., 2008; Pierce & Bennett, 2010; Barnett *et al*., 2013; Cervantes-Gutiérrez, 2018; Colín, 2019; Jiménez-García, 2020;

Oliveira *et al*., 2021), edad máxima o longevidad (Neer & Cailliet, 2001; Chen & Yuan, 2006; Downton-Hoffman, 2007; Colín, 2019), edad de madurez (Cailliet *et al.*, 1992; Walker & Hislop, 1998; Cortés, 2002; Smith *et al.* 2008, Barnett *et al*., 2013; Carlson & Simpfendorfer, 2015; Cervantes-Gutiérrez, 2018) y fecundidad (Frisk *et al*., 2002, Chen & Yuan, 2006).

Lo anterior resalta la importancia de utilizar varios métodos para estimar la *M*, así como de tener en cuenta la calidad de las estimaciones de los parámetros biológicos de entrada (edad máxima o longevidad, edad de madurez, fecundidad) incorporados en los modelos demográficos. Cuanto más robustas y precisas sean las estimaciones de los parámetros y las suposiciones en las que se basan, más confiable será la estrategia de manejo a realizar basada en los resultados (Cailliet & Goldman, 2004; Barnett *et al*, 2013). En concordancia, en esta investigación se estimaron parámetros biológicos reproductivos y de edad y crecimiento para *M. californica* en la zona de estudio.

Los datos biológicos de las especies a menudo presentan incertidumbre y/o variabilidad (Caswell *et al.,* 1998; Cortés, 2002; Frisk *et al.,* 2002; Santana *et al*., 2009; Tovar-Ávila *et al*., 2010; Hisano *et al*., 2011; Haddon, 2011; Barnett *et al.*, 2013; Smart *et al*., 2018), ya sea de manera natural o derivada de varias fuentes de error como los muestreos y las mediciones (Wisdom *et al*., 2000; Haddon, 2011). Los modelos demográficos deterministas pueden no incluir toda la variabilidad ni toda la incertidumbre en los parámetros biológicos (Cortés, 2002, 2008; McAuley *et al*., 2007), sobre todo cuando se obtienen datos de las especies de la literatura o de otras áreas geográficas (Cortés, 2008; Haddon, 2011).

Para mejorar la precisión de los parámetros estimados en los modelos demográficos determinísticos se recomienda realizar un número limitado de escenarios (construcción de varias tablas de vida o matrices), que reflejen el rango de valores potenciales de los parámetros de entrada (Cortés & Parsons, 1996; Simpfendorfer, 2005; McAuley *et al*., 2007; Downton-Hoffmann, 2007; Haddon, 2011; Oliveira *et al.,* 2021) y de esta forma incorporar incertidumbre o variabilidad (Simpfendorfer, 2005; Tovar-Ávila *et al*., 2010; Hisano *et al*., 2011). Esto permite realizar mejores

estrategias de manejo o conservación de las especies (Barnett *et al*, 2013). Por ello, en el presente estudio se realizaron varios escenarios con variación de los parámetros de entrada. Otro método recomendado para incorporar la incertidumbre en los análisis demográficos es la simulación de Monte Carlo, la cual es un análisis estocástico que considera un número amplio de valores de los parámetros biológicos de entrada que reflejan incertidumbre y simultáneamente varían los valores de todos los parámetros mediante numerosas iteraciones (1000–100 000), y de esta forma estimar una media o mediana y sus intervalos de confianza al 95 % (Cortés, 2002; Beerkircher *et al*., 2003; Simpfendorfer, 2005; Tovar-Ávila *et al*., 2010; Haddon, 2011; Smart *et al*., 2017; 2018; Harry *et al*., 2019). La combinación de análisis demográficos determinísticos y estocásticos ha sido útil en otros estudios (Smith *et al.,* 2008; Tovar-Ávila *et al*., 2010).

En futuros estudios sería adecuado también realizar análisis estocásticos mediante la simulación de Monte Carlo para *M. californica* y comparar los resultados de estos modelos con los determinísticos. No obstante, si los métodos indirectos utilizados para estimar la *M* la subestiman, entonces se estimarían tasas de supervivencia y de crecimiento poblacional muy optimistas y poco realistas, incluso con la aplicación de la simulación de Monte Carlo (Heupel & Simpfendorfer, 2002; Smith *et al.,* 2008).

El potencial de recuperación o de rebote es una medida de la capacidad de las especies para recuperarse de la mortalidad por pesca, el cual incorpora efectos compensatorios en los parámetros demográficos que las tablas de vida y matrices de Leslie no consideran (Smith *et al*., 1998, 2008; Simpfendorfer, 2005; Cortés, 2007; Au *et al.,* 2015). Toda la compensación en la tasa de crecimiento poblacional es asumida por un incremento en la supervivencia de los individuos pre-adultos a la edad de madurez (Au & Smith, 1997; Smith *et al*., 1998, 2008; Simpfendorfer, 2005; Au *et al.,* 2015).

En el presente estudio *M. californica* presentó un potencial de rebote bajo ($r_{2M} < 0.04$; Smith *et al*., 1998) en comparación con varias especies de elasmobranquios (Tabla 22). Esto se corresponde generalmente con especies de crecimiento lento, madurez

sexual tardía y con capacidad baja de recuperación ante la presión de pesca (Smith *et al*., 1998, 2008; Au *et al*., 2015).

Un valor de Z = 1.5M puede ser más apropiado para alcanzar el RMS en algunas especies de elasmobranquios (Simpfendorfer, 2005; Au *et al*., 2008; 2015; Smith *et al*., 2008), por lo que también se estimó el potencial de recuperación $r_{1.5M}$. El $r_{1.5M}$ de *M. californica* también fue menor que el de varias especies de elasmobranquios (Tabla 22), e indica que es una especie de baja productividad (Au *et al*., 2008), por lo que podría ser vulnerable a la sobrepesca (Au *et al*., 2008; Smith *et al*., 2008). Es importante señalar que el potencial de rebote se ha estimado principalmente para especies de tiburones, por lo que es necesario estimar este parámetro para un mayor número de especies de batoideos y de esta forma establecer una mejor comparación con *M. californica*.

En el presente estudio la supervivencia de los juveniles presentó mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional que los neonatos y adultos, lo que generalmente se corresponde con especies de crecimiento lento y madurez sexual tardía (Cortés, 2002; Frisk *et al*., 2005; Pierce & Bennet, 2010). Esto también se ha estimado para otras especies de batoideos tales como *H. dipterurus* (Smith *et al*., 2008), *Z. exasperata* (Cervantes-Gutiérrez, 2018), *P. productus* (Márquez-Farías, 2007*), Bathyraja lindbergi, B. maculata, B. minispinosa, B. taranetzi, B. trachura* (Barnett *et al*., 2013), *Leucoraja erinacea, L. ocellata* (Frisk *et al*., 2002), *N. entemedor* (Jiménez-García, 2020), *H. guttatus* (Oliveira *et al*., 2021) y *Hemitrygon fluviorum* (Pierce & Bennet, 2010) y especies de tiburones como *Sphyrna lewini, Carcharhinus falciformis, C. leucas, C. brachyurus, Negaprion brevirostris, Galeocerdo cuvier, Lamna nasus* (Cortés, 2002), *Triakis megalopterus* (Booth *et al*., 2011), *C. albimarginatus y C. limbatus* (Smart *et al*., 2017). Esto sugiere que las medidas de manejo o conservación deben estar dirigidas principalmente a garantizar la supervivencia de los juveniles (Cortés, 2002; Smith *et al*., 2008; Pierce & Bennet, 2010; Tovar- Ávila *et al.*, 2010).

En otras especies de elasmobranquios (*Mustelus henlei, M. californicus, Carcharhinus sorrah y Rhizoprionodon taylori)* fueron los adultos los que presentaron

mayor elasticidad (Cortés, 2002). Frisk *et al.* (2005) reportó que, de 55 especies de elasmobranquios analizadas, 40 especies presentaron mayor elasticidad de los adultos, mientras que 15 tuvieron mayor elasticidad de los juveniles.

Tabla 22. Potencial de rebote o recuperación (r_{2M}, $r_{1.5M}$) de varias especies de elasmobranquios.

Especies	Edad de madurez (años)	Edad máxima (años)	r_{2M}	$r_{1.5M}$	Referencia
Mustelus californicus	2	12	0.136	0.079	1, 2
Mustelus henlei	2	15	0.127	-	1
Sphyrna tiburo	3	12	0.105	0.062	1, 2
Rhizoprionodon terraenovae	4	10	0.084	0.050	1, 2
Alopias vulpinus	5	19	0.069	0.040	1, 2
Carcharhinus longimanus	5	22	0.067	-	1
Narcine entemedor	5	14	0.066	-	4
Prionace glauca	6	20	0.061	0.035	1, 2
Carcharhinus limbatus	7	18	0.054	-	1
Carcharhinus amblyrhynchos	7	18	0.054	-	1
Carcharias taurus	6	35	0.052	-	1
Isurus oxyrinchus	7	28	0.051	0.029	1, 2
Pseudobatos productus	8	23	0.051	0.029	3
Triaenodon obesus	8	16	0.048	-	1
Carcharhinus galapagensis	8	24	0.048	-	1
Carcharhinus falciformis	9	25	0.043	-	1
Galeocerdo cuvier	9	28	0.043	-	1
Carcharodon carcharias	9	36	0.040	0.023	1, 2
Squatina californica	10	35	0.038	-	1
Negaprion brevirostris	12	25	0.034	-	1
Squalus acanthias[A]	10	50	0.034	-	1
Galeorhinus galeus	12	40	0.033	-	1
Myliobatis californica*	**12**	**26**	**0.033**	**0.019**	**Este estudio**
Triakis semifasciata	13	30	0.032	0.018	1, 2
Myliobatis californica**	**12**	**26**	**0.030**	**0.017**	**Este estudio**
Carcharhinus plumbeus	15	30	0.028	-	1
Sphyrna lewini	15	35	0.028	-	1
Carcharhinus leucas	15	27	0.027	0.015	1, 2
Notorynchus cepedianus	16	32	0.026	-	1
Carcharhinus obscurus	21	40	0.020	-	1
Squalus acanthias[B]	25	70	0.017	0.010	1, 2

[A]Noreste del Atlántico, [B]Columbia Británica, *escenario más optimista con la mortalidad natural (*M*) de Jensen B (1996), **escenario con *M* promedio. 1: Smith *et al*. (1998); 2: Au *et al.* (2008); 3: Cervantes-Gutiérrez (2018), 4: Jiménez-García (2020).

El análisis de elasticidad es una herramienta útil que permite identificar el estadio o etapa de desarrollo (neonato, juvenil, adulto) de una especie en el cual deberían enfocarse las medidas de conservación o manejo (De Kroon *et al*., 2000;

Simpfendorfer, 2005; Musick & Bonfil, 2005). Sin embargo, las elasticidades deber ser usadas con precaución debido a que no está claro cómo las acciones dirigidas a una etapa particular de la vida de una especie pueden afectar a las demás (Heppell *et al.,* 2000b; Cortés, 2002; Frisk *et al*., 2005).

Las elasticidades estimadas con análisis demográficos determinísticos que no incluyen incertidumbre en los parámetros biológicos pueden estar sesgadas (Wisdom *et al*., 2000), lo que podría sugerir medidas de manejo o conservación inadecuadas (Mills *et al*., 1999; Heppell *et al*., 2000a; Cortés, 2002; Tovar-Ávila *et al.*, 2010). Por ello, en este estudio se realizaron varios escenarios con diferentes valores de *M* y todos indicaron que la supervivencia de los juveniles es la que más contribuye a la tasa de crecimiento poblacional. En el futuro también podría analizarse la elasticidad mediante análisis estocásticos como es sugerido por Cortés (2002, 2008) y McAuley *et al*. (2007).

El análisis de varios escenarios bajo explotación (con mortalidad total, *Z* o por pesca, F) indicó que la población solo podría estar en equilibrio ($r = 0$, $\lambda = 1$) o crecer ($r > 0$, $\lambda > 1$) a niveles bajos de F (≤ 0.10) a la Epc estimada para la zona de estudio (un año), mientras que F mayores a 0.10 podrían causar un decrecimiento poblacional ($r < 0$, $\lambda < 1$). Esto sugiere que *M. californica* podría soportar una presión pesquera limitada a la Epc actual de la zona de estudio (Booth *et al*., 2011; Smart *et al*., 2017). No obstante, cuando se incrementa la Epc también se incrementa la λ y se podrían aplicar valores mayores de F (Tablas 13, 14, 15).

La mayoría de los escenarios realizados en el presente estudio no incluyeron efectos compensatorios denso-dependientes de las poblaciones que podrían causar cambios en la fecundidad, edad de madurez, tasa de crecimiento individual y supervivencia (Rose, 2001 Gedamke *et al.,* 2007), lo que puede causar sesgos en la estimación de la tasa de crecimiento poblacional cuando se incorpora la F a estos análisis (Cortés, 2007). No obstante, como fue mencionado anteriormente en el presente estudio se analizó un tipo de compensación denso-dependiente mediante el potencial de recuperación o de rebote, el cual también indicó que *M. californica* tiene una resiliencia limitada a la presión de pesca.

La susceptibilidad a niveles bajos de F también se ha reportado para otras especies de elasmobranquios como *H. dipterurus* (Smith *et al.,* 2008), *R. steindachneri* (Colín, 2019), *L. ocellata, Dipturus laevis* (Frisk *et al.,* 2002), *Carcharhinus albimarginatus, C. limbatus* (Smart *et al*., 2017), *C. falciformis* (Mondragón-Sánchez, 2015) y *Triakis megalopterus* (Booth *et al*., 2011).

Los batoideos son muy vulnerables a la presión de pesca, principalmente las especies de crecimiento lento y madurez sexual tardía (Dulvy *et al*., 2000, 2008; Dulvy & Reynolds, 2002), por lo que se sugiere en estos casos que la tasa de explotación debe ser baja y la Epc debe ser alta (Au & Smith, 1997). En concordancia, dado un enfoque de manejo precautorio sería recomendable mantener niveles bajos de F (≤ 0.10) y aumentar la Epc para *Myliobatis californica* en la zona de estudio.

Como resultado del análisis de elasticidad mencionado anteriormente, las medidas de manejo deben estar dirigidas principalmente a aumentar la supervivencia de los juveniles de *M. californica*. Entre las medidas de manejo sugeridas para ello se encuentran: el establecimiento de una talla mínima de captura (Smith *et al*., 1998, Cortés, 2002; Frisk *et al.*, 2002; Mollet & Cailliet, 2002), prohibición de la captura de juveniles (Mollet & Cailliet, 2002), regulación de la luz de malla de las redes de enmalle (Frisk *et al.*, 2002), establecimiento de áreas cerradas a la pesca espacial o temporalmente (Márquez-Farías & Castillo-Geniz, 1998, Frisk *et al.*, 2002; Smith *et al*., 2008; Pierce & Bennet, 2010; Barnett *et al,* 2013), reducción de la pesquería incidental (Frisk *et al.*, 2002), delimitación de cuotas de captura (Dulvy *et al*., 2008; Jiménez-García, 2020) y no otorgar nuevos permisos de pesca (Márquez-Farías & Castillo-Geniz, 1998; Jiménez-García, 2020).

El 89 % de las hembras de *M. californica* capturadas en la zona de estudio fueron juveniles, por lo que para aumentar su supervivencia se podría establecer una talla mínima de captura en relación con su talla de madurez sexual (99 cm de AD, Epc de 12 años), aumentar la luz de malla de las redes de enmalle de fondo, no otorgar nuevos permisos de pesca y establecer una cuota de captura. Esto sería

complementario a la veda temporal (mayo-julio) establecida para los elasmobranquios en el Pacífico mexicano (DOF, 2012).

No obstante, las rayas del orden Myliobatiformes como *M. californica* frecuentemente son capturadas por las redes de enmalle debido a que poseen un cuerpo aplanado con aletas pectorales anchas (Ramírez-Amaro & Galván-Magaña, 2019) y una espina en la cola (Smith *et al.*, 2009; Salomón-Aguilar, 2015), por lo que son vulnerables a un intervalo amplio de tamaños de luz de malla y dificulta el establecimiento de pesquerías con redes de enmalle selectivas por talla para esta especie (Smith *et al*., 2008; Ramírez-Amaro & Galván-Magaña, 2019). Esto en conjunto con el hecho de que las pesquerías multiespecíficas de batoideos dificultan el manejo pesquero a nivel de especie (Frisk *et al*., 2002; Ramírez-Amaro & Galván-Magaña, 2019); podría afectar el establecimiento de una talla mínima de captura para *M. californica.* Frisk *et al*. (2002) para solucionar estos problemas sugirieron establecer áreas protegidas de la pesca y reducir la pesquería incidental, mientras que Ramírez-Amaro & Galván-Magaña (2019) sugirieron para el noroeste de BCS limitar el uso de las redes de enmalle o aumentar el tamaño de la luz de malla a más de 25 cm (9.8 pulgadas) de estas redes.

Otros estudios son necesarios para determinar la vulnerabilidad de *M. californica* a diferentes tamaños de luz de malla mayores a 9.8 pulgadas, así como estudios socioeconómicos para evaluar el impacto de establecer un área protegida de la pesca o de limitar el uso de las redes de enmalle en el noroeste de BCS, y de esta forma identificar las medidas de manejo más efectivas para esta especie.

CONCLUSIONES

1. Las capturas de *M. californica* en la zona de estudio inciden principalmente sobre los juveniles, lo que sugiere que la costa noroeste de Baja California Sur (BCS) podría ser una importante área de crianza para esta especie.
2. La mayor abundancia de hembras de *M. californica* en las capturas sugiere una posible segregación por sexos en el noroeste de BCS.
3. Las diferencias en la talla máxima y en la talla de madurez sexual (AD_{50}) entre machos y hembras indican un dimorfismo sexual en *M. californica.*
4. *Myliobatis californica* es una especie de batoideo de crecimiento lento y madurez sexual tardía (de manera más marcada en las hembras).
5. El potencial de recuperación o de rebote estimado para *M. californica* indica que esta especie tiene una capacidad baja para recuperarse de la presión de pesca.
6. La mayor contribución de la elasticidad de los juveniles de *M. californica* a la tasa finita de crecimiento poblacional indica que las medidas de manejo deben estar dirigidas principalmente a incrementar su supervivencia.
7. *Myliobatis californica* tiene una capacidad limitada para soportar la presión de pesca a la edad de primera captura (un año) de la zona de estudio.

RECOMENDACIONES

1. Realizar muestreos en un número mayor de meses en el año para aumentar el tamaño de muestra e incrementar la representatividad de los datos, y de esta forma obtener estimados más robustos de los parámetros biológicos de *M. californica* (por ejemplo: la edad y el crecimiento).
2. Se recomienda utilizar el enfoque y la inferencia multimodelo para obtener mejores estimaciones de los parámetros de crecimiento y de la talla de madurez sexual.
3. Realizar análisis estocásticos mediante la simulación de Monte Carlo para *M. californica* y comparar los resultados de estos modelos con los determinísticos, para analizar si las medidas de manejo sugeridas para la especie son las adecuadas.

BIBLIOGRAFÍA

Acevedo, K., F. Moreno, M. Grijalba-Bendeck, A. Acero & J. Paramo. 2015. Reproductive biology of the Venezuela round stingray *Urotrygon venezuelae* Schultz from the Colombian Caribbean. *Caldasia*, 37(1): 197–209. http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v37n1.50998.

Aguirre, B. 2009. Edad y crecimiento de la raya gavilán *Myliobatis californica* en la parte norte del Golfo de California. Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Baja California, México. 72 p.

Ainsley, S.M., D.A. Ebert, L.J. Natanson & G.M. Cailliet. 2014. A comparison of age and growth of the Bering skate, *Bathyraja interrupta* (Gill and Townsend,1897), from two Alaskan large marine ecosystems. *Fisheries Research*, 154: 17–25.

Akaike, H. 1973. *Information theory as an extension of the maximum likelihood principle*, 267–281. *In*: Petrov, B.N. & F. Csaki (Eds.), Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest.

Alkusairy, H.H. & A.A. Saad. 2017. Some morphological and biological aspects of longnosed skate, *Dipturus oxyrinchus* (Elasmobranchii: Rajiformes: Rajidae), in Syrian marine waters (eastern Mediterranean). *Acta Ichthyol. Piscat*., 47(4): 371–383. DOI: 10.3750/AIEP/02283.

Aranha, A., G. Menezes & M.R. Pinho. 2009. Biological aspects of the velvet belly lantern shark, *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758) off the Azores, North East Atlantic. *Marine Biology Research*, 5(3): 257–267. https://doi.org/10.1080/17451000802433175.

Araújo, P.R.V., J. Marangoni & G. Velasco. 2018. Incidental capture of *Myliobatis goodei* and *Myliobatis ridens* in artisanal fishing in southern Brazil. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.,* 98(7): 1793–1800. doi:10.1017/S0025315417001187.

Araújo, P.R.V., M.C. Fahmit, & G. Velasco. 2016. Reproductive biology of the stingrays, *Myliobatis goodei* and *Myliobatis ridens* (Chondrichthyes: Myliobatidae), in southern Brazil. *J. Fish Biol.*, 89: 1043–1067. doi:10.1111/jfb.13015.

Au, D.W. & S.E. Smith. 1997. A demographic method with population density compensation for estimating productivity and yield per recruit of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci*., 54: 415–420.

Au, D.W., S.E. Smith & C. Show. 2008. Shark productivity and reproductive protection, and a comparison with teleosts. 298–308, *In*: Camhi, M.D., E.K. Pikitch & E.A. Babcock (Eds.), Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Au, D.W., S.E. Smith & C. Show. 2015. New abbreviated calculation for measuring intrinsic rebound potential in exploited fish populations—example for sharks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* 72: 767–773.

Bakhayokho, M. 1983. *Biology of the cuttlefish Sepia officinalis hierredda off the Senegalese coast*, 204–263. *In*: Caddy, J.F. (Ed.), Advances in Assessment of World Cephalopod Resources. FAO Fisheries Technical Paper 231, Roma, 457 p.

Barnett, L.A., M.V. Winton, S.M. Ainsley, G.M. Cailliet & Ebert, D.A. 2013. Comparative demography of skates: life-history correlates of productivity and implications for management. *PLoS One,* 8(5): e65000. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065000

Başusta, N. & E. Aslan. 2018. Age and growth of bull ray *Aetomylaeus bovinus* (Chondrichthyes: Myliobatidae) from the northeastern Mediterranean coast of Turkey. *Cahiers de Biologie Marine*, 59: 107–114.

Baum, J.K. & W. Blanchard. 2010. Inferring shark population trends from generalized linear mixed models of pelagic longline catch and effort data. *Fisheries Research,* 102: 229-239.

Baum, J.K., D. Kehler & R.A. Myers. 2005. Robust estimates of decline for pelagic shark populations in the Northwest Atlantic and Gulf of Mexico. *Fisheries*, 30: 27-30.

Beamish, R.J. & D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 38(8): 982–983.

Beerkircher, L.R., M.S. Shivji & E. Cortés. 2003. A Monte Carlo demographic analysis of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*): implications of gear selectivity. *Fishery Bulletin*, 101(1): 168–174.

Bellodi, A., C. Porcu, R. Cannas, A. Cau, M.F. Marongiu, A. Mulas, S. Vittori & M.C. Follesa. 2016. Life-history traits of the long-nosed skate *Dipturus oxyrinchus*. *J. Fish Biol.*, 90: 867–888. https://doi.org/10.1111/jfb.13205.

Beukema, J.J. 1989. Bias in estimates of maximum life span, with an example of the edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Netherlands Journal of Zoology*, 39(1-2): 79-85.

Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1956. A review of methods of estimating mortality rates in exploited fish population, with special reference to source of bias in catch sampling. *Rapp.P.V.Réun.CIEM*, 140(1): 67–83.

Bizzarro, J.J., W.D. Smith, J.F. Márquez-Farías & 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(2): 137–146. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.10.016.

Blanco-Parra, M., J. Márquez-Farías & Galván-Magaña, F. 2009. Reproductive biology of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, from the Gulf of California, México. *J. Mar. Biol. Ass. U. K*., 89(8): 1655–1662.

Blanco-Parra, M.P., C.A. Niño-Torres, A. Ramírez-González & E. Sosa-Cordero. 2016. Tendencia histórica de la pesquería de elasmobranquios en el estado de Quintana Roo, México. *Ciencias Marinas (número especial)*, 24: 125-137.

Bonfil, R. 1994. *Overview of world elasmobranch fisheries*. Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO). FAO Fish. Tech. Paper 341. FAO. Rome, Italy, 119 p.

Booth, A.J., A.J. Foulis & M.J. Smale. 2011. Age validation, growth, mortality, and demographic modeling of spotted gully shark (*Triakis megalopterus*) from the southeast coast of South Africa. *Fishery Bulletin*, 109(1): 101–112.

Bowker, A.H. 1948. A Test for Symmetry in Contingency Tables. *Journal of the American Statistical Association*, 43(244): 572–574.

Braccini, J.M., W.C. Hamlett, B.M. Gillanders & T.I. Walker. 2007. Embryo development and maternal–embryo nutritional relationships of piked spurdog (*Squalus megalops*). *Mar. Biol*., 150(4): 727–737. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0393-2.

Branstetter, S. 1987a. Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia,* (2): 291–300.

Branstetter, S. 1987b. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the northwestern Gulf of Mexico. *Copeia*, (4): 964–974.

Branstetter, S. 1987c. Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 19(3): 161–173.

Branstetter, S. 1990. *Early Life-History Implications of Selected Carcharhinoid and Lamnoid Sharks of the Northwest Atlantic*. 17–28, *In*: Pratt, H. L. Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi (Eds.), Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries. NOAA Technical Report 90, US Department of Commerce, National Marine Fisheries Service, Silver Spring, MD, USA.

Brouwer, S.L. & M.H. Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fish. Bull.*, 103(2): 258–269. http://aquaticcommons.org/id/eprint/9612.

Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information - Theoretic approach, second ed. Springer-Verlag New York, Inc, USA.

Cailliet, G.M. & K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. 399–447, *In*: Carrier, J.C., J.A. Musick & M.R. Heithaus (Eds.), Biology of sharks and their relatives. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.

Cailliet, G.M., R.L. Radtke & B.A. Welden. 1986. *Elasmobranch Age Determination and Verification: A Review*. 345-360. *In*: Uyeno T., R. Arai, T. Taniuchi & K. Matsuura (Eds.), Indo- Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo–Pacific Fishes. Ichtyological Society of Japan. Tokyo.

Cailliet, G.M., K.G. Yudin, S. Tanaka & T. Taniuchi. 1990. Growth characteristics of two populations of *Mustelus manazo* from Japan based upon cross-readings of vertebral bands. *In*: Pratt Jr., H. L., S.H. Gruber & T. Taniuchi, Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries. *NOAA Technical Report 90*, US Department of Commerce, National Marine Fisheries Service, Silver Spring, MD, USA.

Cailliet, G.M., W.D. Smith, H.F. Mollet & K.J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ. Biol. Fish*., 77: 211–228.

Cailliet, G.M., H.F. Mollet, G.G. Pittenger, D. Bedford, & L.J. Natanson. 1992. Growth and demography of the Pacific angle shark (*Squatina californica*), based upon tag returns off California. *Marine and Freshwater Research*, 43: 1313–1330.

Caltabellotta, F.P., F.M. Silva, F.S. Motta & O.B.F. Gadig. 2019a. Age and growth of the threatened endemic skate *Rioraja agassizii* (Chondrichthyes, Arhynchobatidae) in the western South Atlantic. *Marine and Freshwater Research*, 70: 84–92.

Caltabellotta, F.P., Z.A. Siders, D.J. Murie, F.S. Motta, G.M. Cailliet & O.B. Gadig. 2019b. Age and growth of three endemic threatened guitarfishes *Pseudobatos horkelii*, *P. percellens* and *Zapteryx brevirostris* in the western South Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology,* 95: 1236–1248.

Camhi, M.D., E.K. Pikitch & E.A. Babcock. (Eds.) 2008. Methods to improve understanding of pelagic sharks: demographics, assessment, and stock structure. 285-287. *In*: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Camhi, M.D., S.V. Valenti, S.V. Fordham, S.L. Fowler & C. Gibson. 2009. *The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays: Report of the IUCN Shark Specialist Group Pelagic Shark Red List Workshop*. IUCN Species Survival Commission Shark Specialist Group. Newbury, UK, 78 p.

Campana S.E., L. Marks, W. Joyce & N. Kohler. 2005. Catch, by-catch and indices of population status of blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian Atlantic. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers*, 58: 891–934.

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. doi:10.1111/J.1095-8649.2001.TB00127.X.

Campana, S.E. 2014. *Age determination of elasmobranchs, with special reference to Mediterranean species: a technical manual*. Studies and Reviews. General Fisheries Commission for the Mediterranean No. 94. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 38 p.

Campana, S.E., M.C. Annand & J.I. McMillan 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society,* 124: 131–138.

Campana, S.E., L. Marks, W. Joyce, P. Hurley, M. Showell & D. Kulka. 2001. An analytical assessment of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) population in the northwest Atlantic, with estimates of long-term sustainable yield. Fisheries & Oceans Science, Canadian Science Advisory Secretariat, 59 p.

Capapé, C., Y. Vergne & J.P. Quignard. 2008. New biological data on the eagle ray, *Myliobatis aquila* (Chondrichtyes: Myliobatidae), off the Languedocian coast (Southern France, northern Mediterranean). *Ann. Ser. Hist. Nat.*, 18: 167–172.

Capapé, C., O. Guélorget, Y. Vergne & J.P. Quignard. 2007. Reproductive biology of the common eagle ray *Myliobatis aquila* (Chondrichthyes: Myliobatidae) from the coast of Languedoc (Southern France, Northern Mediterranean). *Vie et milieu*, 57(3): 125–130.

Cappo, M., P. Eden, S.J. Newman & S. Robertson. 2000. A new approach to validation of periodicity and timing of opaque zone formation in the otoliths of eleven species of *Lutjanus* from the central Great Barrier Reef. *Fishery Bulletin*, 98(3): 474–474.

Carlisle, A., A. King, G.M. Cailliet & J.S. Brennan. 2007. Long-term trends in catch composition from elasmobranch derbies in Elkhorn Slough, California. *Marine Fisheries Review*, 69(1–4): 25–45.

Carlson, J.K. & G.R. Parsons. 1997. Age and growth of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northwest Florida, with comments on clinal variation. *Environmental Biology of Fishes*, 50: 331–341.

Carlson, J.K. & C.A. Simpfendorfer. 2015. Recovery potential of smalltooth sawfish, *Pristis pectinata*, in the United States determined using population viability models. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25(2): 187–200.

Carmo, W.P., L.F. Fávaro & R. Coelho. 2018. Age and growth of *Zapteryx brevirostris* (Elasmobranchii: Rhinobatidae) in southern Brazil. *Neotropical Ichthyology,* 16(1): e170005.

Carrier, J.C., H.L. Pratt & J.I. Castro. 2004. Reproductive biology of elasmobranchs. 269-284. *In*: Carrier, J.C., J. A. Musick, & M.R. Heithaus (Eds.), Biology of sharks and their relatives. CRC Press, Boca Raton, FL.

Cartamil, D., O. Santana-Morales, M. Escobedo-Olvera, D. Kacev, L. Castillo-Geniz, J. Graham, R. Rubin & O. Sosa-Nishizaki. 2011. The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California, Mexico. *Fisheries Research*, 108: 393–403.

Casey, J. & R.A. Myers. 1998. Near Extinction of a Large, Widely Distributed Fish. *Science*, 281: 690-692.

Casey, J.G., H.L. Pratt Jr. & C.E. Stillwell, 1985. Age and growth of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) from the western North Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 963–975.

Castillo-Géniz, J.L., J.F. Márquez-Farías, M.R. de la Cruz, E. Cortés & A.C. del Prado, 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. *Mar. Freshwater Res.*, 49: 611–620.

Cervantes-Gutiérrez, F. 2018. Demografía de la raya guitarra pinta *Zapteryx exasperata* (Jordan & Gilbert, 1880) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis para obtener el grado de Doctorado en Ciencias Marinas. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR). 126 p.

Chang, W.Y. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(8): 1208–1210.

Chen, P. & W. Yuan. 2006. Demographic analysis based on the growth parameter of sharks. *Fisheries research*, 78: 374–379.

Chen, Y. & J.E. Paloheimo. 1994. Estimating fish length and age at 50 % maturity using a logistic type model. *Aquat. Sci*., 56(3): 206–219. https://doi.org/10.1007/BF00879965.

Chidlow, J.A., C.A. Simpfendorfer & G.R. Russ. 2007. Variable growth band deposition leads to age and growth uncertainty in the western wobbegong shark, *Orectolobus hutchinsi*. *Marine and Freshwater Research*, 58(9): 856–865.

CIIFEN. 2017–2018. Monitoreo climático. Temperatura Superficial del Mar 2012–2017. Centro Internacional para la Investigación del Fenómeno de El Niño. http://crcosa.ciifen.org/index.php?option=com_content&view=category&layout=blog&id=130&Itemid=520). 15 de mayo del 2020.

Coelho, R., R. Alpizar-Jara & K. Erzini. 2015. Demography of a deep-sea lantern shark *(Etmopterus spinax*) caught in trawl fisheries of the northeastern Atlantic: Application of Leslie matrices with incorporated uncertainties. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 115: 64–72.

Colín, L.D.C. 2019. Demografía y vulnerabilidad de la raya tecolote *Rhinoptera steindachneri* (Elasmobranchii: Rhinopteridae) en el golfo de California, México. Tesis para optar por el grado de Maestro en Ciencias. UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO. 126 p.

CONAPESCA, 2002-2011. Anuarios Estadísticos de Acuacultura y Pesca. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. México.

CONAPESCA, 2017. Anuario Estadístico de Acuacultura y Pesca. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, 297 p.

CONAPESCA, 2018. Anuario Estadístico de Acuacultura y Pesca. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. México, 293 p.

CONAPESCA-INP, 2004. Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Mazatlán, México. 80 p.

Cortés, E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. *Fish. Bull*., 93: 57-66.

Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research*, 39: 199-208.

Cortés, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Rev. Fish. Sci*., 8(4): 299–344. https://doi.org/10.1080/10408340308951115.

Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. *Conservation biology*, 16(4): 1048–1062.

Cortés, E. 2004. Life history patterns, demography, and population dynamics. 449–469. *In*: Carrier, J.C., J. A. Musick, & M.R. Heithaus (Eds.), Biology of sharks and their relatives. CRC Press, Boca Raton, FL.

Cortés, E. 2007. Chondrichthyan demographic modelling: an essay on its use, abuse and future. *Marine and Freshwater Research*, 58(1): 4–6.

Cortés, E. 2008. *Comparative life history and demography of pelagic sharks*. 309–322, *In:* Camhi, M.D., E.K. Pikitch & E.A. Babcock (Eds.), Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation, Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Cortés, E. & G.R. Parsons. 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(4): 709–718.

Cortés, E., A. Domingo, P. Miller, R. Forselledo, F. Mas, F. Arocha, S. Campana, R. Coelho, C. Da Silva, F.H.V. Hazin, H. Holtzhausen, K. Keene, F. Lucena, K. Ramirez, M.N. Santos, Y. Semba-Murakami & K. Yokawa. 2015. Expanded ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Collect Vol Sci Pap ICCAT*, 1(6): 2637–2688.

Cowley, P.D. 1997. Age and growth of the blue stingray *Dasyatis chrysonota chrysonota* from the South-Eastern Cape coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 18(1): 31–38.

Cruz-Martínez, A., X. Chiappa-Carrara & V. Arenas-Fuentes. 2005. Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from southern Gulf of Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35: 367–374.

Cudney-Bueno, R & P. Turk-Boyer. 1998. Pescando entre mareas del alto Golfo de California; una guía sobre la pesca artesanal, su gente y sus propuestas de manejo. CEDO intercultural, Serie técnica No. 1. Sonora, México. 166 p.

Cuevas-Zimbrón, E., O. Sosa-Nishizaki, J.C. Pérez-Jiménez & J.B. O'Sullivan. 2013. An analysis of the feasibility of using caudal vertebrae for ageing the spinetail devilray, *Mobula japanica* (Müller and Henle, 1841). *Environmental biology of fishes*, 96: 907–914.

Da Silva, V.E.L., E.C. Teixeira, N.N. Fabre & V.d.S. Batista. 2018. Reproductive biology of the longnose stingray *Hypanus guttatus* (Bloch & Schneider, 1801) from the northeastern coast of Brazil. *Cah. Biol. Mar.,* 59: 467–472. DOI: 10.21411/CBM.A.C4BC192C.

Dale, J.J., & K.N. Holland. 2012. Age, growth and maturity of the brown stingray (*Dasyatis lata*) around Oahu, Hawai'i. *Marine and Freshwater Research*, 63(6): 475–484.

De Kroon, H., J. Van Groenendael & J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, 81(3): 607–618.

Delgadillo, C. 2018. Evaluación de riesgo ecológico de dos especies de tiburón de importancia comercial en Tamiahua, Veracruz, México. Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México, 66 p.

Diario Oficial de la Federación (DOF), 2007. NORMA Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 14 de febrero del 2007.https://www.gob.mx/profepa/documentos/norma-oficial-mexicana-nom-029-pesc-2006

Diario Oficial de la Federación (DOF), 2012. Acuerdo por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994 para establecer los periodos de veda de pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, jaiba en Sonora y Sinaloa, tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, México. 11 de junio de 2012. http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5253633&fecha=11/06/2012)

Downton-Hoffmann, C.A. 2007. Biología del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856), en Baja California Sur, México. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias Marinas. Centro Interdiscliplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. 194 p.

Dudgeon, C.L., M.J. Noad & J.M. Lanyon. 2008. Abundance and demography of a seasonal aggregation of zebra sharks *Stegostoma fasciatum*. *Marine Ecology Progress Series*, 368: 269–281.

Dulvy, N.K. & J.D. Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology,* 16: 440-450.

Dulvy, N.K., J.D. Metcalfe, J. Glanville, M.G. Pawson & J.D. Reynolds. 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conservation Biology*, 14(1): 283–293.

Dulvy, N.K., J.K. Baum, S. Clarke, L. Compagno, E. Cortés, A. Domingo, S. Fordham, S. Fowler, M. Francis, C. Gibson, J. Martínez, J. Musick, A. Soldo, J. Stevens & S. Valenti. 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst*., 18: 459–482.

Ebert, D.A. 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*). *Marine and Freshwater Research*, 53(2): 517–523.

Ebert, D. 2003. *Sharks, Rays, and Chimaeras of California*, First Edition. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California, 297 p.

Ebert, D.A. & 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(4): 809–815.

Ebert, D.A., L.J.V. Compagno & P.D. Cowley. 2008a. Aspects of the reproductive biology of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from southern Africa. *ICES Journal of Marine Science,* 65: 81–102. doi:10.1093/ICESJMS/FSM169.

Ebert, D.A., W.D. Smith & Cailliet, G.M. 2008b. Reproductive biology of two commercially exploited skates, *Raja binoculata* and *R. rhina*, in the western Gulf of Alaska. *Fisheries Research*, 94: 48–57. doi: 10.1016/J.FISHRES.2008.06.016

Ehemann, N.R., X.A. Pérez-Palafox, P. Mora-Zamacona, M.I. Burgos-Vázquez, A.F. Navia, P.A. Mejía-Falla & V.H. Cruz-Escalona. 2017. Size–weight relationships of batoids captured by artisanal fishery in the southern Gulf of California, Mexico. *J. Appl. Ichthyol*., 33(5): 1051–1054.

Eschmeyer, W.N., E.S. Herald & H. Hammann. 1983. *A field guide to Pacific coast fishes.* Houghton Miffin Co., Boston, Massachusetts, 336 p.

Estalles, M.L., M.R. Perier & E.E.D. Giácomo. 2017. Reproductive biology of *Sympterygia bonapartii* (Chondrichthyes: Rajiformes: Arhynchobatidae) in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Neotropical Ichthyology*, 15(1): e160022.

Fabens, A.J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29: 265–289.

Fahmi, F., M. Adrim & D. Dharmadi. 2009. Size at first maturity of the blue spotted maskray, *Neotrygon kuhli* in Indonesian, waters. *Ind. Fish Res.J.,* 15(2): 29–35. http://dx.doi.org/10.15578/ifrj.15.2.2009.29-35.

Fisher, R.A., G.C. Call & R.D. Grubbs. 2013. Age, growth, and reproductive biology of cownose rays in Chesapeake Bay. *Marine and Coastal Fisheries*, 5: 224–235.

Francis, M.P. & R.I.C.C. Francis. 1992. Growth rate estimates for New Zealand rig (*Mustelus lenticulatus*). *Marine and Freshwater Research*, 43(5): 1157–1176.

Francis, M.P., S.E. Campana & C.M. Jones. 2007. Age under-estimation in New Zealand porbeagle sharks (*Lamna nasus*): is there an upper limit to ages that can be determined from shark vertebrae? *Marine and Freshwater Research*, 58: 10–23.

Francis, R.I.C.C. (1990). Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, 36: 883–902.

Frisk, M.G. 2010. Life history strategies of batoids. 283–316. *In*: Carrier, J.C., J.A. Musick & M.R. Heithaus (Eds.), Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.

Frisk, M.G. & T.J. Miller. 2006. Age, growth, and latitudinal patterns of two Rajidae species in the northwestern Atlantic: little skate (*Leucoraja erinacea*) and winter skate (*Leucoraja ocellata*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 63(5): 1078–1091.

Frisk, M.G., T.J. Miller & N.K. Dulvy. 2005. Life histories and vulnerability to exploitation of elasmobranchs: inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.,* 35: 27–45.

Frisk, M.G., T.J. Miller & 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(3): 576–586.

Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol*., 22: 241–253.

Froese, R., J.T. Thorson & R.B. Reyes Jr. 2014. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes. *J. Appl. Ichthyol*., 30(1): 78–85.

Furlong-Estrada, E., J. Tovar-Ávila & E. Ríos-Jara. 2014. Evaluación de riesgo ecológico de la pesca artesanal para los tiburones capturados en la entrada del Golfo de California. *Hidrobiológica*, 24(2): 83–97.

García-Rodríguez, A., A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña, B.P. Ceballos-Vázquez, T. Pelamatti & J. Tovar-Ávila. 2020. Estimation of the size at sexual maturity of the bat ray (*Myliobatis californica*) in northwestern Mexico through a multi-model inference. *Fisheries Research*, 231: 105712.

Gedamke, T., J.M. Hoenig, J.A. Musick, W.D. DuPaul & S.H. Gruber. 2007. Using demographic models to determine intrinsic rate of increase and sustainable fishing for elasmobranchs: pitfalls, advances, and applications. *North American Journal of Fisheries Management*, 27: 605–618.

Gianeti, M.D., F.M. Santana, L. Yokota, J.E. Vasconcelos, J.F. Días & R.P. Lessa. 2019. Age structure and multi-model growth estimation of longnose stingray *Hypanus guttatus* (Dasyatidae: Myliobatoidei) from north-east Brazil. *Journal of Fish Biology*, 94(3): 481–488.

Girard, M. & M.H. Du Buit. 1999. Reproductive biology of two deep-water sharks from the British Isles, *Centroscymnus coelolepis* and *Centrophorus squamosus* (Chondrichthyes: Squalidae). *J. Mar. Biol. Ass. U. K*., 79(5): 923–931.

Goldman, K.J. 2005. *Age and growth of elasmobranch fishes*. 76–102, *In*: Musick, J.A. & R. Bonfil (Eds.), Management techniques for elasmobranch fisheries. Fisheries Technical Paper 474.

Goldman, K.J., G.M. Cailliet, A.H. Andrews & L.J. Natanson. 2012. *Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes*. 423–451, *In*: Carrier, J.C., J.A. Musick & M.R. Heithaus (Eds.), Biology of Sharks and their Relatives. Taylor & Francis Group, LLC.

Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B.*, 115: 513–583. https://doi.org/10.1098/rstl.1825.0026.

Gray, A.E., T.J. Mulligan & R.W. Hannah. 1997. Food habits, occurrence, and population structure of the bat ray, *Myliobatis californica*, in Humboldt Bay, California. *Environ. Biol. Fish*., 49: 227–238.

Grove, J.S. & R.J. Lavenberg. 1997. *The fishes of the Galápagos Islands*. Stanford University Press, Stanford, California, 683 p.

Haas, D.L., D.A. Ebert & G.M. Cailliet. 2016. Comparative age and growth of the Aleutian skate, *Bathyraja aleutica*, from the eastern Bering Sea and Gulf of Alaska. *Environmental biology of fishes*, 99: 813–828.

Haddon, M. 2011. Modelling and quantitative methods in fisheries. Second Edition. Taylor & Francis Group, LLC, Boca Raton, FL, 433 p.

Hale, L.F. & C.G. Lowe. 2008. Age and growth of the round stingray *Urobatis halleri* at Seal Beach, California. *Journal of Fish Biology*, 73(3): 510–523.

Hamlett, W.C. 2005. Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes. *Shark, batoids and chimaeras*, Vol. 3. Science Publishers, Inc. Enfield, NH, USA., 562 p.

Harry, A.V. 2018. Evidence for systemic age underestimation in shark and ray ageing studies. *Fish and Fisheries*, 19(2): 185–200. https://doi.org/10.1111/faf.12243

Harry, A.V., P.A. Butcher, W.G. Macbeth, J.A. Morgan, S.M. Taylor & P.T. Geraghty. 2019. Life history of the common blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from central eastern Australia and comparative demography of a cryptic shark complex. *Marine and Freshwater Research*, 70: 834–848. https://doi.org/10.1071/MF18141

Hayne, A.H., G.R. Poulakis, J.C. Seitz & J.A. Sulikowski. 2018. Preliminary age estimates for female southern stingrays (*Hypanus americanus*) from Southwestern Florida, USA. *Gulf and Caribbean Research*, 29(1): SC1–SC4.

Heppell, S., C. Pfister & H. de Kroon. 2000a. Elasticity Analysis in Population Biology: Methods and Applications. *Ecology*, 81(3): 605–605.

Heppell, S.S., H. Caswell & L.B. Crowder. 2000b. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, 81(3): 654–665.

Herald, E.S. 1953. The 1952 shark derbies at Elkhorn Slough, Monterey Bay, and at Coyote Point, San Francisco Bay. *California Fish and Game*, 39(2): 237–243.

Herald, E.S., W. Schneedbeli, N. Green, & K. Innes. 1960. Catch records for 17 shark derbies held at Elkhorn Slough Monterey Bay, California. *California Fish and Game*, 46(1): 59–67.

Hernández, C.C. 2012. Parámetros de edad y crecimiento para la evaluación de la población de la raya *Dasyatis americana* en el sureste del Golfo de México. Tesis de maestría, El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Villahermosa, Tabasco, 61p.

Hernández-Covarrubias, V., J.L. Patiño-Valencia & H. Aguirre-Villaseñor. 2014. Inferencia multimodelo: cálculo de la talla media de madurez del ostión de roca *Striostrea prismatica* en Nayarit, México. *Cienc. Pesq*., 22(1): 11–18.

Hernández-Rivas, M.E., S.P. Jiménez-Rosenberg, R. Funes-Rodríguez & R.J. Saldierna-Martínez. 2000. El centro de actividad biológica de la bahía de Sebastián Vizcaíno, una primera aproximación. 65–86*, In*: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (Eds.), BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Heupel, M.R. & C.A. Simpfendorfer. 2002. Estimation of mortality of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, within a nursery area using telemetry data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 624–632. doi:10.1139/F02-036.

Hisano, M., S.R. Connolly & W.D. Robbins. 2011. Population Growth Rates of Reef Sharks with and without Fishing on the Great Barrier Reef: Robust Estimation with Multiple Models. *PLoS ONE*, 6(9): e25028. doi:10.1371/journal.pone.0025028.

Hoenig, J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fish. Bull*., 81(4): 898–903.

Hoenig, J.M., M.J. Morgan & Brown, C.A. 1995. Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 364–368.

Hopkins, T.E. & J.J. Cech. 2003. The influence of environmental variables on the distribution and abundance of three elasmobranchs in Tomales Bay, California. *Environ. Biol. Fish.*, 66: 279–291.

Hurvich, C.M. & C-L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76, 297–307. https://doi.org/10.1093/biomet/76.2.297.

INAPESCA. 2012–2017. Temperatura Superficial del Mar. Boletín hidrometeorológico, Instituto Nacional de Pesca.

Jacob-Cervantes, M.L. & H. Aguirre-Villaseñor. 2014. Inferencia multimodelo y selección de modelos aplicados a la determinación de L50 para la sardina crinuda *Opisthonema libertate* del sur del Golfo de California. *Cienc. Pesq*., 22(1): 61–68.

Jacobsen, I.P. & M.B. Bennett. 2010. Age and growth of *Neotrygon picta, Neotrygon annotata* and *Neotrygon kuhlii* from north-east Australia, with notes on their reproductive biology. *Journal of Fish Biology*, 77(10): 2405–2422.

James, K.C. 2020. Vertebral growth and band-pair deposition in sexually mature little skates *Leucoraja erinacea*: is adult band-pair deposition annual? *Journal of Fish Biology*, 96: 4–13. https://doi.org/10.1111/jfb.14141.

James, K.C. & L.J. Natanson. 2020. Positional and ontogenetic variation in vertebral centra morphology in five batoid species. *Marine and Freshwater Research*, -. https://doi.org/10.1071/MF20183

Jañez, J.A., F.J. Meijide, L.O. Lucifora, C. Abraham & F. Argemi. 2018. Growth and reproduction in captivity unveils remarkable life-history plasticity in the smallnose fanskate, *Sympterygia bonapartii* (Chondrichthyes: Rajiformes). *Neotropical Ichthyology*, 16(4): e180013.

Jensen, A.L. 1996. Beverton and holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*, 53: 820–822.

Jiménez-García, Y.A. 2020. Demografía de *Rhinoptera steindachneri* (Evermann & Jenkins, 1891) y *Narcine entemedor* (Jordan & Starks, 1985); en bahía de La Paz, BCS, México. Tesis para obtener el grado de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. 52 p.

Jones, B.C. & G.H. Geen. 1977. Age determination of an elasmobranch (Squalus acanthias) by X-ray spectrometry. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34(1): 44–48.

Kacev, D., T.J. Sippel, M.J. Kinney, S.A. Pardo, & C.G. Mull. 2017. An Introduction to Modelling Abundance and Life History Parameters in Shark Populations. 45–87. *In*: Advances in marine biology, Vol. 78. Academic Press.

Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fish. Res*., 81: 229–235.

Katsanevakis, S. 2014. Inferencia con modelos múltiples y selección de modelos en pesquerías mexicanas. *Cienc. Pesq*., 22(1): 3–5.

Katsanevakis, S. & C.D. Maravelias. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish Fish*., 9: 178–187.

Kimura, D.K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy Growth curve. *Fish. Bull.*, 77(4): 765–776.

Klimley, A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environ Biol Fish*, 18(1): 27–40.

Kohler, N.E. & P.A. Turner. 2001. Shark tagging: a review of conventional methods and studies. *Environmental Biology of Fishes,* 60: 191–223.

Krebs, C.J. 1985. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, Third Edition. Harper and Row, New York, 800 p.

Kume, G., K. Furumitsu, S. Tanaka & A. Yamaguchi. 2009. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos hynnicephalus* (Batoidea: Rhinobatidae) in Ariake Bay, Japan. *Environ. Biol. Fish*., 85: 289–298. https://doi.org/10.1007/s10641-009-9487-2.

Kutner, M.H., C.J. Nachtsheim, J. Neter & W. Li. 2004. *Applied Linear Statistical Models*, fifth Edition. McGraw-Hill/Irwin, New York, 1396 p.

Kwang-Ming, L. & C. Chen-Tsung. 1999. Demographic analysis of the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, in the northwestern Pacific. *Fisheries science*, 65(2): 218-223.

Kyne, P.M., A.J. Courtney, I.P. Jacobsen & M.B. Bennett. 2016. Reproductive parameters of rhinobatid and urolophid batoids taken as by-catch in the Queensland (Australia) east coast otter-trawl fishery. *J. Fish Biol.*, 89(2): 1208–1226. https://doi.org/10.1111/jfb.13020.

Lara-Menzoza, R.E. 2016. Biología, ecología trófica y demografía de la raya guitarra pinta, *Rhinobatos glaucostigma* (Rajiformes: Rhinobatidae), del Golfo de California. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. 184 p.

Larson, S. & D. Lowry. 2017 (eds.). *Northeast Pacific Shark Biology, Research and Conservation Part A*, Volume 77. Academic Press, 256 p.

Last, P.R., W.T White, M.R. de Carvalho, B. Séret, M.F.W. Stehmann & G.J.P. Naylor (Eds.). 2016. *Rays of the World*. Comstock Publishing, 832 p.

Licandeo, R., & F.T. Cerna. 2007. Geographic variation in life-history traits of the endemic kite skate *Dipturus chilensis* (Batoidea: Rajidae), along its distribution in the fjords and channels of southern Chile. *J. Fish Biol.*, 71(2): 421–440. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2007.01499.x.

Lluch-Belda. D. 2000. Centros de actividad biológica en la costa occidental de Baja California. 49–64*, In*: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (Eds.), BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Lorenzen, K. 1996. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of Fish Biology,* 49: 627–647.

Luquin-Covarrubias, M.A., E. Morales-Bojórquez, S.S. González-Peláez, J.Á. Hidalgo-De-La-Toba, & D.B. Lluch-Cota, 2016. Modeling of growth depensation of geoduck clam *Panopea globosa* based on a multimodel inference approach. *J. Shellfish Res.*, 35(2): 379–387. http://dx.doi.org/10.2983/035.035.0212.

Lynn, R.J. & J.J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 92(C12): 12947–12966.

Lysack, W. 1980. Lake Winnipeg fish stock assessment program. *Manitoba Dept. Nat. Res. MS Rep.,* No. 80–30, 118 p.

Magnusson, A., A.E. Punt & R. Hilborn. 2013. Measuring uncertainty in fisheries stock assessment: the delta method, bootstrap, and MCMC. *Fish and Fisheries*, 14(3): 325–342.

Magurran, A.E. & C.M. Garcia. 2000. Sex differences in behaviour as an indirect consequence of mating system. *Journal of Fish Biology*, 57(4): 839–857.

Márquez-Farías, J.F. 2007a. Reproductive biology of shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus* from the eastern Gulf of California México. *Mar. Biol*., 151: 1445–1454.

Márquez-Farías, J.F. 2007b. Demografía del pez guitarra, *Rhinobatos productus* (Ayres, 1854), del Golfo de California. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 147 p.

Márquez-Farías, J.F. & M.P. Blanco-Parra. 2006. Las rayas del Golfo de California. 305-321. *In:* Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación y Manejo. INAPESCA, SAGARPA, México.

Márquez-Farías, J.F. & J.L. Castillo-Géniz. 1998. Fishery biology and demography of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the southern Gulf of Mexico. *Fisheries Research,* 30: 183-198.

Márquez-Farías, J.F., J.L. Castillo-Géniz & M.C.R. de la Cruz. 1998. Demografía del cazón pech, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), en el sureste del golfo de México. *Ciencias Marinas*, 24(1): 13–34.

Martin, L. 1982. Growth and reproduction of the bat ray, *Myliobatis californica* GILL, in California. In Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree Master of Arts. The Faculty of the Department of Biology San Jose State University. 87 p.

Martin, L.K. & G.M. Cailliet. 1988a. Aspects on the reproduction of the bat ray, *Myliobatis californica*, in central California. *Copeia* (3), 754–762. https://doi.org/10.2307/1445398.

Martin, L.K. & G.M. Cailliet. 1988b. Age and growth determination of the bat ray*, Myliobatis californica* Gill, in central California. *Copeia* (3), 762–773.

Martínez-Flores, G., R.C. Duarte & E. González-Rodríguez. 2006. Caracterización de la temperatura superficial del mar y climatología de la Bahía de la Paz, BCS, México. CICIMAR *Oceánides*, 21(1-2): 81–91.

Martins, M.F., A.F. Pasquino & O.B.F. Gadig. 2018. Reproductive biology of the Brazilian guitarfish, *Pseudobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) from southeastern Brazil, western South Atlantic. *J. Appl. Ichthyol.*, 34: 646–652. https://doi.org/10.1111/jai.13652.

McAuley, R.B., C.A. Simpfendorfer & N.G. Hall. 2007. A method for evaluating the impacts of fishing mortality and stochastic influences on the demography of two long-lived shark stocks*. ICES Journal of Marine Science*, 64(9): 1710–1722.

McFarlane, G.A. & J.R. King. 2006. Age and growth of big skate (*Raja binoculata*) and longnose skate (*Raja rhina*) in British Columbia waters. *Fisheries Research*, 78: 169–178.

Mejía-Falla, P.A., E. Cortés, A.F. Navia, & F.A. Zapata. 2014. Age and growth of the round stingray *Urotrygon rogersi*, a particularly fast-growing and short-lived elasmobranch. *Plos one*, 9(4): e96077. DOI: 10.1371/journal.pone.0096077.

Michael, S.W. 2005. *Reef Sharks and Rays of the World*. ProStar Publications, Annapolis, 107 p.

Miller, D.J. & R.N. Lea. 1972. Guide to the coastal marine fishes of California. *Calif. Dept. Fish Game, Fish Bull*, 157: 1–249.

Mills, L.S., D.F. Doak & M.J. Wisdom. 1999. Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. *Conservation Biology*, 13(4): 815–829.

Molina, J.M. & A.L. Cazorla. 2015. Biology of *Myliobatis goodei* (Springer, 1939), a widely distributed eagle ray, caught in northern Patagonia. *Journal of Sea Research*, 95: 106–114.

Mollet, H.F. & G.M. Cailliet. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Mar. Freshwater Res*., 53: 503–516.

Mollet, H.F., J.M. Ezcurra & J.B. O'Sullivan. 2002. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832). *Marine and Freshwater Research,* 53: 531–541. doi:10.1071/MF0107.

Mondragón-Sánchez, L.F. 2015. Demografía del tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839), en el Pacífico Central Mexicano. Tesis para obtener el grado académico de Maestra en Ciencias. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 68 p.

Morales-Bojórquez, E., H. Aguirre-Villaseñor & G. Cerdenares-Ladrón de Guevara. 2014. Confrontación de hipótesis múltiples en pesquerías, teoría de información y selección de modelos. *Cienc. Pesq*., 22(1): 9–10.

Morales-Bojórquez, E., E.A. Aragón-Noriega, H. Aguirre-Villaseñor, L.E. Calderon-Aguilera & V.Y. Zepeda-Benitez. 2015. Selection of models to predict *Panopea globosa* growth: application of a mixture probability distribution function. *Journal of Shellfish Research*, 34(1): 129–136.

Morales-Zárate, M.V., S.E. Lluch-Cota, D. Voltolina & E.M. Muñoz-Mejía. 2000. Comparación entre zonas de alta actividad biológica en la costa occidental de Baja California: Punta Eugenia y Punta Baja. 99–110*, In*: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (Eds.), BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Morris, P.A., M. Domeier & J. Stephens Jr. 1996. Notes on the occurrence and depth distribution of the bat ray in the southern California Bight, with comments on the effect of trawl size on estimates of abundance. *California Fish and Game*, 82(1): 48–53.

Moutopoulos, D.K. & K.I. Stergiou. 2002. Length–weight and length–length relationships of fish species from the Aegean Sea (Greece). *J. Appl. Ichthyol*., 18(3): 200–203.

Mucientes, G.R., N. Queiroz, L.L. Sousa, P. Tarroso & D.W. Sims. 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biol. Lett.*, 5: 156–159.

Musick, J.A. 1999. *Ecology and conservation of long-lived marine animals*. 1–10, *In*: Musick, J. A. (Ed.), Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Maryland.

Musick, J.A. & R. Bonfil (Eds.). 2005. M*anagement Techniques for Elasmobranch Fisheries.* Fisheries Technical Paper*,* No. 474. Roma, FAO, 251 p.

Musick, J.A., G.H. Burgess, M. Camhi, G. Cailliet & S. Fordham. 2000. Management of sharks and their relatives (Elasmobranchii). *Fisheries,* 25(3): 9-13.

Natanson, L.J. 1993. Effect of temperature on band deposition in the little skate, *Raja erinacea*. *Copeia*, 199–206.

Natanson, L.J., J.G. Casey & N.E. Kohler. 1995. Age and growth estimates for the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 93: 116–126.

Natanson, L.J., G.B. Skomal, S.L. Hoffmann, M.E. Porter, K.J. Goldman & D. Serra. 2018. Age and growth of sharks: do vertebral band pairs record age? *Marine and Freshwater Research*, 69: 1440–1452. https://doi.org/10.1071/MF17279.

Neer, J.A. & G.M. Cailliet. 2001. Aspects of the life history of the Pacific electric ray, *Torpedo californica* (Ayres). *Copeia*, 3: 842–847.

Neer, J.A. & B.A. Thompson. 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. 2006. *Fishes of the world*, Fourth edition. John Wiley & Sons Inc. Hoboken. New Jersey, 622 p.

Odenweller, D.B. 1975. An unusual aggregation of bat rays, *Myliobatis californica*. *California Fish and Game*, 61(3): 159.

Officer, R.A., A.S. Gason, T.I. Walker, & J.G. Clement. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, (*Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*): implications for age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 1765–1777.

Officer, R.A., R.W. Day, J.G. Clement & L.P. Brown. 1997. Captive gummy sharks, *Mustelus antarcticus*, form hypermineralised bands in their vertebrae during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 54: 2677–2683.

Okamura, H. & Y. Semba. 2009. A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66: 771–780.

Okamura, H., A.E. Punt, Y. Semba & M. Ichinokawa. 2013. Marginal increment analysis: a new statistical approach of testing for temporal periodicity in fish age verification. *Journal of Fish Biology*, 82(4): 1239–1249.

Oliveira, C.D.L., C.Y.B. Oliveira, J.P.G. Camilo & V. da Silva Batista. 2021. Demographic analysis reveals a population decline of the Longnose stingray *Hypanus guttatus* in Northeastern Brazil. *Regional Studies in Marine Science*, 41: 101554.

Oviedo-Pérez, J.L., H. Zea-De la Cruz, H. Aguirre-Villaseñor, C. Meiners-Mandujano, L. Jiménez-Badillo & L. González-Ocaranza. 2014. Talla de madurez sexual del tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* en Veracruz, México. *Cienc. Pesq*., 22(1): 37–45.

Paesch, L. & M.C. Oddone. 2008. Change in size-at-maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. *Neotrop. Ichthyol*., 6(2): 223–230. http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252008000200009.

Panfili, J., H. de Pontual, H. Troadec & P.J. Wright (Eds.). 2002. *Manual of fish schlerochronology*. Ifremer-IRD coedition, Brest, France, 463 p.

Parsons, K.T., J. Maisano, J. Gregg, C.F. Cotton & R.J. Latour. 2018. Age and growth assessment of western North Atlantic spiny butterfly ray *Gymnura altavela* (L. 1758) using computed tomography of vertebral centra. *Environmental biology of fishes*, 101(1): 137–151.

Pauly, D. 1984. *Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators*. ICLARM Studies and Reviews 8, 325 p.

Pelamatti, T. 2015. Reproductive biology of the bat ray *Myliobatis californica* off the west coast of Baja California Sur, Mexico. Msc diss., Universitá Politecnica delle Marche, Ancona, Italia. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 101 p.

Peterson, I. & J.S. Wroblewski (1984). Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*, 41: 1117-1120.

Pierce, S.J. & M.B. Bennett. 2009. Validated annual band-pair periodicity and growth parameters of blue-spotted maskray *Neotrygon kuhlii* from south-east Queensland, Australia. *Journal of Fish Biology*, 75: 2490–2508.

Pierce, S.J. & M.B. Bennett. 2010. Destined to decline? Intrinsic susceptibility of the threatened estuary stingray to anthropogenic impacts. *Marine and Freshwater Research*, 61(12): 1468–1481.

Porcu, C., A. Bellodi, A. Cau, R. Cannas, M.F. Marongiu, A. Mulas & M.C. Follesa. 2020. Uncommon biological patterns of a little known endemic Mediterranean skate, *Raja polystigma* (Risso, 1810). *Regional Studies in Marine Science*, 34: 101065.

Powter, D.M. & W. Gladstone. 2008. Demographic analysis of the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* in the coastal waters of eastern Australia. *Marine and Freshwater Research*, 59: 444–455.

Rambahiniarison, J.M., M.J. Lamoste, C.A. Rohner, R. Murray, S. Snow, J. Labaja, G. Araujo & A. Ponzo. 2018. Life history, growth, and reproductive biology of four mobulid species in the Bohol Sea, Philippines. *Front. Mar. Sci*., 5: 269.

Ramírez-Amaro. S. & G. Galván-Magaña. 2019. Effect of gillnet selectivity on elasmobranchs off the northwestern coast of Mexico. *Ocean and Coastal Management*, 172: 105–116.

Ramírez-Amaro. S., D. Cartamil, F. Galván-Magaña, G. González-Barba, J.B. Graham, M. Cabrera-Fernández, O. Escobar-Sanchez, O. Sosa-Nishizaki & A. Rochin-Alamillo. 2013. The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico, management implications. *Scientia Marina*, 77(3): 473-487.

Rastgoo, A. R., M.R. Fatemi, T. Valinassab & M.S. Mortazavi. 2016. Length–weight relationships for 10 elasmobranch species from the Oman Sea. *J. Appl. Ichthyol*, 32(4): 734–736.

Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 191: 1–382.

Ricker, W.E. 1979. *Growth Rates and Models*. 677–743. I*n*: Hoar, W.S., D.J. Randall & J.R. Brett (Eds.), Fish Physiology, vol. 8. Academic Press, New York.

Roa, R., B. Ernst & F. Tapia. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fish. Bull.,* 97: 570–580.

Rolim, F.A., Z.A. Siders, F.P. Caltabellotta, M.M. Rotundo & T. Vaske-Júnior. 2020. Growth and derived life history characteristics of the Brazilian electric ray *Narcine brasiliensis*. *Journal of Fish Biology,* 97(2): 396–408.

Romero-Caicedo, A.F. & M. Carrera-Fernández. 2015. Reproduction of the whitesnout guitarfish *Rhinobatos leucorhynchus* in the Ecuadorian Pacific Ocean. *J. Fish Biol,* 87: 1434–1448. https://doi.org/10.1111/jfb.12794.

Rose, K.A., J.H. Cowan, K.O. Winemiller, R.A. Meyers & R. Hilborn. 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries*, 2: 293–327. doi:10.1046/J.1467-2960.2001. 00056.X

Ruocco, N.L. 2012. Ecología y conservación de los chuchos (Chondrichthyes, Myliobatiformes) del ecosistema costero bonaerense y uruguayo. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 271 p.

Ruocco, N.L., L.O. Lucifora, J.D. de Astarloa, E. Mabragaña & S.M. Delpiani. 2012. Morphology and DNA barcoding reveal a new species of eagle ray from the southwestern Atlantic: *Myliobatis ridens* sp. nov. (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Myliobatidae). *Zool. Stud.,* 51(6): 862–873.

Saadaoui, A., B. Saidi, S. Enajjar & M.N. Bradai. 2015. Reproductive biology of the common stingray *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) off the Gulf of Gabès (Central Mediterranean Sea). *Cah. Biol. Mar*., 56: 389–396.

Sagarese, S.R. & M.G. Frisk. 2010. An investigation on the effect of photoperiod and temperature on vertebral band deposition in little skate *Leucoraja erinacea*. *Journal of Fish Biology*, 77: 935–946.

Saldaña-Ruiz, L.E., O. Sosa-Nishizaki, Z. Ramírez-Mendoza, M.A. Pérez-Miranda, F.I. Rocha-González & M.C. Rodríguez-Medrano. 2016. Reconstrucción de capturas por especie de la pesca artesanal de rayas del Golfo de California, 1997-2014. *Ciencia Pesquera* (Número especial), 24: 81–96.

Salgado-Cruz, L. 2015. Edad y crecimiento de *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) y *L. inermis* (Peters, 1869) (Perciformes: Lutjanidae) en la costa de Oaxaca. Tesis para obtener el grado de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. 61 p.

Salomón-Aguilar, C. 2015. Zonas prioritarias de conservación de rayas y mantarrayas en el noroeste del Pacífico mexicano. *Ciencia Pesquera*, 23(2): 77–99.

Santana, F.M., P. Duarte-Neto & R. Lessa. 2009. Demographic analysis of the night shark (*Carcharhinus signatus*, Poey, 1868) in the equatorial Southwestern Atlantic Ocean. *Fisheries Research*, 100: 210–214.

Santander-Neto, J., M.L. Araújo & R.P. Lessa. 2016. Reproductive biology of *Urotrygon microphthalmum* (Batoidea: Urotrygonidae) from north-eastern Brazil, tropical west Atlantic Ocean. *J. Fish. Biol*., 89: 1026–1042. https://doi.org/10.1111/jfb.12951.

Schluessel, V. 2008. Life history, population genetics and sensory biology of the white spotted eagle ray *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) with emphasis on the relative importance of olfaction. PhD Thesis, University of Queensland. 344 p.

Schramm Jr., H. L. 1989. Formation of annuli in otoliths of bluegills. Transactions of the American Fisheries Society 118(5): 546–555.

Serra-Pereira, B., K. Erzini & I. Figueiredo. 2015. Using biological variables and reproductive strategy of the undulate ray *Raja undulata* to evaluate productivity and susceptibility to exploitation. *J. Fish Biol.*, 86: 1471–1490. https://doi.org/10.1111/jfb.12653.

Sierra-Beltrán, A.P. 2000. Posibilidades para el monitoreo ambiental y biológico en BAC mexicanos como una estrategia para la prevención, detección y mitigación de floraciones algales nocivas. 29–48*, In*: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (Eds.), BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Silva, F.G. & M. Vianna. 2018. Diet and reproductive aspects of the endangered butterfly ray Gymnura altavela raising the discussion of a possible nursery area in a highly impacted environment. *Braz. j. oceanogr*., 66(3): 315–324. http://dx.doi.org/10.1590/s1679-8759201801906603.

Simpfendorfer, C.A. 1999. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. *Fishery Bulletin,* 97: 978–986.

Simpfendorfer, C.A. 2000. Predicting population recovery rates for endangered western Atlantic sawfishes using demographic analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 58: 371–377.

Simpfendorfer, C.A. 2005. Demographic models: life tables, matrix models and rebound potential. 143-153. *In*: Musick, J.A. & R. Bonfil (Eds.), Management techniques for elasmobranch fisheries. Fisheries Technical Paper 474, Rome.

Simpfendorfer, C.A., R. Bonfil, & R.J. Latour. 2005. *Mortality estimation*. 127–142, *In:* Musick, J.A. & R. Bonfil (Eds.), Management techniques for elasmobranch fisheries. Fisheries Technical Paper 474, Rome.

Sims, D.W. 2005. *Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks.* 127–147, *In*: Ruckstuhl, K.E. & P. Neuhaus (Eds.), Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes. Cambridge University Press, Cambridge.

Smart, J., A. chin, A.J. Tobin & C.A. Simpfendorfer. 2016. Multimodel approaches in shark and ray growth studies: strengths, weaknesses and the future. *Fish and Fisheries,* 1–17.

Smart, J.J., A. Chin, A.J. Tobin, W.T. White, B. Kumasi & C.A. Simpfendorfer. 2017. Stochastic demographic analyses of the silvertip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) and the common blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) from the Indo-Pacific. *Fisheries research*, 191: 95–107.

Smart, J.J., A.E. Punt, M. Espinoza, W.T. White & C.A. Simpfendorfer. 2018. Refining mortality estimates in shark demographic analyses: a Bayesian inverse matrix approach. *Ecological applications*, 28(6): 1520–1533.

Sminkey, T.R. & J.A. Musick. 1995. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. *Copeia,* (4): 871–883.

Smith, J.W. & J.V. Merriner, 1987. Age and growth, movements and distribution of the cownose ray, Rhinoptera bonasus, in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 10(2): 153–164.

Smith, S.E., D.W. Au & C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Mar. Freshwater Res.,* 49(7): 663–678.

Smith, W.D. 2005. Life history aspects and population dynamics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. M.S. thesis. Moss Landing Marine Laboratories and San Francisco State University. San Francisco, California, USA. 221 p.

Smith, W.D., J.J. Bizzarro & G.M. Cailliet. 2009. La pesca artesanal de elasmobranquios en la costa oriental de Baja California, México: Características y consideraciones de manejo. *Ciencias Marinas,* 35(2): 209–236.

Smith, W.D., G.M. Cailliet & E. Cortés. 2008. Demography and elasticity of the diamond stingray, *Dasyatis dipterura*: parameter uncertainty and resilience to fishing pressure. *Marine and Freshwater Research*, 59(7): 575–586. DOI: 10.1071/MF07020.

Smith, W.D., G.M. Cailliet & E.M. Melendez. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*, 58(1): 54–66. https://doi.org/10.1071/MF06083.

Snelson, F.F. Jr., B.L. Roman & G.H. Burgess. 2008. *The reproductive biology of pelagic elasmobranchs*. 24–45, *In*: Camhi, D. & E.K. Pikintch (Eds.), Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Soriano, M., J. Moreau, J.M. Hoenig & 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,* 121: 486–493. doi:10.1577/1548-8659(1992)121<0486:NFFTAO>2.3.CO;2.

Sosa-Nishizaki, O., J.F. Márquez-Farías, & C.J Villavicencio-Garayzar. 2008. Case study: Pelagic shark fisheries along the west coast of Mexico. 275-282. *In:* Camhi, M.D., E.K. Pikitch & E.A. Babcock, Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation. Blackwell Publishing Ltd.

Sparre, P. & S.C. Venema. 1997. *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales*. Parte 1. Manual. FAO Doc. Tec. de pesca No. 306.1 Rev. 2, Roma 420 p.

Tagliafico, A., N. Ehemann, M.S. Rangel & N. Rago. 2016. Exploitation and reproduction of the bullnose ray (*Myliobatis freminvillei*) caught in an artisanal fishery in La Pared, Margarita Island, Venezuela. Fish. Bull., 114: 144–152. doi: 10.7755/FB.114.2.2.

Tagliafico, A., N. Rago, S. Rangel & J. Mendoza. 2012. Exploitation and reproduction of the spotted eagle ray (*Aetobatus narinari*) in the Los Frailes Archipelago, Venezuela. *Fishery Bulletin,* 110: 307–316.

Talent, L. 1985. The ocurrence, seasonal distribution, and reproductive condition of elasmobranch fishes in Elkhorn Slough, California. *Calif. Fish and Game*, 71(4): 210–219.

Tanaka, S. 1990. *Age and growth studies on the calcified structures of newborn sharks in laboratory aquaria using tetracycline*. 189–202, *In*: Pratt Jr., H. L., S. H. Gruber & T. Taniuchi (Eds.), Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries. *NOAA Technical Report 90*, US Department of Commerce, National Marine Fisheries Service, Silver Spring, MD, USA.

Tanaka, S., G.M. Cailliet & K.G. Yudin. 1990. Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca*: technique or population? 177–187, *In*: Pratt Jr., H.L., S.H. Gruber & T. Taniuchi (Eds.), Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries. *NOAA Technical Report 90*, US Department of Commerce, National Marine Fisheries Service, Silver Spring, MD, USA.

Taylor, C.C. 1958. Cod Growth and Temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 23(3): 366–370. https://doi.org/10.1093/icesjms/23.3.366.

Then, A.Y., J.M. Hoenig, N.G. Hall & D.A. Hewitt. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 82–92.

Thorson, J.T. & C.A. Simpfendorfer. 2009. Gear selectivity and sample size effects on growth curve selection in shark age and growth studies. *Fisheries Research*, 98: 75–84.

Tolentino, V.A., M.G. Cabello, F.A. Linares & C.R. Mendoza. 2008. Age and growth of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) from the Southern coast of Sinaloa, México. *Hidrobiológica*, 18(1): 31–40.

Torres, B., G. Morey & J. Tomás. 2005. Interpretation of vertebral growth marks as annuli in the sandbar shark *Carcharhinus plumbeus*: analysis of vertebrae of

captive specimens. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 1167–1170.

Torres-Palacios, K., P.A. Mejía-Falla, A.F. Navia, V.H. Cruz-Escalona, R. Félix-Uraga, & C. Quiñonez-Velázquez. 2019. Age and growth parameters of the Panamic stingray (*Urotrygon aspidura*). *Fishery Bulletin* 117(3): 169–180.

Tovar-Ávila, J., R.W. Day & T.I. Walker. 2010. Using rapid assessment and demographic methods to evaluate the effects of fishing on *Heterodontus portusjacksoni* off far-eastern Victoria, Australia. *Journal of Fish Biology,* 77: 1564–1578.

Tribuzio, C.A. & G.H. Kruse. 2011. Demographic and risk analyses of spiny dogfish (*Squalus suckleyi*) in the Gulf of Alaska using age-and stage-based population models. *Marine and Freshwater Research*, 62: 1395–1406.

Tsikliras, A. & K. Stergiou. 2014. Age at maturity of Mediterranean marine fishes. *Medit. Mar. Sci.*, 16(1): 5–20. http://dx.doi.org/10.12681/mms.659.

Türker, D., K. Zengin & Ö.K. Tunay. 2019. Length-weigth relationships for nine chondrichthyes fish species from Edremit bay (North Aegean Sea). *Turk. J. Fish. & Aquat. Sci.,* 19(1): 71–79.

van Hees, K., Pien C., D.A. Ebert, G.M. Cailliet & W.D. Smith. 2015. *Myliobatis californicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T39416A80677869. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T39416A80677869.en. Revisado el 15 de marzo del 2021.

Verdugo-Díaz, G., A. Martínez-López, M.M. Villegas-Aguilera & G. Gaxiola-Castro. 2014. Producción primaria y eficiencia fotosintética en Cuenca Alfonso, Bahía de la Paz, Golfo de California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49(3): 527–536.

Villavicencio, C. 1996. Tallas, proporción de sexos y reproducción de *Myliobatis californica* y *M. longirostris* (Pisces: Myliobatidae) en Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop*., 43(2): 291–295.

Vinyard, E.A., B.S. Frazier, J.M. Drymon, J.J. Gelsleichter & W.J. Bubley. 2019. Age, growth, and maturation of the Finetooth Shark, Carcharhinus isodon, in the Western North Atlantic Ocean. *Environ. Biol. Fishes*, 102(12): 1499–1517. https://doi.org/10.1007/s10641-019-00929-9.

von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology,* 10: 181–213.

Walker, T.I. 2005. *Reproduction in Fisheries Science.* 81–127, *In*: Hamlett, W.C. (Ed.), Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes. Shark, batoids and chimaeras. Vol 3, Science Publishers, Inc., Enfield, NH, USA.

Walker, P.A. & J.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(3): 392–402.

Wearmouth, V.J. & Sims, D.W. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advances in marine biology*, 54: 107–170.

Welch, D.W. & G.A. McFarlane. 1990. Quantifying the growth of female Pacific Hake (*Merluccius productus*): An example of measuring uncertainty and bias in non-linear parameter estimation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(4): 672–681.

Wen-Pei, T., L. Kwang-Ming & J. Shoou-Jeng. 2010. Demographic analysis of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus*, in the north-western Pacific using a stochastic stage-based model. *Marine and Freshwater Research*, 61: 1056–1066.

White, E.R., J.D. Nagy & S.H. Gruber. 2014a. Modeling the population dynamics of lemon sharks. *Biology Direct*, 9: 23.

White, J., C.A. Simpfendorfer, A.J. Tobin & M.R. Heupel. 2014b. Age and growth parameters of shark-like batoids. *Journal of Fish Biology*, 84(5): 1340–1353.

White, W., N. Hall & I. Potter. 2002. Size and age compositions and reproductive biology of the nervous shark *Carcharhinus cautus* in a large subtropical embayment, including an analysis of growth during pre- and postnatal life. *Mar. Biol.*, 141(6): 1153–1164.

Winton, M.V., L.J. Natanson, J. Kneebone, G.M. Cailliet & D.A. Ebert. 2014. Life history of *Bathyraja trachura* from the eastern Bering Sea, with evidence of latitudinal variation in a deep-sea skate species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(2): 411–422.

Wisdom, M.J., L.S. Mills & D.F. Doak. 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology*, 81(3): 628–641.

Yamaguchi, A., I. Kawahara & S. Ito. 2005. Occurrence, growth and food of longheaded eagle ray, *Aetobatus flagellum*, in Ariake Sound, Kyushu, Japan. *Environmental Biology of fishes,* 74 229–238.

Yamaguchi, A., T. Taniuchi & M. Shimizu. 1998. Geographic variation in growth of the starspotted dogfish *Mustelus manazo* from five localities in Japan and Taiwan. *Fisheries Science*, 64(5): 732–739.

Yamaguchi, A., T. Taniuchi & M. Shimizu. 2000. Geographic variations in reproductive parameters of the starspotted dogfish, *Mustelus manazo*, from five localities in

Japan and in Taiwan. *Environ. Biol. Fish*., 57: 221–233. https://doi.org/10.1023/A:1007558324902.

Yates, F. 1934. Contingency tables involving small numbers and the χ^2 test. Supplement to the *Journal of the Royal Statistical Society*, 1(2): 217–235.

Yigin, C.C., & A. Ismen. 2009. Short Communication Length–weight relationships for seven rays from Saros Bay (North Aegean Sea). *J. Appl. Ichthyol*, 25(1): 106–108.

Zar, J.H. 1999. *Bioestatistical analysis*, 4th Edition. Pretince Hall, New Jersey, USA, 929 p.

Zhu, G.P., X.J. Dai, L.M. Song & L.X. Xu. 2011. Size at Sexual Maturity of Bigeye Tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: scombridae) in the Tropical Waters: a Comparative Analysis. *Turk. J. Fish. Aquat. Sci*., 11: 149–156. DOI: 10.4194/trjfas.2011.0119.