



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**

**EDAD Y CRECIMIENTO DE LA RAYA
ESPINOSA *Urotrygon aspidura* DE LA ZONA
CENTRO-SUR DEL PACÍFICO COLOMBIANO**

**TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

**PRESENTA:
KATHERINE TORRES PALACIOS**

**LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO
DICIEMBRE DE 2015**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA 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 5 del mes de Noviembre del 2015 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"EDAD Y CRECIMIENTO DE LA RAYA ESPINOSA *Urotrygon aspidura* DE LA ZONA CENTRO-SUR DEL PACÍFICO COLOMBIANO"

Presentada por el alumno:

TORRES

Apellido paterno

PALACIOS

materno

KATHERINE

nombre(s)

Con registro:

B	1	3	0	8	7	3
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DRA. PAOLA ANDREA MEJÍA FALLA
Directora de Tesis

DR. ROBERTO FÉLIX URUGA
2º. Director de Tesis

DR. CASIMIRO QUIÑONEZ VELÁZQUEZ

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

DR. ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 19 del mes de Noviembre del año 2015

El (la) que suscribe KATHERINE TORRES PALACIOS Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B130873 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DRA. PAOLA ANDREA MEJÍA FALLA y DR. ROBERTO FÉLIX URAGA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"EDAD Y CRECIMIENTO DE LA RAYA ESPINOSA *Urotrygon aspidura*

DE LA ZONA CENTRO-SUR DEL PACÍFICO COLOMBIANO"

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: rfelix@ipn.mx - pmejia@squalus.org - kathetorresp@gmail.com

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

Katherine Torres P.

BIÓL. KATHERINE TORRES PALACIOS

Nombre y firma del alumno

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación SQUALUS por permitirme ser parte del proyecto que hizo posible esta tesis, el cual fue co-financiado por Colciencias (contrato RC 156-2010), Padi Foundation y la Iniciativa de Especies Amenazadas (Beca IEA-2012-04-12-18-55-26).

A CONACyT por la beca para el desarrollo de mis estudios y por el apoyo logístico a través del proyecto “Demografía de los batoideos costeros más abundantes en el Pacífico mexicano centro-norte” (CONACYT CB 2012/180894).

A CICIMAR-IPN por la formación recibida, y el apoyo logístico y financiero a través de las becas BEIFI y COFAA para presentar trabajos en congresos, tomar cursos y demás actividades académicas de las que fui parte.

A mi comité tutorial conformado por el Dr. Roberto Félix Uruga, Dr. Víctor H. Cruz Escalona y Dr. Casimiro Quiñonez en CICIMAR y a la Dra. Paola Andrea Mejía Falla y el Dr. Andrés Felipe Navia de la Fundación SQUALUS, por su acompañamiento, enseñanzas y apoyo durante el desarrollo de la tesis.

Al Dr. José de la Cruz por permitirme utilizar el espacio y equipos de la Colección Ictiológica del CICIMAR.

Quiero agradecer a Pao (mi directora) y a Andrés, junto con Sergio Hleap y Rafa (que en paz descanse), por ser quienes me introdujeron al mundo de los elasmobranquios y por ser parte de mi formación académica y personal por más de ocho años. Ustedes me han demostrado todo lo que se puede lograr con dedicación, honradez, paciencia y alegría... gracias por su voto de confianza.

A mis amigos/colegas de la Fundación SQUALUS por su ayuda en campo y laboratorio, asimismo por su colaboración con las presentaciones durante la maestría. Es un gusto trabajar con ustedes.

A mis amigos/colegas del laboratorio del proyecto demografía de batoideos por compartir conocimientos, generar sonrisas y estar en los momentos difíciles.

A mis padres Jaime e Isabel y mi hermana Tatiana, por su apoyo y cariño incondicional pues son mi polo a tierra.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
3. JUSTIFICACIÓN.....	9
4. OBJETIVOS.....	10
5. HIPÓTESIS.....	10
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
6.1. Especie objeto de estudio	11
6.2. Área de estudio y fase de campo	11
6.3. Fase de laboratorio	13
6.4. Definición de la técnica	13
6.4.1. Grosor.....	13
6.4.2. Tinción	14
6.5. Precisión y sesgo de las lecturas	17
6.6. Periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento.....	19
6.7. Modelos y parámetros de crecimiento.....	21
7. RESULTADOS	24
7.1. Estructura de tallas.....	24
7.2. Definición de la técnica	25
7.3. Precisión y sesgo de las lecturas de edad	33
7.4. Periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento.....	34
7.5. Estructura de edades	36
7.6. Modelos y parámetros de crecimiento.....	37
8. DISCUSIÓN.....	40
8.1. Definición de la técnica	40
8.2. Precisión y sesgo de las lecturas	42
8.3. Periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento.....	43
8.4. Modelos y parámetros de crecimiento.....	44
9. CONCLUSIONES.....	48
10. LITERATURA CITADA	49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de estudio donde se realizaron las recolectas de los especímenes de raya espinosa <i>Urotrygon aspidura</i> . Bahía Málaga (BM) y Bahía de Buenaventura (BB).	12
Figura 2. Esquema de las secciones obtenidas para la prueba de grosor. Se usaron cuatro individuos por cada tamaño de vértebra (n=12) y tres vértebras por cada individuo.	14
Figura 3. Esquema de las secciones usadas para la prueba preliminar de tinción. Se usaron cinco individuos por grupo de tratamientos (n=10). Se usaron Azul de Metileno, Cristal Violeta (CV), Fucsina Ácida (FA), Fucsina Básica (FB), Rojo de Alizarina (RA), Verde Claro (VC), Marrón de Bismarck (MB), y sin tinción (ST ningún tinte, Agua Destilada y Alcohol).	15
Figura 4. Imagen digital de un corte tipo corbatín con el Foco (F), Marca de Nacimiento (MN), banda clara (BC) y banda oscura (BO). Las flechas indican las bandas delgadas o claras.....	17
Figura 5. Imagen digital de un corte tipo corbatín indicando las medidas que fueron registradas para el análisis de edad. F: foco o centro del corbatín; MN: marca de nacimiento; R: radio de la vértebra; R_n : longitud de la última banda formada y R_{n-1} : longitud de la penúltima banda formada; I: <i>Intermedialia</i> y CC: <i>Corpus Calcareum</i>	20
Figura 6. Estructura de tallas por sexos de <i>Urotrygon aspidura</i> en la zona central del Pacífico colombiano.....	24
Figura 7. Gráficos de sesgo por edad para los tratamientos con a) Agua Destilada, Alcohol y Sin Tinción y para b) Verde Claro 3, 5 y 10 minutos.....	28
Figura 8. Gráficos de sesgo por edad para los tratamientos con: a) Azul de Metileno 10, 15 y 20 minutos para grandes y medianas y 7, 10 y 15 para las pequeñas y b) Cristal violeta 7, 10 y 15 minutos.....	30
Figura 9. Gráficos de sesgo por edad para los tratamientos con a) Fucsina Básica 1, 5, 10 y 20 minutos y para b) Rojo de Alizarina 3, 7, 10 y 15 minutos.	31
Figura 10. Gráfico de sesgo por edad de las lecturas definitivas del número de pares de bandas para la estimación de la edad de <i>Urotrygon aspidura</i> . Los cuadros negros corresponden al valor promedio y las barras al error estándar.....	33

Figura 11. Análisis del tipo de borde con los porcentajes de borde oscuro (banda ancha) y claro (banda delgada) correspondiente a cada mes (n=234).	34
Figura 12. Índice de Incremento Marginal por mes de captura de <i>Urotrygon aspidura</i> . Los cuadros corresponden a la mediana y las barras a los percentiles 25 y 75.	35
Figura 13. Estructura de edades para hembras y machos de <i>Urotrygon aspidura</i>	36
Figura 14. Modelo bifásico de cinco parámetros que describe el crecimiento de hembras de <i>Urotrygon aspidura</i> , con un cambio a aproximadamente los 1.9 años de edad y 15 cm de ancho de disco.	38
Figura 15. Modelos de tres parámetros que describen el crecimiento de machos de <i>Urotrygon aspidura</i> , von Bertalanffy (línea continua inferior), Gompertz (línea punteada media) y Logístico (línea discontinua, superior).	39

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Resumen de tiempos de tinción para cada uno de los tamaños de vértebra.	15
Tabla 2.	Fórmulas matemáticas y abreviaciones de los modelos de crecimiento individual ajustados a los datos de edad estimados para <i>Urotrygon aspidura</i>	21
Tabla 3.	Resultados de los análisis de precisión y sesgo para los tratamientos aplicados a vértebras grandes, medianas y pequeñas de <i>Urotrygon aspidura</i> . El tratamiento seleccionado por tamaño de vértebra es resaltado en negrita.	25
Tabla 4.	Parámetros de los modelos de crecimiento (AD_{∞} : ancho de disco asintótico, k : tasa intrínseca de crecimiento y AD_0 : talla de nacimiento), y criterios de ajuste y selección de los modelos de crecimiento (MSE: valor residual más pequeño o varianza de los residuales, RSS: suma de cuadrados de los residuales, AIC: criterio de información de Akaike, Δ_i : delta de i y w_i : peso de Akaike) de hembras de <i>Urotrygon aspidura</i> . Los modelos son: von Bertalanffy (VBGM-2, VBGM-3), Gompertz (GGM-2, GGM-3) y Logístico (LGM-2, LGM-3) con dos y tres parámetros respectivamente; y el modelo logístico con cuatro y cinco parámetros (TPGM-4, TPGM-5).	37
Tabla 5.	Parámetros de los modelos de crecimiento (AD_{∞} : ancho de disco asintótico, k : tasa intrínseca de crecimiento y AD_0 : talla de nacimiento), y criterios de ajuste y selección de los modelos de crecimiento (MSE: valor residual más pequeño o varianza de los residuales, RSS: suma de cuadrados de los residuales, AIC: criterio de información de Akaike, Δ_i : delta de i y w_i : peso de Akaike) de machos de <i>Urotrygon aspidura</i> . Los modelos son: von Bertalanffy (VBGM-2, VBGM-3), Gompertz (GGM-2, GGM-3) y Logístico (LGM-2, LGM-3) con dos y tres parámetros respectivamente; y el modelo logístico con cuatro y cinco parámetros (TPGM-4, TPGM-5).	39

RESUMEN

La estimación de la edad y la descripción del crecimiento son pasos fundamentales para la evaluación demográfica y de manejo. Los estudios de edad y crecimiento en batoideos han sido desarrollados principalmente en especies de alto valor comercial y de zonas templadas, siendo pocos los realizados en especies de zonas tropicales, con bajo o ningún valor comercial. El objetivo de esta investigación fue estimar la edad y los parámetros de crecimiento de la raya espinosa *Urotrygon aspidura* de la zona central del Pacífico colombiano. Para ello se recolectaron vértebras de 307 individuos incluyendo neonatos, juveniles y adultos. A partir de una sub-muestra ($n=90$), se seleccionó la técnica que facilitó la visualización de las bandas de crecimiento en cortes sagitales de vértebras (tipo “corbatín”) de 0.4 mm de grosor con diferentes tinciones. De manera cualitativa y cuantitativa, se definió que existen diferencias en la apariencia de las bandas de acuerdo con el tamaño de las vértebras, donde las grandes (2.5-3.3 mm de diámetro) y las medianas (1.6-2.4 mm) se observaron mejor con Azul de Metileno 10 y 20 minutos, respectivamente, y las pequeñas (0.7-1.5 mm) con Verde Claro (5 minutos). La periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento fue verificada mediante el análisis del tipo de borde e incremento marginal, los cuales sugirieron una formación anual que inicia durante los primeros meses del año y con un valor máximo en octubre. El crecimiento individual fue descrito utilizando valores de ancho de disco y edad mediante un enfoque multi-modelo (von Bertalanffy, Gompertz y Logístico con dos y tres parámetros cada uno, y Bifásico con cuatro y cinco parámetros). Para las hembras, el modelo Bifásico de cinco parámetros describió mejor su crecimiento ($AD_{\infty}= 23.02$ cm, $k= 0.8$ cm/año, $AD_0= 10.34$ cm, $t_h= 1.87$ años, $h=0.53$), mientras que para los machos fueron los modelos con tres parámetros (von Bertalanffy, Gompertz y Logístico), con valores promedio de $AD_{\infty}= 15.10$ cm, $k= 1.39$ cm/año y $AD_0= 10.99$. Al igual que otras especies de la familia Urotrygonidae, *U. aspidura* presentó crecimiento rápido, lo que evidencia que no todas las especies de batoideos presentan estrategias de historia de vida K.

Palabras clave: Historia de vida, estructura etaria, modelos de crecimiento, enfoque multimodelo, Urotrygonidae.

ABSTRACT

Age estimation and the description of growth are essential steps for demographic evaluation and management. The age and growth studies of elasmobranch fishes have mainly been focused on high commercial value and temperate water species, while only a few have considered batoid species from tropical areas with low or no commercial value. The aim of this research was to estimate age and growth parameters of the panamic stingray, *Urotrygon aspidura* from the central zone of the Colombian Pacific coast. Vertebral *centra* were removed from 307 individuals including neonates, juveniles, and adults. A sub-sample (n=90) was taken to define the technique that enhanced the visualization of growth bands within sagittal cuts on vertebrae (bow-tie) of 0.4 mm width using different staining treatments. Differences on band appearance according to vertebrae size were defined both qualitatively and quantitatively, where great (2.5-3.3 mm in diameter) and middle-sized (1.6-2.4 mm in diameter) vertebrae were best stained in Methylene Blue with a period of immersion of 10 and 20 min, respectively; while small-sized vertebrae (0.7-1.5 mm in diameter) were satisfactorily stained in Light Green for 5 min. The periodicity of growth band pair formation was determined by edge analysis and the marginal increment analysis, that suggested an annual formation that begins during the first months of the year with a peak in October. Individual growth was described by multi-model inference (von Bertalanffy, Gompertz, and Logistic models with two and three parameters each, and the Biphasic model with four and five parameters). Growth in females was best described by the Biphasic model with five parameters (AD_{∞} = 23.02 cm, k = 0.8 cm/year, AD_0 = 10.34 cm, t_h = 1.87 years, h =0.53), while for males, models that considered three parameters (von Bertalanffy, Gompertz, and Logistic) were more accurate to explain growth (\overline{AD}_{∞} = 15.10 cm, \bar{k} = 1.39 cm/year, and \overline{AD}_0 = 10.99). In conclusion, *U. aspidura* is a fast-growing species with regards to some species of the family Urotrygonidae and other small-sized ray families; that put in evidence the fact that not all batoid fishes has the same aspects of history life.

Key words: Life history, age structure, growth models, multi-model inference, Urotrygonidae.

1. INTRODUCCIÓN

Entender las características del crecimiento, la edad, los procesos de maduración y la longevidad en los peces, es básico para evaluar el estado poblacional y predecir su variación en el tiempo (Cailliet & Goldman, 2004). Dentro de la línea de investigación de la historia de vida, la edad y el crecimiento son fundamentales para los estudios demográficos. De manera conceptual, la edad corresponde a la descripción cuantitativa del tiempo que un organismo ha vivido, el crecimiento es el cambio en el tamaño de un organismo durante un periodo determinado, y la tasa de crecimiento corresponde al cambio de alguna medida del cuerpo de un organismo por unidad de tiempo (DeVries & Frie, 1996).

En elasmobranquios, la edad se puede estimar a partir de diferentes estructuras, generalmente mediante el conteo de pares de bandas de crecimiento, depositados de manera periódica en estructuras calcificadas, como arcos neurales, espinas dorsales, dentículos dérmicos y vértebras. Cerca del 70% de los estudios existentes han usado vértebras, ya sea enteras o secciones sagitales, con algún tipo de tratamiento o tinción (Goldman *et al.*, 2012). Para la verificación y validación de los pares de bandas de crecimiento existen técnicas como crecimiento en cautiverio (*e.g.* Janse *et al.*, 2010), marcaje y captura-recaptura (*e.g.* Cailliet, 1990), crecimiento embrionario y datación con carbono 14 (*e.g.* McPhie & Campana, 2009), entre otras (Goldman *et al.*, 2012) que demandan mayor cantidad de recursos económicos y logísticos así como mayor tiempo de procesamiento.

En peces batoideos (rayas), las estructuras más usadas han sido las vértebras y específicamente en algunos Rajiformes, se han utilizado también los dentículos dérmicos (Goldman *et al.*, 2012). Los pares de bandas de crecimiento en estas estructuras son resultado de la acumulación de sales de calcio y fosfatos que varían individualmente, entre las poblaciones y entre especies, debido tanto a factores fisiológicos como ambientales. Debido a esta variabilidad diferentes estudios sugieren la importancia de evaluar y seleccionar la estructura más idónea y, de ser posible, el tratamiento más adecuado para la visualización de las bandas de manera

específica (Cailliet, 1987; Cailliet & Tanaka, 1990); en particular porque los resultados de los mismos parecen ser especie-específicos (Cailliet *et al.*, 1983; Goldman *et al.*, 2012).

Dentro de los batoideos, los Rajiformes son el grupo con mayor número de estudios en edad y crecimiento (Pollerspöck & Straube, 2015), debido principalmente a su tamaño y por tanto a su importancia comercial. Por otra parte, las especies pequeñas y sin interés comercial, pero abundantes en las capturas de pesca como fauna de acompañamiento (Santander-Neto, 2015), reciben poca atención. En este sentido se destacan las especies de las familias Urolophidae y Urotrygonidae (Orden Myliobatiformes), de las cuales se dispone de información sobre edad y crecimiento relativamente reciente (White *et al.*, 2001; White *et al.*, 2002; White & Potter, 2005; Hale & Lowe, 2008; Mejía-Falla *et al.*, 2014).

Específicamente para la familia Urotrygonidae existen estudios de *Urobatis jamaicensis* (Sulikowski, 1996; Spieler *et al.*, 2013), *U. halleri* (Babel, 1967; Hale & Lowe, 2008; Smith *et al.*, 2013; Morales-Azpeitia, 2013), *Urotrygon chilensis* (Guzmán-Castellanos, 2015), *U. rogersi* (Mejía-Falla *et al.*, 2014) y *U. microphthalmum* (Santander-Neto, 2015); que coinciden en las estimaciones de tasas de crecimiento altas, longevidades bajas y maduración temprana en comparación con otras especies de batoideos (Frisk, 2010) o incluso de los elasmobranquios en general (Cortés, 2000).

La especie de interés, *Urotrygon aspidura* se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical (Robertson & Allen, 2008) y es abundante en las capturas incidentales de la pesca de arrastre de camarón en la misma región (Amezcuea *et al.*, 2006; Navia *et al.*, 2009; Navarro-González *et al.*, 2012). A pesar de su alta incidencia en estas pesquerías, esta especie ha sido poco estudiada, y tan sólo se conocen algunos aspectos de su dieta (Navarro-González *et al.*, 2012), reproducción (Mejía-Falla & Navia, 2008) y genética (Quiñonez-Sánchez, 2011); consecuentemente, está

categorizada como una especie con Datos Deficientes (DD) en la lista roja de IUCN (Valenti & Robertson, 2009).

Dada la presencia de *U. aspidura* en las capturas incidentales de la pesca de camarón en la zona central del Pacífico colombiano y a la ausencia de información sobre rasgos de su historia de vida, resulta relevante realizar la estimación de su edad y crecimiento, a partir de la definición de la técnica que mejor facilite la visualización de las bandas de crecimiento en vértebras, que permita mayor precisión y menor sesgo en las lecturas y por tanto, lograr estimaciones adecuadas de los parámetros de crecimiento de hembras y machos de la especie, a partir de un enfoque multimodelo.

2. ANTECEDENTES

En peces óseos, el uso de diferentes estructuras duras para la estimación de la edad data de los siglos XVII y XVIII. Leeuwenhoek (1685) observó patrones de anillos en escamas de anguilas y carpas. Posteriormente, Hederström (1759) observó anillos en vértebras de *Esox lucius*, que consideró equivalentes a anillos de crecimiento de los árboles y útiles para la estimación de edad en estos organismos. En peces cartilaginosos, el uso de estas estructuras comenzó casi dos siglos después, cuando Ridewood (1921) observó y describió las marcas de crecimiento en el *centra* de vértebras de varias especies de elasmobranquios. Posteriormente, Haskell (1949) sugirió que estas marcas podían ser usadas para la estimación de la edad y crecimiento de estos organismos, mediante conteos de pares de bandas en cortes sagitales de las vértebras (Cailliet *et al.*, 1983).

Debido a la poca calcificación que presenta el esqueleto de los elasmobranquios, y dado que carecen de otolitos y *cleitrum*, entre otros, son escasas las estructuras calcificadas útiles para dicho fin (Cailliet *et al.*, 1981). Las estructuras duras identificadas para estimar edad en elasmobranquios son: arcos neurales, generalmente usados en tiburones (McFarlane *et al.*, 2002), dentículos dérmicos, comúnmente usados en rájidos (Gallagher & Nolan, 1999), espinas dorsales de

tiburones (McFarlane & Beamish, 1987) y finalmente el centra de las vértebras (Brown & Gruber, 1988), siendo éstas las de mayor uso en este grupo de organismos.

La deposición de sales de calcio y fosfatos que forman las marcas de crecimiento en las estructuras duras están sujetos a variación individual, poblacional e inter-específica, como consecuencia de cambios fisiológicos asociados a cambios ambientales como temperatura, disponibilidad de presas, fotoperiodo, entre otros (Natanson *et al.*, 1993), razón por la cual se ha determinado que los patrones de calcificación varían ampliamente entre las especies; donde la verificación de los mismos es necesaria y se realiza mediante el uso de diferentes técnicas para facilitar la observación de los pares de bandas de crecimiento (Cailliet, 1987; Cailliet & Tanaka, 1990; Goldman, 2005; Goldman *et al.*, 2012).

A partir de lo anterior, numerosos autores han propuesto diversas técnicas para mejorar la visualización de los pares de bandas de crecimiento en elasmobranquios, como inmersión en Alcohol, impregnación con Xileno (Cailliet *et al.*, 1983), Rojo de Alizarina (LaMarca, 1966), histología (Ishiyama, 1951), Nitrato de Plata (Stevens, 1975), rayos X y espectrometría (Cailliet *et al.*, 1983), Cristal Violeta (Anislado-Tolentino & Robinson-Mendoza, 2001), microtopografía con grafito (Neer & Cailliet, 2001) entre los más sobresalientes. Sin embargo, de todos estos procesos, las tinciones son quizás el proceso más ampliamente utilizado.

Al respecto, técnicas de tinción como Rojo de Alizarina, Cristal Violeta, Azul de Metileno y Nitrato de Plata (Neer & Cailliet, 2001; Fernández-Carvalho *et al.*, 2011; Mejía-Falla *et al.*, 2014), han sido aplicadas en estudios de edad de tiburones y rayas, encontrando que el resultado de cada técnica está ligado a cada especie particular (Cailliet *et al.*, 1983; Goldman *et al.*, 2012), y por tanto, no es posible definir un protocolo estándar para el uso de estos tintes en los estudios de edad y crecimiento de estas especies. Debido que la aplicación de tintes es un procedimiento logístico menos complejo que los rayos X o la histología, además de

ser más económico y eficiente en la preservación de las vértebras preparadas, éstos se recomiendan como un primer paso en la visualización de bandas de crecimiento, antes de acudir a procesos más demandantes y costosos como los ya descritos (Goldman *et al.*, 2012).

Para estimar la edad de los organismos a partir de la lectura de bandas de crecimiento de manera precisa se proponen varios índices para calcular la precisión y el sesgo entre los lectores para obtener una mayor confiabilidad en dicha estimación (Campana, 2001). La combinación de índices es imprescindible para evaluar la confiabilidad de las lecturas permitiendo una mejor estimación de la edad. Los análisis e índices de precisión más utilizados son el Porcentaje de Error Promedio (APE, siglas en inglés), el APE de Chang (1982) o índice D, el Porcentaje de acuerdo (PA) y el Coeficiente de Variación (Campana, 2001; Cailliet & Goldman, 2004). Por otra parte, los análisis de sesgo más utilizados son el gráfico de sesgo por edad (Campana *et al.*, 1995) y la Prueba de Simetría de Bowker (Hoenig *et al.*, 1995).

Al mismo tiempo, se han empleado métodos de verificación tales como, el Análisis o Tasa de Incremento Marginal y Análisis de Borde, cuya relevancia está asociada con la confirmación de la formación de las bandas durante un período correspondiente, en la mayoría de los casos, a un año. A pesar de estar disponibles estas herramientas para la estimación de la precisión en las lecturas y para la verificación de la periodicidad de la formación de las bandas, el uso de varias de ellas en conjunto, aplicado en la estimación de edad en elasmobranquios, es reciente (Cailliet *et al.*, 2006).

Respecto a los modelos de crecimiento, aunque la mayoría de estudios sobre elasmobranquios emplean la función de crecimiento de von Bertalanffy (VBGF; Cailliet *et al.*, 2006) para describir el crecimiento de estas especies, el uso de un enfoque multi-modelo ha demostrado que modelos alternativos pueden tener un mejor ajuste a los datos (e.g. Araya & Cubillos, 2006; Goldman *et al.*, 2012; Guzmán-

Castellanos *et al.*, 2014). Esto resulta ser común en rayas, las cuales presentan un crecimiento rápido de longitud en etapas tempranas de desarrollo, el cual va disminuyendo con la edad para dar paso a un mayor incremento en el peso.

Neer & Thompson (2005) reportaron que el modelo de Gompertz (GGM) se ajusta mejor a los datos de rayas de la especie *Rhinoptera bonasus* en el Golfo de México. Zeiner & Wolf (1993) sugirieron que el modelo logístico se ajusta mejor a *Raja binoculata*. Por su parte, Araya & Cubillos (2006) realizaron una comparación de los ajustes del modelo bifásico (TPGM) y el modelo de VBGF a 36 grupos de datos edad-longitud de elasmobranquios. En 23 de ellos la probabilidad de escoger el TPGM fue mayor al 50%, debido a que el VBGF tiende a sobreestimar la talla asintótica teórica (L_{∞}) y el coeficiente de crecimiento (k). Adicionalmente, en elasmobranquios la tasa de crecimiento tiende a disminuir en edades cercanas a la primera madurez, comportamiento que puede ser observado con el modelo bifásico (Araya & Cubillos, 2006), describiendo así un importante aspecto de la historia de vida de estas especies.

Los estudios de edad y crecimiento de las rayas en ambientes tropicales son escasos en relación con la diversidad de especies, cubriendo menos del 10% de ellas (White & Sommerville, 2010; Pollerspöck & Straube, 2015). En particular, se han realizado estudios en las familias, Rajidae (e.g. Gallagher & Nolan, 1999; King & Mcfarlane, 2010; Pérez *et al.*, 2011), Rhinopteridae (Fisher *et al.*, 2013), Rhinobatidae (e.g. Soler, 2006; Ismen *et al.*, 2007; White *et al.*, 2014), Myliobatidae (e.g. Martin & Cailliet, 1988), Mobulidae (e.g. Cuevas-Zimbrón *et al.*, 2012), Dasyatidae (e.g. Smith *et al.*, 2007; Yeldan *et al.*, 2009; O'shea *et al.*, 2013) y Urolophidae (e.g. White *et al.*, 2001). El patrón general de estos estudios fue presentar un crecimiento lento (con excepción de *Neotrygon kuhlii*, O'shea *et al.*, 2013), pero similar o mayor en comparación con aquellas presentes en latitudes altas (White & Sommerville, 2010).

Específicamente, para la familia Urotrygonidae se han realizado estudios sobre la edad y el crecimiento de algunas de sus especies. Hale & Lowe (2008), estimaron la estructura poblacional de *U. halleri* en Seal Beach – California, mediante conteos de pares de bandas de crecimiento en cortes de vértebras (0.4 – 0.5 mm), de organismos capturados entre 2002 – 2005. Los autores validaron la periodicidad de la formación de pares de bandas mediante la inyección de oxitetraciclina a organismos en cautiverio. El modelo que mejor se ajustó a los datos fue el VBGF de tres parámetros. Los resultados sugieren que la especie vive hasta catorce años, las hembras presentaron tallas asintóticas de 22.5 cm de ancho de disco (AD) y los machos de 28.6 cm AD y las tasas de crecimiento de ambos sexos fueron muy bajas ($k = 0.15$ y 0.09 , respectivamente).

Sulikowski (1996; citado en Spieler *et al.*, 2013), realizó estimaciones preliminares de edad y crecimiento en *U. jamaicensis*, para lo cual aplicó tinción con Rojo de Alizarina a vértebras de 20 individuos. Mediante el uso del análisis de Incremento Marginal y VBGF encontró que estos organismos viven hasta 7-8 años y alcanzan un mayor crecimiento (80%) a finales de la primavera y durante los meses de verano.

Guzmán-Castellanos (2015), investigó entre otros aspectos de historia de vida, la edad y el crecimiento de *U. chilensis* del Golfo de Tehuantepec, México. Utilizó secciones sagitales de vértebras tipo corbatín con grosores de 0.3 – 0.5 mm sin aplicar ningún tratamiento. La edad máxima para hembras fue de 14 años y en machos de 12 años, con un 30% de los individuos entre 0 y 2 años. El modelo bifásico fue el que mejor se ajustó a los datos de las hembras y el modelo de Gompertz (GGM) de dos fases lo fue para machos, con una tasa de crecimiento igual a 0.1 para ambos sexos.

Santander-Neto (2015) realizó un estudio de edad y crecimiento de *U. microphthalmum* en Pernambuco, Brasil. Estimó una edad máxima de 5.5 años para los machos y 8.5 para las hembras, con una periodicidad de formación de un par de

bandas de crecimiento de un año y un inicio de formación de la banda durante el mes de mayo. El modelo que mejor se ajustó a los datos fue VBGF para ambos sexos, presentando las hembras talla asintótica mayor y tasa de crecimiento más baja que los machos.

Para *U. rogersi*, Mejía-Falla *et al.* (2014) estimaron la edad a partir de lecturas en cortes de vértebras a 0.4 mm sin tinción. Las hembras presentaron entre 0–8 pares de bandas de crecimiento y los machos entre 0–6, con una periodicidad de formación anual cuyo inicio ocurre durante el mes de febrero. El modelo bifásico de cinco parámetros y una combinación del bifásico de cuatro y cinco parámetros, fueron los más adecuados para hembras y machos, respectivamente. De manera similar al estudio con *U. microphthalmum* se presentaron diferencias entre sexos en los parámetros de crecimiento, siendo las hembras más grandes, longevas y con tasas de crecimiento más bajas que los machos.

Para *U. aspidura* se conocen algunos aspectos de su dieta, la cual está basada principalmente en langostinos Dendrobranquiatos con un 64% de representatividad, seguido por teleósteos con un 21% (Navia, 2013). Respecto a su reproducción, se estimó que los machos alcanzan la madurez a los 23 cm de longitud total (LT), presentando gonopterigios parcialmente calcificados a partir de los 21 cm, mientras que las hembras maduran a los 25 cm LT con presencia de crías a partir de esa longitud total; la talla mediana de madurez se estimó en 30 y 34 cm LT en machos y hembras, respectivamente. Las hembras grávidas mostraron una fecundidad máxima de 4 embriones, con ambos úteros funcionales. Se sugiere una talla de nacimiento de 13 cm LT (Mejía-Falla & Navia, 2008), entre 7.5-8.0 cm de AD aproximadamente.

3. JUSTIFICACIÓN

En la investigación pesquera, la información de edad y crecimiento de los peces es fundamental para determinar la dinámica de sus poblaciones, proponer su manejo y evaluar sus respuestas a la presión antrópica (Goldman, 2005). Adicionalmente, la edad y el crecimiento están correlacionados con otros procesos biológicos tales como productividad, rendimiento por recluta, disponibilidad de presas, hábitat ideal y obtención del alimento (Goldman, 2005). En elasmobranquios, los modelos poblacionales están basados en estimaciones indirectas de mortalidad teniendo en cuenta atributos de historia de vida tales como crecimiento, reproducción, sobrevivencia, que generalmente se basan en los parámetros de crecimiento estimados (Cortés *et al.*, 2012).

A la fecha, son numerosos los vacíos que existen sobre la historia de vida y dinámica poblacional de *Urotrygon aspidura*, incluso a pesar de ser muy abundante en las capturas incidentales por pesca de arrastre de camarón a lo largo de su distribución, lo cual podría deberse a su nula importancia comercial. Teóricamente, al igual que otras especies de rayas, podría considerarse como estrategia “k” con maduración tardía, crecimiento lento y baja fecundidad; que hace que sus poblaciones sean más vulnerables a presiones antrópicas como la pesca. Adicionalmente, al existir baja selectividad en los artes de pesca que inciden en esta especie se produce un impacto sobre todos los estadios de desarrollo, lo que genera, de alguna manera, que los organismos deban compensar el mismo ya sea en aspectos reproductivos, de crecimiento o de sobrevivencia, dando lugar a los llamados trueques o “*trade-offs*” entre los rasgos de historia de vida.

Sin embargo, existe evidencia que sugiere que especies de elasmobranquios de tallas pequeñas presentan rasgos de la historia de vida más cercanos a la estrategia r, que los haría más resistentes a las presiones pesqueras. Desde este punto de vista, este estudio aborda la pregunta: ¿Presenta *Urotrygon aspidura* una edad y unos parámetros de crecimiento cercanos a la estrategia r?

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Estimar la edad y los parámetros de crecimiento de la raya espinosa *Urotrygon aspidura* a partir de la lectura de pares de bandas vertebrales.

Objetivos específicos

Definir la técnica más eficiente para la visualización de los pares de bandas y la estimación de la edad de la raya espinosa *Urotrygon aspidura*.

Establecer la estructura etaria de hembras y machos de *U. aspidura*.

Estimar los parámetros de crecimiento de hembras y machos de *U. aspidura* con base en la inferencia multimodelo.

Comparar la estructura etaria y los parámetros de crecimiento entre sexos de *U. aspidura*.

5. HIPÓTESIS

En batoideos existen diferencias fisiológicas entre hembras y machos, las cuales están relacionadas con aspectos reproductivos y se derivan de los requerimientos energéticos de cada sexo. Estas diferencias generalmente se expresan fenotípicamente en el peso y el tamaño, ya que las hembras invierten mayor energía para el desarrollo de crías intrauterinas, lo que lleva a que sean más grandes y pesadas que los machos. Esto generará, que en *U. aspidura* se presenten diferencias en el crecimiento entre sexos, donde las hembras presentarán mayor edad (relacionada con la longevidad), mayor talla asintótica (relacionada con fecundidad) y un coeficiente de crecimiento más bajo que los machos.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Especie objeto de estudio

Urotrygon aspidura (Jordan & Gilbert, 1882) es una especie tropical que se distribuye en el Pacífico Oriental desde el sur de Baja California y México central hasta Perú, habita en fondos lodosos y arenosos cerca a la costa (0–100 m de profundidad) y presenta hábitos bentónicos (Robertson & Allen, 2008). Su talla máxima registrada es de 42.1 cm de longitud total, siendo común hasta los 35.5 cm de longitud total y 23 cm de ancho de disco. Se considera que su vulnerabilidad es de moderada a alta (Froese & Pauly, 2012) pero no se han realizado evaluaciones de su estado poblacional.

6.2. Área de estudio y fase de campo

Los individuos de *U. aspidura* fueron recolectados durante los años 2006–2009, de la fauna acompañante del camarón de la pesquería artesanal en aguas someras adyacentes a Bahía Málaga (77°21.355 W 4°34.204 N) y a la Bahía de Buenaventura (78°34.208 W 2°31.103 N) en la costa Pacífica colombiana (Fig. 1).

Esta área de estudio presenta fondos arenoso-fangosos; aguas someras con profundidades menores a 8.3 m, cálidas con temperaturas entre 25-29°C, y salobres variando la salinidad entre 21.8-25.6 ups), (Mejía-Falla, 2012). Se encuentra bajo la influencia de manglares y desembocaduras de ríos. La actividad pesquera más desarrollada es la del recurso “camarón de aguas someras” y su fauna acompañante (Navia, 2002). El clima es altamente pluvioso con un promedio de 5000 mm anuales con máximos entre agosto y noviembre, y la humedad relativa del aire es superior al 80%; ocurren mareas semidiurnas con un rango promedio de 3.7 m (Cantera & Restrepo, 1995).

Las recolectas tienen representatividad en todos los meses del año, con excepción de marzo, así como tamaños de muestra relativamente bajos en enero y febrero; debido a que la veda de la pesca de camarón en el Pacífico colombiano está establecida durante los meses mencionados. Todas las rayas capturadas muertas

fueron guardadas en bolsas, rotuladas y congeladas para su posterior análisis en laboratorio. Los animales vivos fueron regresados al mar.

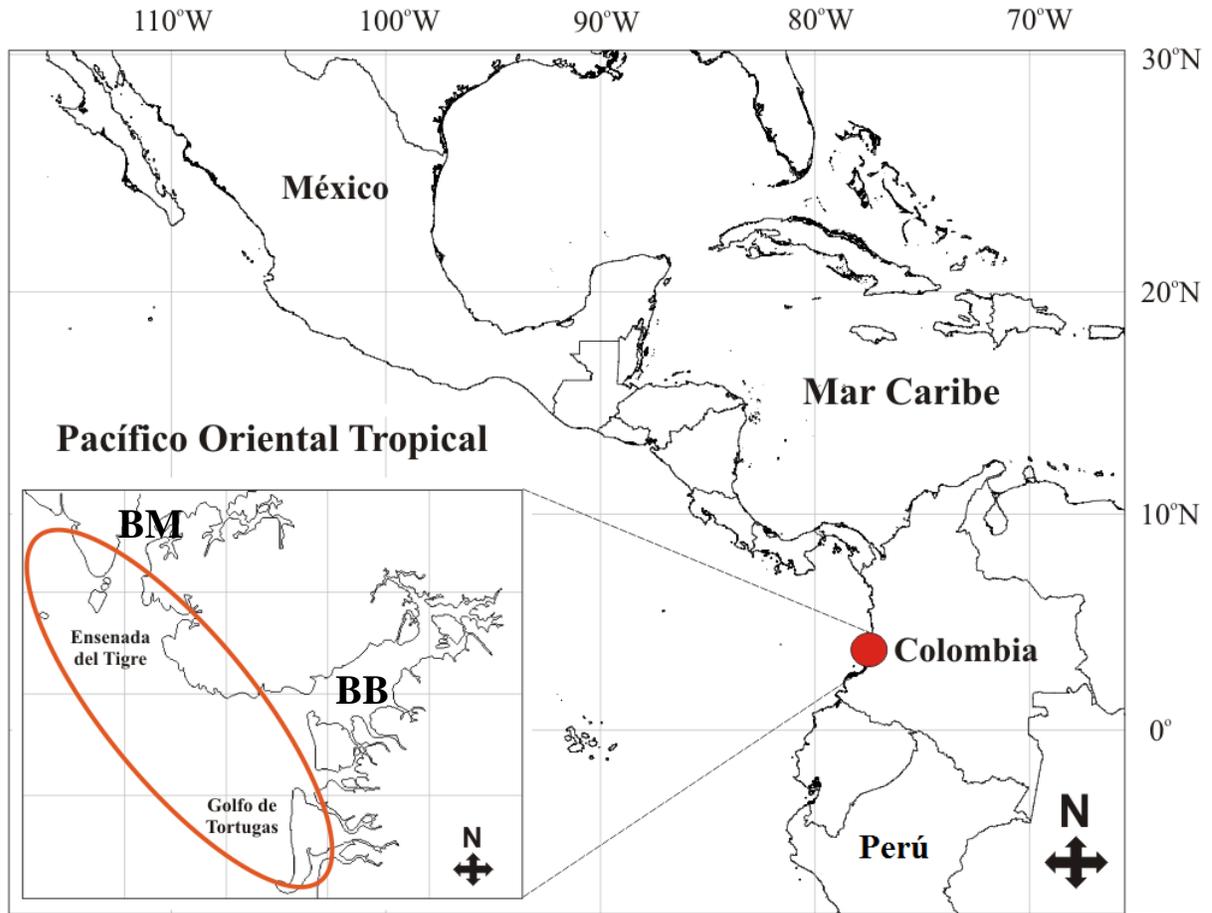


Figura 1. Mapa del área de estudio donde se realizaron las recolectas de los especímenes de raya espinosa *Urotrygon aspidura*. Bahía Málaga (BM) y Bahía de Buenaventura (BB).

6.3. Fase de laboratorio

En laboratorio, los especímenes fueron descongelados, medidos en su ancho de disco (AD), pesados y eviscerados, y por facilidad a cada uno se le extrajo, una porción de la columna vertebral proveniente de la cavidad abdominal. Las porciones de las columnas (conjunto de vértebras) fueron limpiadas para eliminar el exceso de músculo y tejido conectivo, y así obtener el *centra* de las vértebras (única parte calcificada). Posteriormente, las vértebras fueron separadas y almacenadas en bolsas plásticas individuales con su respectivo rótulo. Después fueron medidas en su diámetro con un vernier digital y agrupadas en tres categorías de tamaño acuerdo con el diámetro promedio de las vértebras en: individuos con vértebras grandes (2.5-3.3 mm), medianas (1.6-2.4 mm) y pequeñas (0.7-1.5 mm).

6.4. Definición de la técnica

6.4.1. Grosor

Para definir la técnica que permitió la mejor visualización de los pares de bandas de crecimiento en vértebras de *U. aspidura*, en primer lugar se definió el grosor de la sección. Para ello, se seleccionaron 12 individuos al azar (cuatro por cada tamaño) y de cada uno de ellos se tomaron tres vértebras. Estas fueron pegadas con Crystalbond 509 sobre portaobjetos de vidrio y luego con una cortadora de baja velocidad Buehler 82 Isomet© se cortaron sagitalmente las vértebras a un grosor diferente (0.3, 0.4 y 0.5 mm) y así obtener secciones tipo corbatín (*bow-tie*) de manera que atravesara el foco; es decir, que sólo se obtiene una sección o corbatín por cada vértebra (Fig. 2). Se observaron en un estereoscopio bajo luz transmitida, se tomaron fotografías de cada sección y con criterios cualitativos se definió que el corte de 0.4 mm de grosor fue el más adecuado. Los dos observadores tuvieron en cuenta el patrón de banda oscura o ancha y banda clara o delgada, su nitidez, claridad y la definición de las mismas a lo largo de toda la estructura.

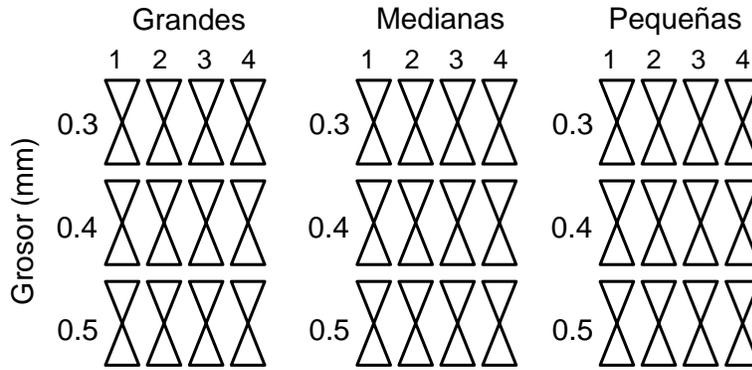


Figura 2. Esquema de las secciones obtenidas para la prueba de grosor. Se usaron cuatro individuos por cada tamaño de vértebra (n=12) y tres vértebras por cada individuo.

6.4.2. Tinción

Posterior a la definición del grosor de las secciones se procedió a evaluar diferentes tinciones. Se seleccionó al azar una submuestra de 90 individuos (sin incluir los usados en la prueba de grosor), compuesta de 30 individuos con vértebras grandes, 30 con medianas y 30 con pequeñas. De cada individuo se seleccionaron 4 vértebras, las cuales fueron cortadas a 0.4 mm. Se realizó una prueba preliminar para evaluar diferentes tintes y tiempos de tinción, para lo cual se escogieron cinco individuos de cada grupo de tratamientos y sus respectivos corbatines (3-4 secciones por individuo; Fig. 3).

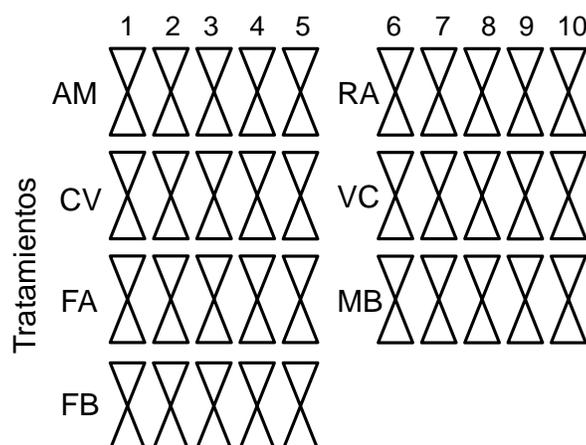


Figura 3. Esquema de las secciones usadas para la prueba preliminar de tinción. Se usaron cinco individuos por grupo de tratamientos (n=10). Se usaron Azul de Metileno, Cristal Violeta (CV), Fucsina Ácida (FA), Fucsina Básica (FB), Rojo de Alizarina (RA), Verde Claro (VC), Marrón de Bismarck (MB), y sin tinción (ST ningún tinte, Agua Destilada y Alcohol).

Se tomaron fotografías de las secciones previo a la tinción, humedecidos con una gota de agua destilada o de alcohol (dependiendo del tinte a aplicar, y posteriormente se les aplicó alguno de los siguientes tintes: Rojo de Alizarina, Verde Claro, Azul de Metileno, Cristal Violeta (afines al agua) y Fucsina Ácida, Fucsina Básica, y Marrón de Bismarck (afines al alcohol); a ocho tiempos de tinción diferentes (1', 3', 5', 7', 10', 15', 20' y 30'). De esta prueba, y mediante un análisis cualitativo el Marrón de Bismarck y la Fucsina Ácida fueron descartados por los dos observadores. Para el resto de los tintes, se seleccionaron tres tiempos de tinción por cada tamaño de vértebra (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de tiempos de tinción para cada uno de los tamaños de vértebra.

Tinte	Azul de Metileno (0.001%)	Cristal Violeta (0.001%)	Fucsina Básica (0.001%)	Rojo de Alizarina (0.05%)	Verde Claro (0.05%)
Tamaño					
Grandes	10' 15' 20'	7' 10' 15'	5' 10' 20'	3' 7' 10'	3' 5' 10'
Medianas	10' 15' 20'	7' 10' 15'	1' 5' 10'	7' 10' 15'	3' 5' 10'
Pequeñas	7' 10' 15'	7' 10' 15'	1' 5' 10'	7' 10' 15'	3' 5' 10'

A los individuos restantes se les aplicaron los tintes Rojo de Alizarina, Verde Claro, Azul de Metileno, Cristal Violeta (basados en agua) y la Fucsina Básica (basada en alcohol) y los tratamientos de control sin tinción, Agua Destilada y Alcohol. Todas las secciones con/sin tinción y tiempo de tinción (Tabla 1). Todas las secciones con/sin tinción y tiempo de tinción fueron observadas en un microscopio bajo luz transmitida y fueron tomadas fotografías con los programas Image Pro Plus 7.0 y Zen Blue Lite, cada una con su escala respectiva.

Posteriormente, las fotografías fueron analizadas por dos lectores de manera conjunta con miras a unificar criterios para la identificación y conteo de los pares de bandas de crecimiento. Los criterios cualitativos fueron los siguientes: presencia/ausencia de las bandas (esto es, bandas anchas o calcificadas y delgadas o poco calcificadas) y su nivel de observación (buena, regular, mala). Después, cada lector, uno de ellos con mayor experiencia, realizaron la evaluación cualitativa de las secciones de manera independiente, y sin conocimiento previo del sexo ni talla de los individuos.

El par de bandas de crecimiento consta de una banda ancha (oscura) y una delgada (clara), la cual se observa a través del *corpus calcareum* y de la *intemedialia*; un cambio en el ángulo del borde del *corpus calcareum*, cercano al foco de la vértebra, permitió la definición la marca de nacimiento y los conteos de los pares de bandas de crecimiento iniciaron en ese punto (Fig. 4).

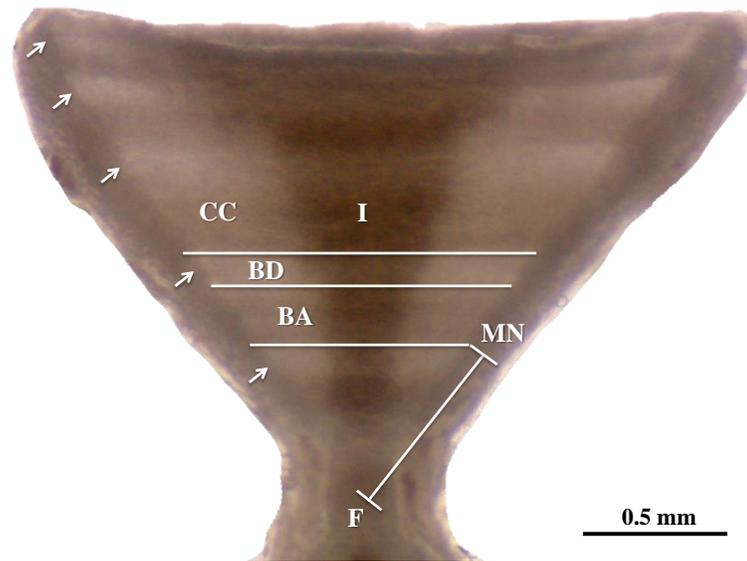


Figura 4. Imagen digital de un corte tipo corbatín con el Foco (F), Marca de Nacimiento (MN), banda clara (BC) y banda oscura (BO). Las flechas indican las bandas delgadas o claras.

6.5. Precisión y sesgo de las lecturas

Se calculó el porcentaje de vértebras que pudieron ser leídas (%VL = No. vértebras leídas/No. total de muestras $\times 100\%$), de acuerdo con cada tamaño de vértebra. Asimismo, se evaluó la precisión y sesgo entre dos lectores, tanto de las lecturas obtenidas para definir la técnica ($n=90$ individuos) como aquellas finales para estimar la edad ($n=307$ individuos), se utilizaron los siguientes índices:

El índice de porcentaje de error promedio (APE), fue usado para estimar la precisión de las lecturas entre los dos lectores y se calculó:

$$APE = \left[\frac{1}{n} \times \left(\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|x_{ij} - \bar{x}_j|}{\bar{x}_j} \right) \right] \times 100\%$$

donde: X_{ij} es la i ésima lectura para el individuo j , \bar{X}_j es el promedio del número de pares de bandas de crecimiento del individuo j , r es el número de lectores y n el número total de lecturas por tratamiento y tamaño de vértebra (Beamish & Fournier,

1981; Campana *et al.*, 1995). A menor error mayor precisión en la lectura de los pares de bandas de crecimiento.

El coeficiente de variación (CV), es útil para medir la precisión en las lecturas (Campana, 2001), expresado como la proporción de la desviación estándar y el promedio:

$$CV = \left[\frac{1}{n} \times \left(\frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R (x_{ij} - \bar{x}_j)^2}{R_j}}}{\bar{x}_j} \right) \right] \times 100\%$$

donde: CV_j , es la precisión de edad estimada para el individuo j , y puede ser promediada con los demás individuos para estimar el coeficiente de variación promedio. Al igual que en el APE, x_{ij} es la i ésima edad para el individuo j , \bar{x}_j es la edad promedio del individuo j , R es el número de lectores.

El porcentaje de acuerdo entre lectores (PA): fue usado para evaluar la variación en la lectura de bandas entre los lectores, considerando diferencias de 0, ± 1 y ± 2 bandas de crecimiento, para cada intervalo de tamaño de las vértebras (en el caso de la selección de la técnica), y para todas las muestras (en el caso de la estimación de la edad), mediante la expresión:

$$PA = \frac{\text{Número de acuerdos}}{\text{Número total de lecturas}} \times 100$$

El gráfico de sesgo por edad (Campana *et al.*, 1995) fue realizado para evaluar el sesgo entre los lectores, teniendo en cuenta las bandas de crecimiento leídas por el lector 1 (eje X), vs. el promedio y la variación del número de pares de bandas leídas por el lector 2 (eje Y) para cada lectura del lector 1. Existe un menor sesgo en los gráficos que presenten valores promedio sobre una recta de 45° , es

decir aquellas donde los lectores presenten el mismo número de pares de bandas contadas.

La prueba de simetría de Bowker (Hoenig *et al.*, 1995) fue usada para evaluar si las diferencias en las lecturas del lector 1 *versus* el lector 2, fueron producto del azar o a un error sistemático. Para ello se determinó, mediante una prueba chi-cuadrado, si la diferencia en la asignación de la edad entre los lectores fue significativa; valores de $p < 0.05$ indican errores sistemáticos en las lecturas, mientras que valores de $p > 0.05$ indican que los errores son aleatorios. En este caso, los errores deben ser aleatorios para determinar que no existe sesgo entre los lectores.

6.6. Periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento

La periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento en las vértebras de *U. aspidura* se evaluó a través de dos aproximaciones, una cualitativa, análisis de tipo de borde, y una cuantitativa, índice de incremento marginal. Para el primer caso, se identificó en el margen de cada vértebra el tipo de banda (oscura o clara) y se calculó la distribución mensual de vértebras por tipo de borde. Para estimar el incremento marginal se tomaron las siguientes medidas a cada vértebra con el programa Zen Blue Lite: el radio (R) o la distancia desde el foco (centro de la vértebra, F) hasta el borde de la vértebra, y la distancia desde el foco a la última (Rn) y a la penúltima ($Rn-1$) banda de crecimiento completamente formada (Fig. 5).

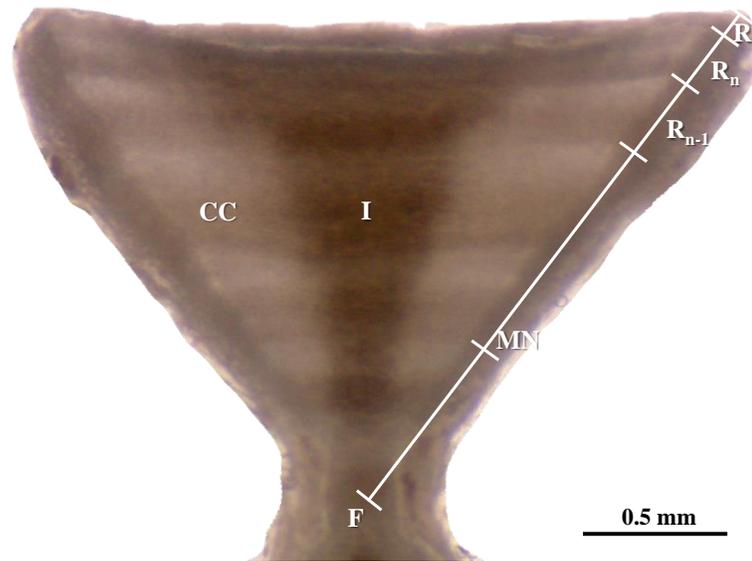


Figura 5. Imagen digital de un corte tipo corbatín indicando las medidas que fueron registradas para el análisis de edad. F: foco o centro del corbatín; MN: marca de nacimiento; R: radio de la vértebra; R_n : longitud de la última banda formada y R_{n-1} : longitud de la penúltima banda formada; I: *Intermedialia* y CC: *Corpus Calcareum*.

A partir de estas medidas, se calculó el índice de incremento marginal (IM) siguiendo la ecuación propuesta por Hayashi (1976):

$$IM = \frac{R - R_n}{R_n - R_{n-1}}$$

El promedio del incremento marginal se graficó contra los meses de captura para determinar la tendencia temporal de la formación de las bandas. Diferencias en el incremento marginal entre meses se evaluó mediante una prueba de Kruskal-Wallis. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft, 2004).

6.7. Modelos y parámetros de crecimiento

El patrón del crecimiento individual fue descrito mediante un enfoque multi-modelo. Para ello, se ajustaron ocho modelos de crecimiento con base en los datos de edad y ancho de disco (AD) de los individuos, a saber: modelo de von Bertalanffy (VBGF; von Bertalanffy, 1938), modelo de Gompertz (GGM; Ricker, 1979) y modelo logístico (LGM; Ricker, 1979), cada uno ajustado con dos y tres parámetros; y el modelo bifásico (TPGM; Soriano *et al.*, 1992) ajustado con cuatro y cinco parámetros. Aquellos modelos con dos y cuatro parámetros fueron ajustados con un ancho de disco de nacimiento (AD_0) igual a 7.5 cm (Mejía-Falla, datos sin publicar). Las fórmulas matemáticas se encuentran descritas en la Tabla 2.

Tabla 2. Fórmulas matemáticas y abreviaciones de los modelos de crecimiento individual ajustados a los datos de edad estimados para *Urotrygon aspidura*.

Modelo de crecimiento	Abreviación	Fórmula
Von Bertalanffy (2 parámetros)	VBGM-2	$AD_t = AD_\infty - (AD_\infty - AD_0) \times e^{-kt}$
Von Bertalanffy (3 parámetros)	VBGM-3	$AD_t = AD_\infty \times \{1 - e^{-k(t-t_0)}\}$
Gompertz (2 parámetros)	GGM-2	$AD_t = AD_0 \times \left\{ e^{\left[\ln\left(\frac{AD_\infty}{AD_0}\right) \times (1 - e^{-kt}) \right]} \right\}$
Gompertz (3 parámetros)	GGM-3	$AD_t = AD_\infty \times e^{\left[-e^{-k(t-t_0)} \right]}$
Logístico (2 parámetros)	LGM-2	$AD_t = AD_\infty \times \left\{ 1 + \left[\frac{AD_\infty - AD_0}{AD_\infty} \right] \times (e^{-kt}) \right\}^{-1}$
Logístico (3 parámetros)	LGM-3	$AD_t = \frac{AD_\infty}{(1 + e^{-k(t-t_0)})}$
Bifásico (4 parámetros)	TPGM-4	$AD_t = AD_\infty - (AD_\infty - AD_0) \times \left\{ e^{\left[-k \times t \times \left[1 - \left(\frac{h}{(t-t_h)^2 + 1} \right) \right] \right]} \right\}$
Bifásico (5 parámetros)	TPGM-5	$AD_t = AD_\infty \times \left\{ 1 - e^{\left[-k(t-t_0) \times \left[1 - \left(\frac{h}{(t-t_h)^2 + 1} \right) \right] \right]} \right\}$

Estos modelos comparten al menos dos de los siguientes parámetros de crecimiento: AD_{∞} , o talla asintótica teórica, la cual representa el tamaño promedio que los individuos alcanzarían si vivieran indefinidamente; y k_i , o el coeficiente de crecimiento ($i=1, 2, \dots, R$), que representa la tasa a la cual los individuos alcanzan la talla asintótica teórica. Otros parámetros incluidos en los modelos son: t_0 o la edad teórica a la talla cero; AD_0 o talla de nacimiento promedio; AD_t es el ancho de disco al tiempo t ; t_i edad teórica cuando el ancho del disco es ($i=1, 2, \dots, R$); t_h es la edad en la cual ocurre la transición entre las dos fases de crecimiento (punto de inflexión); y h es la diferencia máxima entre el modelo convencional de von Bertalanffy y el modelo bifásico en el punto t_h .

Los modelos fueron ajustados con máxima verosimilitud, mediante el complemento Solver de Microsoft Excel ©. El modelo más adecuado se escogió a partir de su relevancia biológica, es decir acorde con la información disponible de tallas, reproducción, entre otros; y la relevancia estadística. Para esta última, se usó el criterio de información de Akaike (AIC) y el peso (w_i) de Akaike (Akaike 1973), de la siguiente forma:

$$AIC = 2\ln(L) + 2p \qquad w_i = \frac{e^{(-1/2\Delta_i)}}{\sum e^{(-1/2\Delta_i)}}$$

donde p es el número de parámetros y L es la máxima verosimilitud; Δ_i corresponde a la diferencia entre el AIC de cada modelo y el AIC más bajo de todos los modelos (esto es, $\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min}$). Modelos con $\Delta_i = 0 - 2$ tienen un soporte significativo, con $\Delta_i = 4 - 7$ soporte estadístico moderado y aquellos con valores $\Delta_i > 10$ no presentan soporte (Burnham & Anderson, 2002).

Con base en la inferencia multimodelo, cuando solo un modelo no presenta un valor de peso de Akaike mayor a 0.9, o bien, varios modelos presentan soporte estadístico ($\Delta_i = 0 - 2$), es necesario estimar un promedio de los parámetros ($\bar{\theta}$) a

partir de los modelos con soporte, junto con el error estándar asociado a cada uno de ellos $SE(\bar{\theta})$, (Burnham & Anderson, 2002), esto es:

$$\bar{\theta} = \sum_{i=1}^R w_i \times \hat{\theta}_i$$
$$SE(\bar{\theta}) = \sum_{i=1}^n w_i \times \left[\text{var}(\hat{\theta}_{i/m_i}) + (\hat{\theta}_i - \bar{\theta})^2 \right]^{1/2}$$

donde $\bar{\theta}$ es el parámetro a promediar, i es el modelo, w_i es el peso de Akaike del modelo i , $\text{var}(\hat{\theta}_{i/m_i})$ es la varianza del parámetro estimado por el modelo m_i y $\hat{\theta}$ es el parámetro estimado por el modelo m_i .

7. RESULTADOS

7.1. Estructura de tallas

Los individuos capturados de *U. aspidura* presentaron un ancho de disco (AD) entre 6.0 y 26.8 cm con un promedio de 13.7 cm ($SD\pm 4.12$, $n=301$). En seis individuos de la muestra total no fue medido el AD y por lo tanto no se consideraron en el análisis. Las hembras midieron en promedio 15.2 cm (± 5.4 , $n=117$) y los machos 12.7 cm ($SD\pm 2.6$, $n=184$). Las hembras son significativamente más grandes que los machos (U-Mann Whitney $Z = 3.10$, $p < 0.05$, Fig. 6).

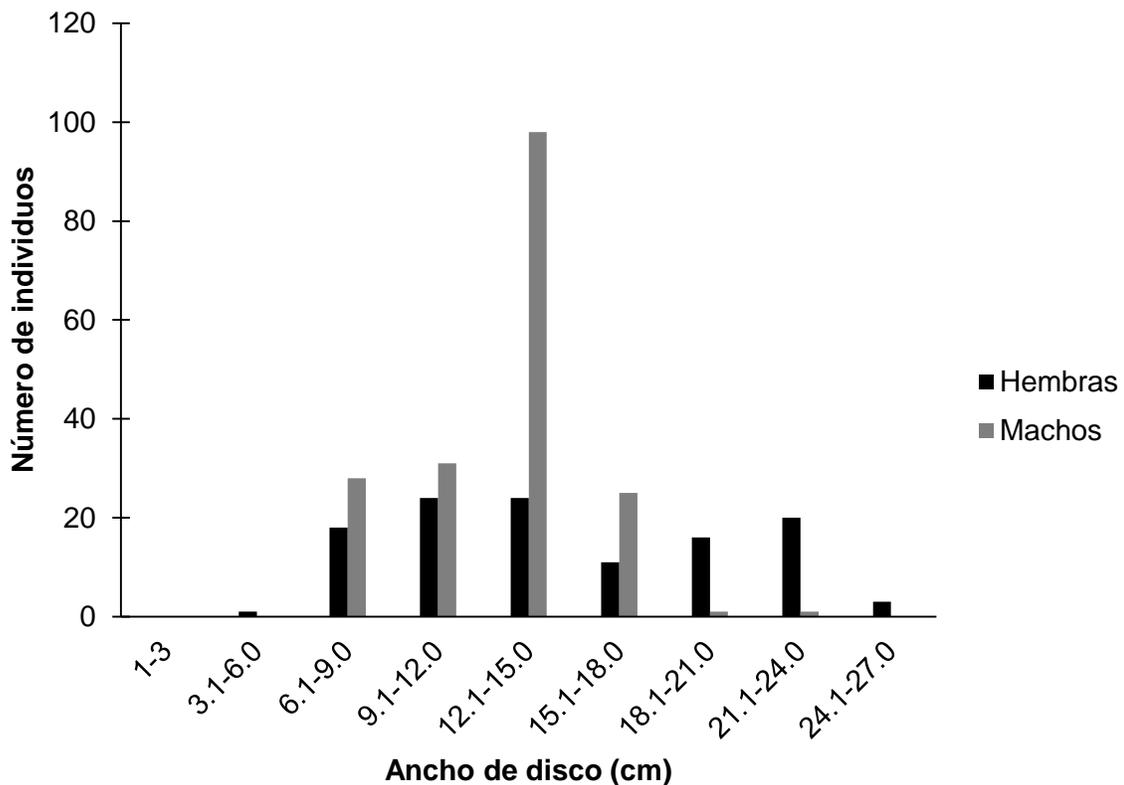


Figura 6. Estructura de tallas por sexos de *Urotrygon aspidura* en la zona central del Pacífico colombiano.

7.2. Definición de la técnica

Basados en la prueba de simetría de Bowker, sólo el tratamiento con Fucsina Básica a un minuto de exposición presentó sesgo en las lecturas ($p=0.03$; Tabla 3) en todos los demás, las diferencias entre lectores se debieron a errores aleatorios ($p>0.05$; Tabla 3). Cuando se identifican errores sistemáticos, los conteos deben realizarse de nuevo, sin embargo aun cuando las lecturas fueron repetidas, el sesgo continuó y ese tratamiento fue descartado.

Tabla 3. Resultados de los análisis de precisión y sesgo para los tratamientos aplicados a vértebras grandes, medianas y pequeñas de *Urotrygon aspidura*. El tratamiento seleccionado por tamaño de vértebra es resaltado en negrita.

TAMAÑO	TINTE	TIEMPO	N	APE	CV	%PA (0)	% Leídas (SI-SI)	χ^2 calculada	p-valor
Grandes	Agua destilada	NA	25	2.87	4.06	76.0%	100.00%	3.33	0.34
Grandes	Alcohol	NA	23	3.91	5.53	65.2%	100.00%	4.00	0.41
Grandes	Azul de metileno	10	15	2.21	3.12	80.0%	100.00%	3.00	0.39
Grandes	Azul de metileno	15	15	3.16	4.47	73.3%	100.00%	4.00	0.56
Grandes	Azul de metileno	20	15	4.29	6.07	60.0%	100.00%	6.00	0.20
Grandes	Cristal violeta	7	12	8.22	11.63	25.0%	75.00%	6.00	0.31
Grandes	Cristal violeta	10	12	4.06	5.75	50.0%	75.00%	4.00	0.26
Grandes	Cristal violeta	15	15	9.47	13.39	31.3%	93.75%	4.67	0.59
Grandes	Fucsina básica	5	16	8.37	11.84	50.0%	100.00%	5.33	0.38
Grandes	Fucsina básica	10	16	4.42	6.26	68.8%	100.00%	2.20	0.53
Grandes	Fucsina básica	20	16	6.98	9.88	50.0%	100.00%	1.33	0.86
Grandes	Rojo alizarina	3	15	5.14	7.27	66.7%	100.00%	5.00	0.08
Grandes	Rojo alizarina	7	15	6.05	8.56	60.0%	100.00%	2.00	0.57
Grandes	Rojo alizarina	10	15	8.79	12.43	46.7%	100.00%	4.00	0.55
Grandes	Sin Tinción	NA	28	3.33	4.70	71.4%	100.00%	5.00	0.29
Grandes	Verde claro	3	15	5.07	7.18	73.3%	100.00%	4.00	0.26
Grandes	Verde claro	5	15	4.74	6.70	73.3%	100.00%	1.33	0.51
Grandes	Verde claro	10	15	4.72	6.67	66.7%	100.00%	3.00	0.39

Continuación Tabla 3.

TAMAÑO	TINTE	TIEMPO	N	APE	CV	%PA (0)	% Leídas (SI-SI)	χ^2 calculada	p-valor
Medianas	Agua destilada	NA	24	9.71	13.73	43.8%	75.00%	5.00	0.29
Medianas	Alcohol	NA	25	15.62	22.08	40.6%	78.13%	7.67	0.47
Medianas	Azul de metileno	10	23	12.73	18.01	50.0%	95.83%	2.33	0.80
Medianas	Azul de metileno	15	23	11.33	16.03	56.0%	92.00%	4.33	0.50
Medianas	Azul de metileno	20	16	1.18	1.66	84.2%	89.47%	1.00	0.32
Medianas	Cristal violeta	7	13	16.31	23.07	29.2%	54.17%	6.00	0.31
Medianas	Cristal violeta	10	14	20.54	29.05	25.0%	58.33%	4.00	0.41
Medianas	Cristal violeta	15	17	4.69	6.63	50.0%	70.83%	3.00	0.39
Medianas	Fucsina básica	1	17	16.47	23.29	45.0%	85.00%	8.00	0.03
Medianas	Fucsina básica	5	21	19.05	26.94	40.9%	95.45%	2.80	0.42
Medianas	Fucsina básica	10	21	21.27	30.08	45.5%	95.45%	5.00	0.55
Medianas	Rojo alizarina	7	14	14.35	20.30	52.9%	82.35%	3.00	0.56
Medianas	Rojo alizarina	10	13	8.79	12.43	52.9%	76.47%	1.33	0.51
Medianas	Rojo alizarina	15	15	5.46	7.72	73.3%	100.00%	4.00	0.56
Medianas	Sin Tinción	NA	28	9.48	13.40	45.7%	80.00%	6.29	0.18
Medianas	Verde claro	3	15	3.56	5.03	81.3%	93.75%	2.00	0.37
Medianas	Verde claro	5	15	4.51	6.38	75.0%	93.75%	3.00	0.39
Medianas	Verde claro	10	14	6.67	9.43	62.5%	87.50%	1.33	0.51

Continuación Tabla 3

TAMAÑO	TINTE	TIEMPO	N	APE	CV	%PA (0)	% Leídas (SI-SI)	χ^2 calculada	p-valor
Pequeñas	Agua destilada	NA	29	20.23	28.61	56.7%	96.67%	3.50	0.48
Pequeñas	Alcohol	NA	30	10.89	15.40	70.0%	100.00%	3.13	0.37
Pequeñas	Azul de metileno	7	16	34.58	48.91	31.3%	100.00%	5.29	0.26
Pequeñas	Azul de metileno	10	16	26.25	37.12	41.2%	94.12%	9.00	0.06
Pequeñas	Azul de metileno	15	15	34.67	49.03	29.4%	88.24%	4.00	0.41
Pequeñas	Cristal violeta	7	15	31.33	44.31	31.3%	93.75%	4.00	0.29
Pequeñas	Cristal violeta	10	14	34.29	48.49	18.8%	87.50%	4.33	0.50
Pequeñas	Cristal violeta	15	13	9.23	13.05	68.8%	81.25%	2.00	0.37
Pequeñas	Fucsina básica	1	14	37.14	52.53	35.3%	82.35%	5.33	0.26
Pequeñas	Fucsina básica	5	16	47.92	67.76	29.4%	94.12%	6.20	0.10
Pequeñas	Fucsina básica	10	14	27.62	39.06	46.7%	93.33%	3.00	0.56
Pequeñas	Rojo alizarina	7	14	7.14	10.10	61.11%	77.78%	0.33	0.57
Pequeñas	Rojo alizarina	10	13	14.36	20.31	50.00%	72.22%	2.00	0.22
Pequeñas	Rojo alizarina	15	16	11.67	16.50	70.59%	94.12%	4.00	0.26
Pequeñas	Sin Tinción	NA	29	14.60	20.64	66.67%	96.67%	3.00	0.56
Pequeñas	Verde claro	3	13	9.23	13.05	56.25%	81.25%	1.33	0.51
Pequeñas	Verde claro	5	13	5.13	7.25	64.71%	76.47%	2.00	0.16
Pequeñas	Verde claro	10	12	6.11	8.64	52.94%	70.59%	3.00	0.22

Los conteos de los tratamientos control (Agua Destilada, Alcohol y Sin Tinción) fueron similares entre sí, en cuanto al sesgo de los mismos (Fig. 7a). Las mayores diferencias se presentaron en las vértebras con conteos de cero y siete pares de bandas de crecimiento, correspondiendo a diámetros de vértebras pequeñas y grandes, donde el lector dos sobrestimó el número de pares de bandas respecto al lector uno. Por el contrario, los conteos de vértebras tratadas con Verde Claro fueron similares en todos los tiempos de exposición y se ajustaron a la línea media de la gráfica, con excepción de los valores de cinco pares de bandas, donde el lector dos subestimó los valores (Fig. 7b).

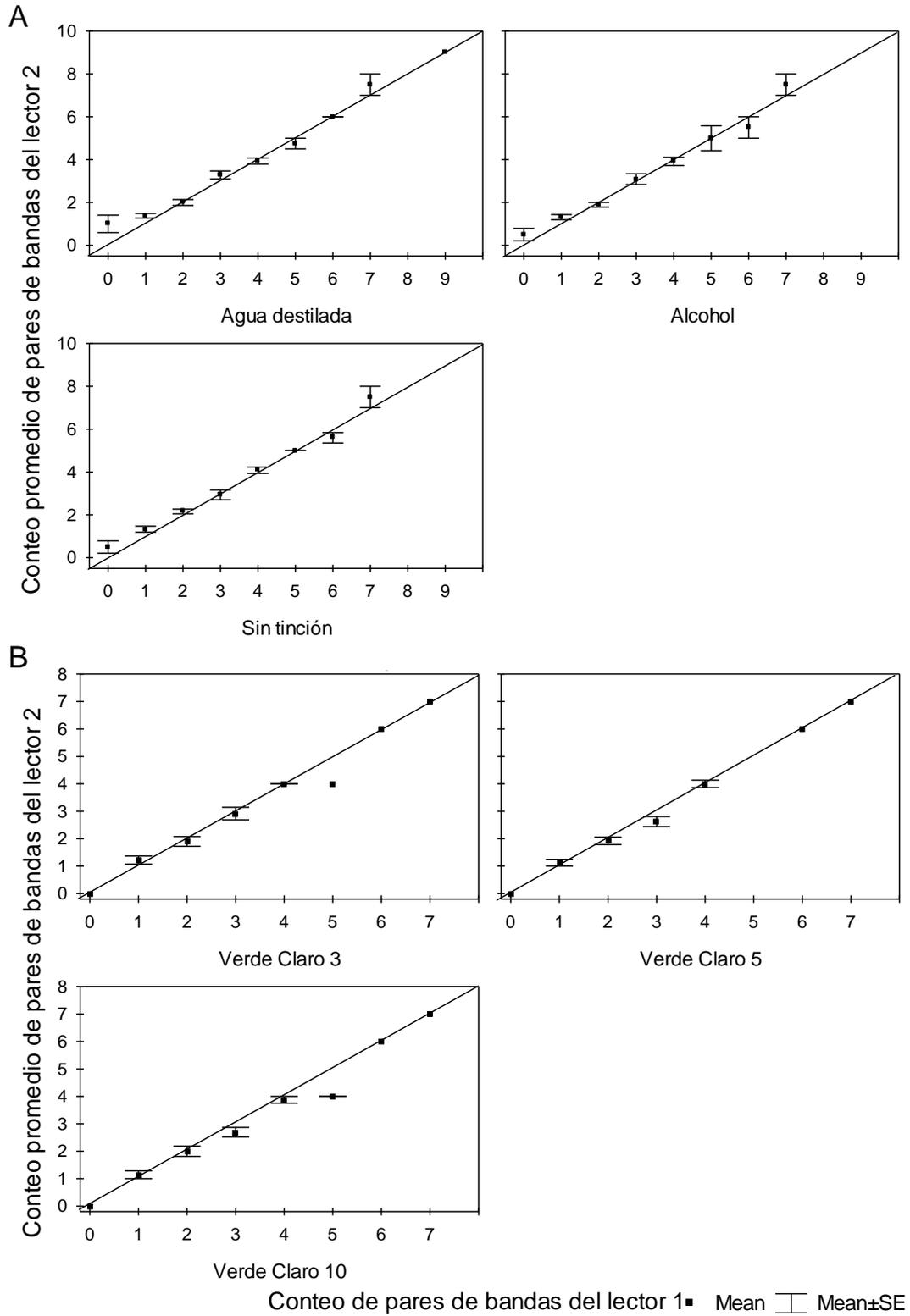


Figura 7. Gráficos de sesgo por edad para los tratamientos con a) Agua Destilada, Alcohol y Sin Tinción y para b) Verde Claro 3, 5 y 10 minutos.

Con el Azul de Metileno las vértebras con conteos de cero y un par de bandas presentaron mayor variación en las lecturas, excepto en el tiempo de exposición de veinte minutos. Así mismo, las mayores variaciones se presentaron con AM 15 min, donde en todos los casos hubo sobreestimación de las lecturas por parte del lector dos con respecto al lector uno (Fig. 8a). En el tratamiento con Cristal Violeta el lector dos presentó una sobreestimación a los siete y diez minutos de exposición, mientras que a quince minutos el lector dos subestimó los valores a medida que aumentaban el número de pares de bandas de crecimiento (Fig. 8b), aun así no existieron diferencias sistemáticas en las lecturas ($p>0.05$, Tabla 3).

El tratamiento con Fucsina Básica fue el único tratamiento que presentó sesgo en las lecturas de las vértebras medianas a un minuto de exposición ($p=0.03$, Tabla 3; Fig. 9a). En las lecturas de cero y un par de bandas de crecimiento los tratamientos con Fucsina Básica a 5 y 10 min hubo sobreestimación del lector 2 y con Fucsina Básica 5 y 20 min una subestimación a los 8 pares de bandas; aun así no hubo sesgo en las lecturas. Con el Rojo de Alizarina no hubo sesgo en ninguno de los tiempos de tinción, sin embargo, las lecturas de uno, dos y tres pares de bandas fueron sobreestimadas por el lector 2 con Rojo de Alizarina 3, presentó una subestimación en los 5 pares de bandas con exposición a los 7 min. También una sobreestimación a los 2 y subestimación a los 4, 5 y 7 pares de bandas con una exposición de 10 minutos y con Rojo de Alizarina 15 min se logró mayor ajuste a la línea media de la gráfica (Fig. 9b).

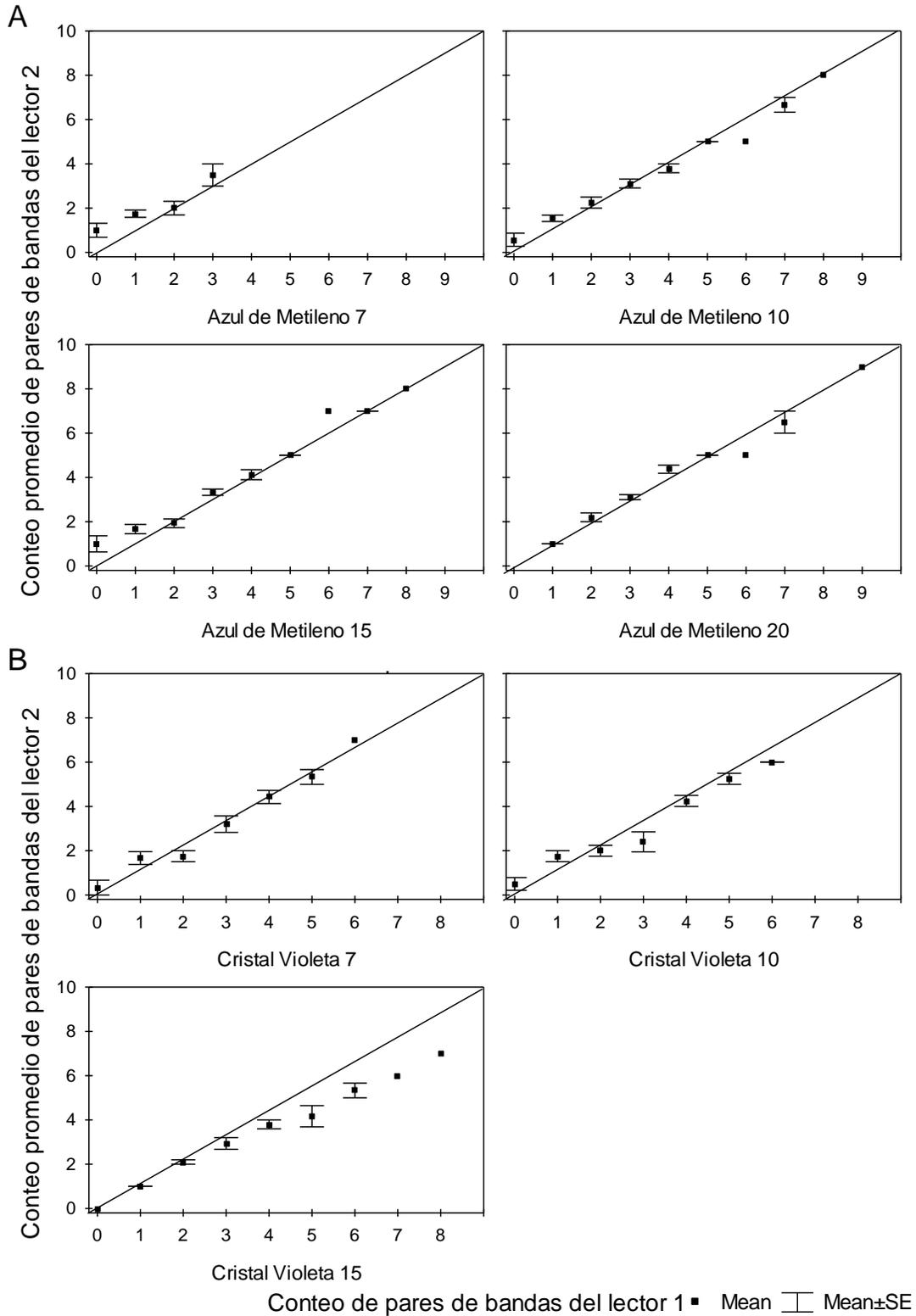


Figura 8. Gráficos de sesgo por edad para los tratamientos con: a) Azul de Metileno 10, 15 y 20 minutos para grandes y medianas y 7, 10 y 15 para las pequeñas y b) Cristal violeta 7, 10 y 15 minutos.

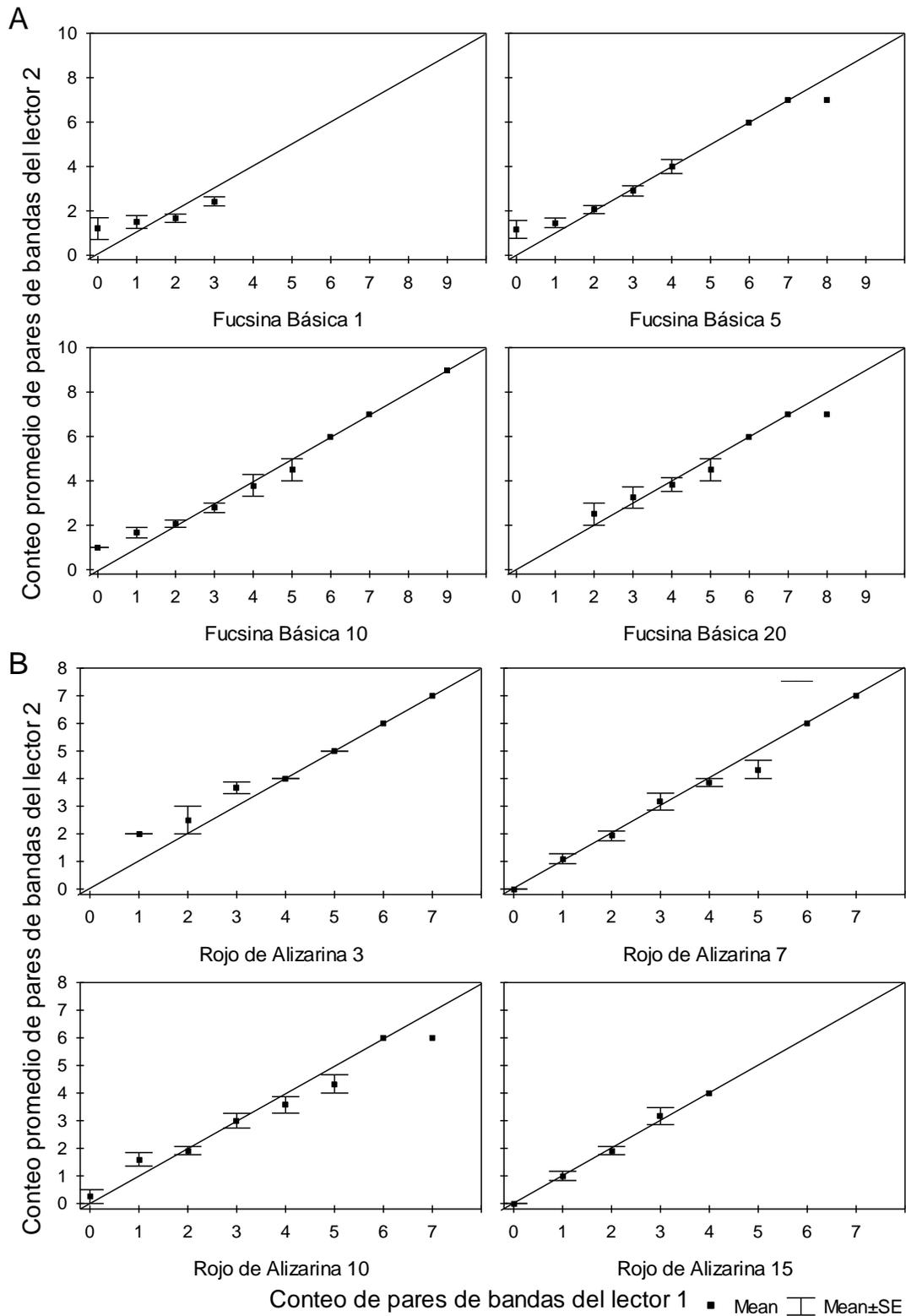


Figura 9. Gráficos de sesgo por edad para los tratamientos con a) Fucsina Básica 1, 5, 10 y 20 minutos y para b) Rojo de Alizarina 3, 7, 10 y 15 minutos.

Con relación a los análisis de precisión, el porcentaje de vértebras leídas fue alto para las tres categorías de tamaño (> 70%; Tabla 3), con excepción de aquellas vértebras tratadas con Cristal Violeta (54–71%, Tabla 3). Los mayores porcentajes de acuerdo entre lectores para las vértebras grandes correspondieron al tratamiento con Azul de Metileno 10 min (diferencia de 0 bandas =80%), seguido del agua destilada (76%); para las medianas fue el Azul de Metileno 20 min (84%) y para las vértebras pequeñas, el Rojo de Alizarina 15 min (71%). El porcentaje de error (APE) y el coeficiente de variación (CV) menor correspondió al Azul de Metileno 10 min para el grupo de las grandes (2.21%, 3.12%), Azul de Metileno 20 min para las medianas (1.18% y 1.66%) y el Verde Claro 5 min para las pequeñas (5.13% y 7.25%).

De acuerdo a los resultados obtenidos para la selección de la mejor técnica, se consideraron tratamientos sin sesgo y con base en los criterios de Campana (2001), los menores valores de APE (<7.6%) y del Coeficiente de Variación (CV<5.5%) corresponden a las lecturas más precisas, sumado a valores altos de %PA y el porcentaje de vértebras leídas. De esta manera, y para las lecturas finales usadas para la estimación de la edad, las vértebras grandes se tiñeron con Azul de Metileno 10 min, las medianas con Azul de Metileno 20 min y las pequeñas con Verde Claro 5 min (Tabla 3).

7.3. Precisión y sesgo de las lecturas de edad

Se contaron hasta siete pares de bandas de crecimiento, incluyendo la marca de nacimiento (BN), en los rangos de seis y siete pares de bandas se observó la mayor variabilidad (Fig. 10); y no se presentó sesgo en las lecturas ($p>0.05$). El 99.7% de las vértebras pudieron ser leídas, el acuerdo entre lectores fue alto (87.0% a 0, 98.7 % ± 1 pares de bandas), y el error fue relativamente bajo (APE=4.07%, CV=6.27%, $n=307$). Esto sugiere que las lecturas de edad fueron precisas y sin sesgo, confirmando que son confiables y útiles para ajustar los modelos y estimar los parámetros de crecimiento.

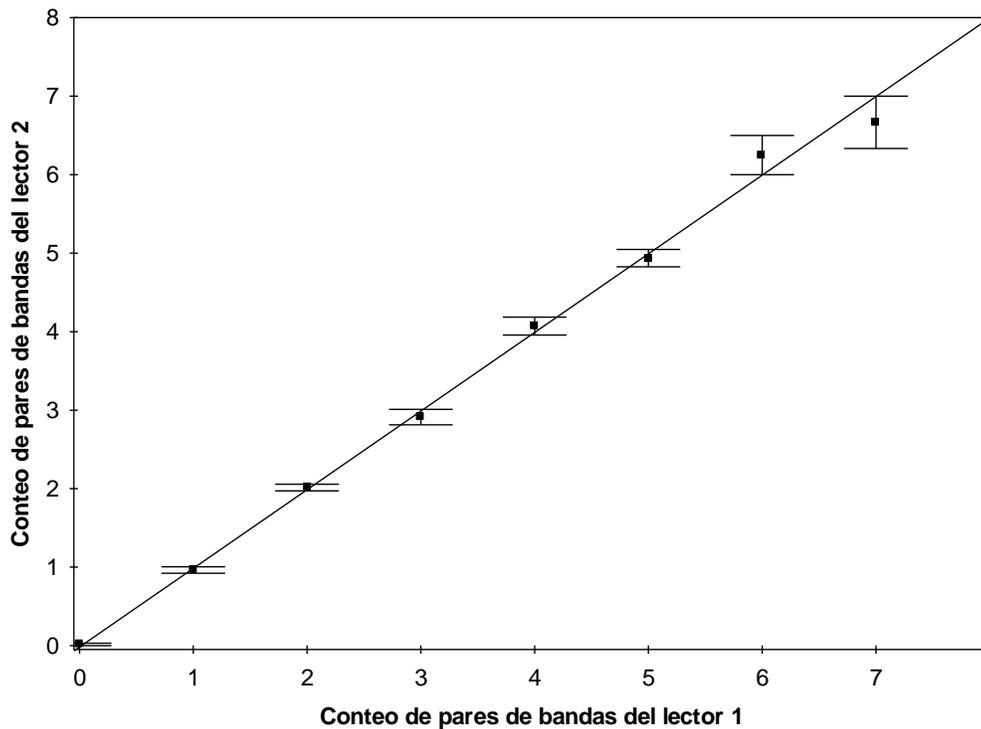


Figura 10. Gráfico de sesgo por edad de las lecturas definitivas del número de pares de bandas para la estimación de la edad de *Urotrygon aspidura*. Los cuadros negros corresponden al valor promedio y las barras al error estándar.

7.4. Periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento

El análisis del tipo de borde no presenta un patrón que permita identificar un tiempo de deposición de las bandas de crecimiento, debido principalmente a la ausencia de organismos en los meses de enero y marzo y a la poca representatividad de los meses de febrero (n=5), abril (n=1) y mayo (n=8). Sin embargo, es posible observar una tendencia que sugiere una acumulación anual, donde la banda gruesa-oscura inicia su formación en los primeros meses del año hasta julio mientras que la banda delgada-clara comienza aproximadamente en el mes de agosto hasta enero-febrero. Adicionalmente, existe una mayor representación de los bordes oscuros (banda ancha) que sugieren un crecimiento rápido de los organismos la mayor parte del año (Fig. 11).

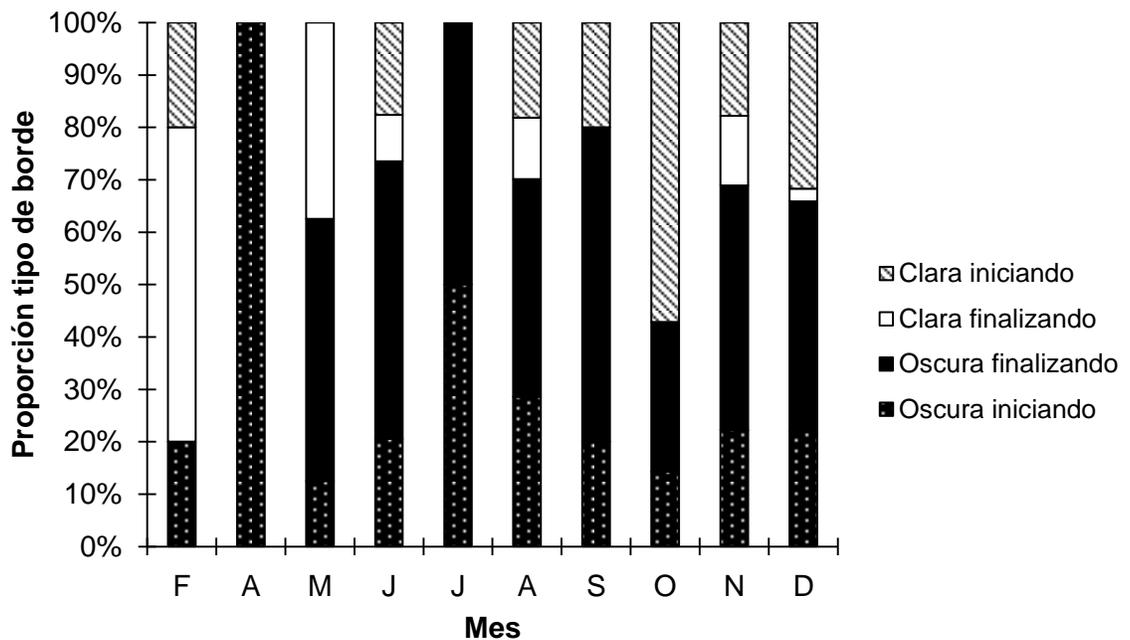


Figura 11. Análisis del tipo de borde con los porcentajes de borde oscuro (banda ancha) y claro (banda delgada) correspondiente a cada mes (n=234).

Los cambios mensuales del índice de incremento marginal permite sugerir que el inicio de la formación del par de bandas de crecimiento ocurre durante los primeros meses del año, y se presenta un máximo hacia el mes de octubre (Fig. 12); no obstante, al no existir diferencias significativas entre los meses (K-W $H=12.85$ $p=0.17$, $n=221$) no es posible definir un mes de finalización de la formación del par de bandas. Sin embargo, se sugiere una periodicidad en la formación de un par de bandas (gruesa-delgada y clara-oscura) de un año.

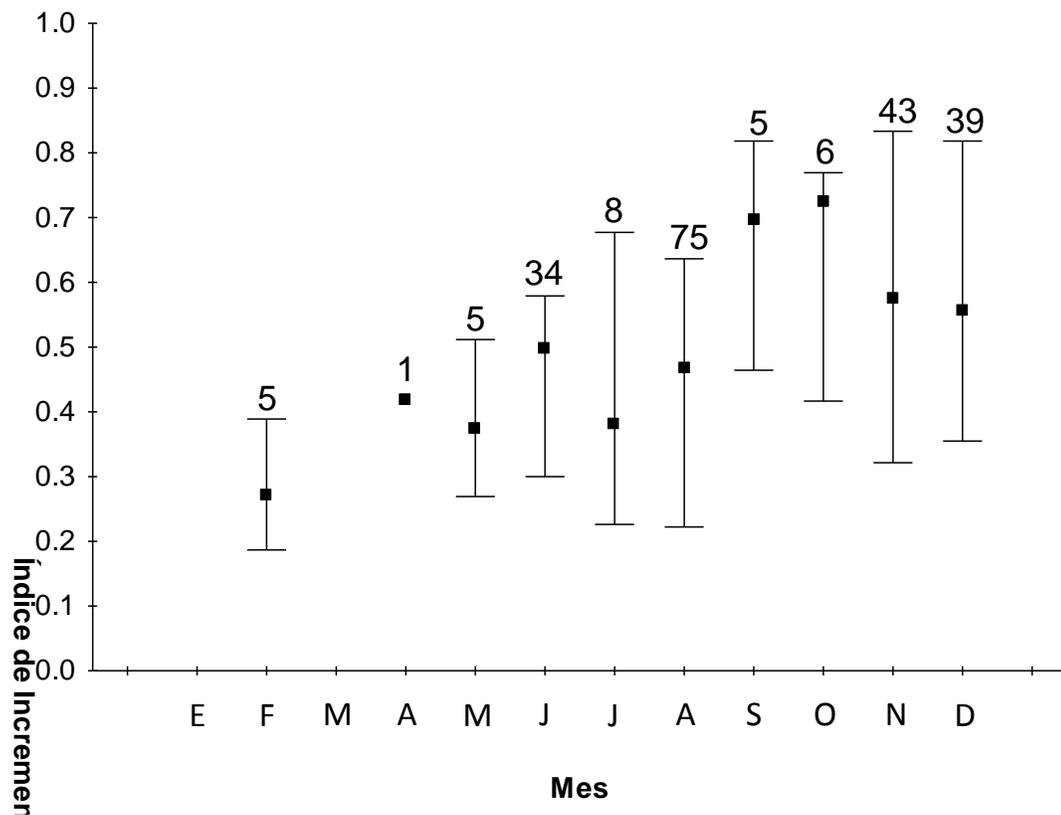


Figura 12. Índice de Incremento Marginal por mes de captura de *Urotrygon aspidura*. Los cuadros corresponden a la mediana y las barras a los percentiles 25 y 75.

7.5. Estructura de edades

Se identificaron hasta siete grupos de edad, siendo predominante el grupo de edad cero, mientras los grupos 5-6 tuvieron poca representación (Fig. 13). Las hembras registraron hasta seis pares de bandas de crecimiento mientras que los machos tuvieron como máximo cinco. En general, los machos fueron más frecuentes en los dos primeros grupos de edad con el doble de organismos que las hembras.

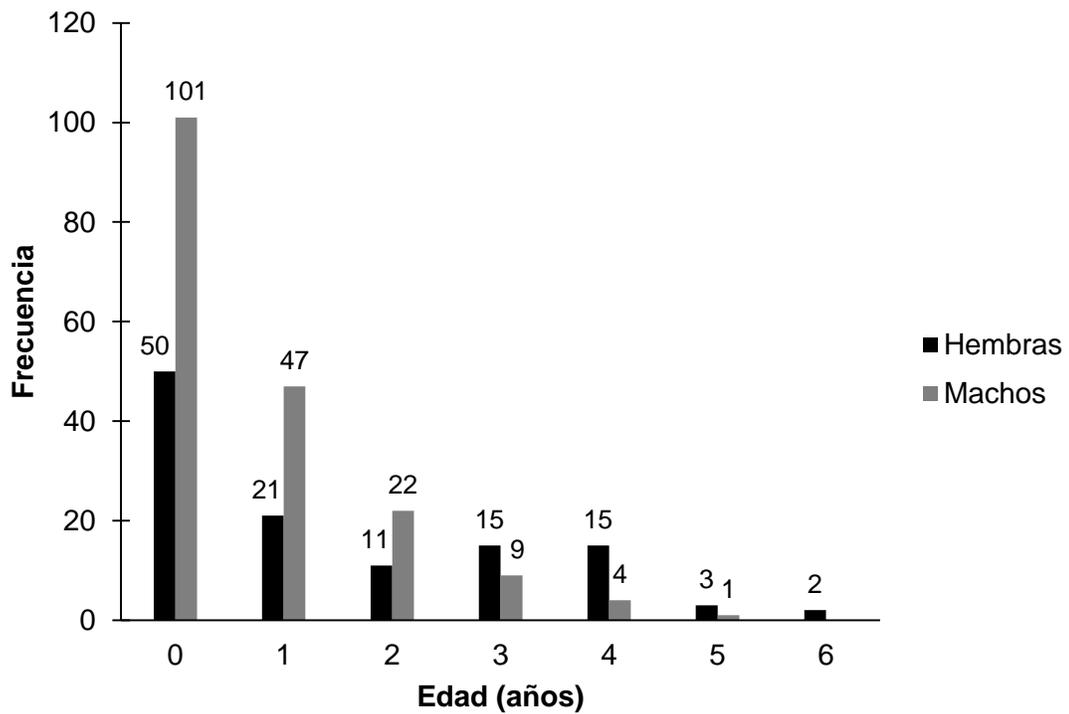


Figura 13. Estructura de edades para hembras y machos de *Urotrygon aspidura*.

7.6. Modelos y parámetros de crecimiento

A partir de los ocho modelos ajustados a los datos del ancho de disco (AD) y de edad para describir el crecimiento de *U. aspidura*, se encontró que el modelo bifásico de cinco parámetros fue el que mejor ajuste presentó para las hembras (AIC=503, $\Delta_i = 0$, $w_i = 96\%$, Tabla 4). A partir de este modelo se estimó un ancho de disco asintótico (AD_{∞}) de 23.02 cm, una tasa de crecimiento (k) de 0.8 cm/año y una talla de nacimiento (AD_0) de 10.34 cm. Además, se observó un cambio en la tasa de crecimiento (t_h , punto de inflexión) a los 1.9 años o bien, aproximadamente a los 15 cm de AD (Fig. 14).

Tabla 4. Parámetros de los modelos de crecimiento (AD_{∞} : ancho de disco asintótico, k: tasa intrínseca de crecimiento y AD_0 : talla de nacimiento), y criterios de ajuste y selección de los modelos de crecimiento (MSE: valor residual más pequeño o varianza de los residuales, RSS: suma de cuadrados de los residuales, AIC: criterio de información de Akaike, Δ_i : delta de i y w_i : peso de Akaike) de hembras de *Urotrygon aspidura*. Los modelos son: von Bertalanffy (VBGM-2, VBGM-3), Gompertz (GGM-2, GGM-3) y Logístico (LGM-2, LGM-3) con dos y tres parámetros respectivamente; y el modelo logístico con cuatro y cinco parámetros (TPGM-4, TPGM-5).

Modelo	AD_{∞}	K	AD_0	MSE	RSS	AIC	Δ_i	w_i
VBGM-3	29.95	0.22	10.37	5.53	613.82	510.83	8.21	0.02
VBGM-2	24.84	0.45	7.50	9.07	1006.66	563.74	61.12	0.00
GGM-3	26.82	0.39	10.41	5.534	614.25	510.91	8.28	0.02
GGM-2	23.36	0.73	7.50	9.261	1027.99	566.07	63.45	0.00
LGM-3	25.37	0.57	10.46	5.55	615.70	511.17	8.55	0.00
LGM-2	20.04	0.82	12.33	9.17	1017.55	564.94	62.31	0.00
TPGM-5	23.02	0.80	10.34	4.95	549.89	502.63	0.00	0.96
TPGM-4	26.60	0.40	7.50	9.05	1004.69	567.53	64.90	0.00

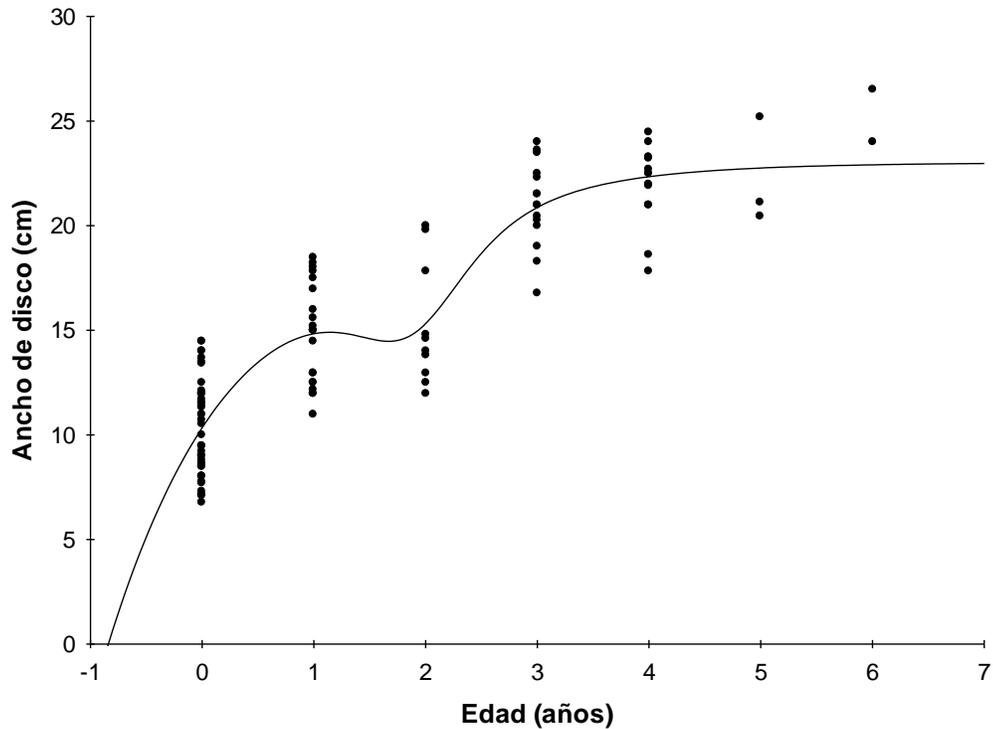


Figura 14. Modelo bifásico de cinco parámetros que describe el crecimiento de hembras de *Urotrygon aspidura*, con un cambio a aproximadamente los 1.9 años de edad y 15 cm de ancho de disco.

En los machos, los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico con tres parámetros presentaron el mejor ajuste, con un peso de Akaike de 31%, 30% y 29%, respectivamente (Tabla 5). Dado que los tres modelos presentaron desempeños similares ($\Delta_i < 0.2$, Tabla 5), se aplicó el criterio multimodelo, donde el \overline{AD}_∞ promedio calculado a partir de los tres modelos fue de 15.10 (± 0.09 cm), el \bar{k} fue de 1.39 (± 0.33 cm/año) y el \overline{AD}_0 fue de 10.99 cm. Los tres modelos describen el crecimiento de machos de manera similar (Fig. 15).

Tabla 5. Parámetros de los modelos de crecimiento (AD_{∞} : ancho de disco asintótico, k : tasa intrínseca de crecimiento y AD_0 : talla de nacimiento), y criterios de ajuste y selección de los modelos de crecimiento (MSE: valor residual más pequeño o varianza de los residuales, RSS: suma de cuadrados de los residuales, AIC: criterio de información de Akaike, Δ_i : delta de i y w_i : peso de Akaike) de machos de *Urotrygon aspidura*. Los modelos son: von Bertalanffy (VBGM-2, VBGM-3), Gompertz (GGM-2, GGM-3) y Logístico (LGM-2, LGM-3) con dos y tres parámetros respectivamente; y el modelo logístico con cuatro y cinco parámetros (TPGM-4, TPGM-5).

Modelo	AD_{∞}	k	AD_0	MSE	RSS	AIC	Δ_i	w_i
VBGM-3	15.14	1.24	10.99	3.35	583.28	710.26	0.00	0.31
VBGM-2	14.95	2.04	7.50	9.87	1716.98	896.12	185.86	0.00
GGM-3	15.10	1.39	10.99	3.35	583.57	710.35	0.09	0.30
GGM-2	14.91	2.37	7.50	9.87	1717.30	896.16	185.89	0.00
LGM-3	15.06	1.54	10.99	3.36	583.84	710.43	0.17	0.29
LGM-2	16.92	0.78	10.87	3.53	613.45	717.04	6.77	0.01
TPGM-5	16.05	1.12	10.99	3.32	578.52	712.84	2.58	0.09
TPGM-4	15.92	1.84	7.50	9.83	1711.01	899.52	189.25	0.00

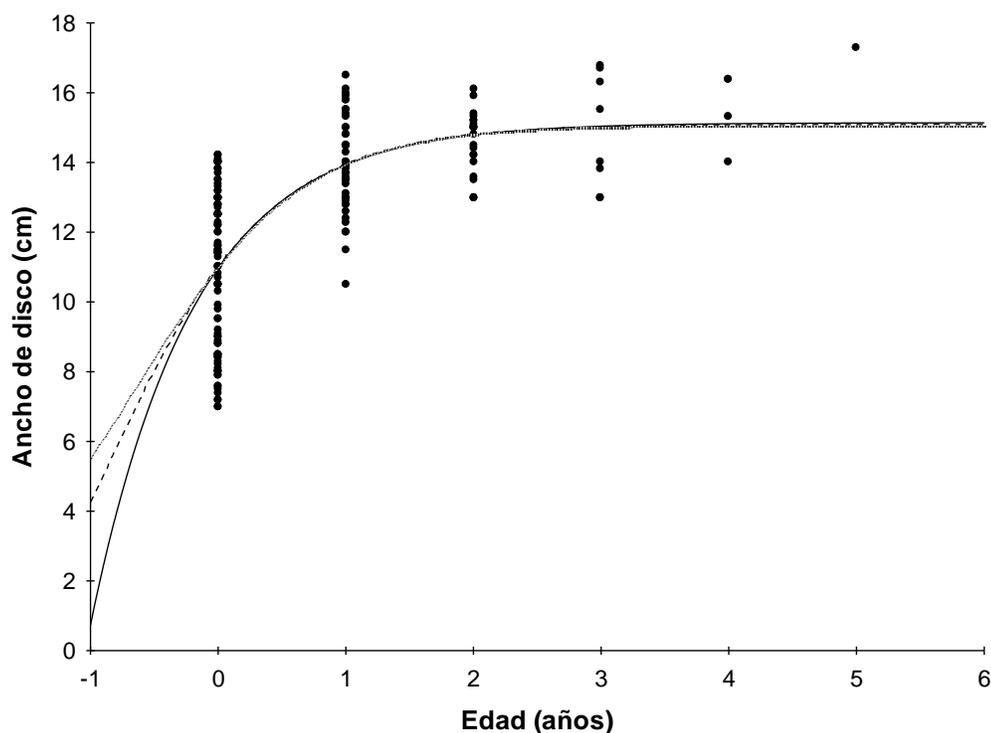


Figura 15. Modelos de tres parámetros que describen el crecimiento de machos de *Urotrygon aspidura*, von Bertalanffy (línea continua inferior), Gompertz (línea punteada media) y Logístico (línea discontinua, superior).

8. DISCUSIÓN

8.1. Definición de la técnica

En elasmobranquios, existen diferentes técnicas para mejorar la visualización de las bandas de crecimiento en vértebras. Este proceso incluye desde la definición del grosor de las secciones hasta la aplicación de diferentes compuestos tanto incoloros como tintes. *Urotrygon aspidura* tiene vértebras pequeñas, con un diámetro máximo de 3.4 mm, que reflejaron una acumulación de bandas delgadas (claras) y gruesas (opacas).

En cuanto al grosor, este puede afectar la correcta observación de los pares de bandas, cerca del foco al definir la marca de nacimiento y en aquellas con mayor número de pares de bandas hacia los bordes debido a que se acumulan, dificultando el conteo de los mismos. En el presente estudio determinó el grosor ideal a 0.4 mm para la mejor visualización de las bandas en *U. aspidura*, el 0.3 deja pasar demasiada luz y a 0.5 se oscurece la sección, afectando la nitidez y claridad de los pares de bandas. Este resultado se encuentra dentro del intervalo (0.3 a 0.5 mm) utilizado en estudios de edad y crecimiento en especies de tallas similares de las familias Urotrygonidae, Uroplophidae y Narcinidae (White *et al.* 2001; Hale & Lowe, 2008; Pérez-Rojas, 2013; Mejía-Falla *et al.*, 2014; Guzmán-Castellanos, 2015; Santander-Neto, 2015), así como en numerosas especies de elasmobranquios (Goldman *et al.*, 2012).

En cuanto a las tinciones, pocos trabajos han realizado la aplicación rigurosa de los procedimientos necesarios para seleccionar el colorante más adecuado para cada especie de interés (e.g. Duarte *et al.*, 2001; Ainsley *et al.*, 2011; Fernández-Carvalho *et al.*, 2011; Huveneers *et al.*, 2013; Mejía-Falla *et al.*, 2014), mientras que otros, han aplicado métodos previamente descritos en especies similares sin evaluar la efectividad de los mismos en las especies particulares de cada estudio (e.g. Anislado-Tolentino *et al.*, 2008; Blanco-Parra *et al.*, 2008; Aversa *et al.*, 2011; Barreto

et al., 2011; Sánchez de Ita *et al.*, 2011; Kadri *et al.*, 2013, 2014; O'Shea *et al.*, 2013; Drew *et al.*, 2015).

En *U. aspidura* los tratamientos sin tinción, alcohol y agua destilada estuvieron dentro de los menos precisos (con excepción de este último para las vértebras grandes), razón por la cual fue necesario recurrir a un tratamiento con tinción. Adicionalmente, se encontraron variaciones en la observación de los pares de bandas de crecimiento entre tamaños de vértebras, donde el Azul de Metileno con tiempo de exposición de diez y veinte minutos fueron los mejores para vértebras grandes y medianas, respectivamente; y el Verde Claro con cinco minutos para las estructuras pequeñas.

Recientes trabajos con elasmobranquios en Colombia (Pérez-Rojas, 2013; Pérez-Rojas *et al.*, 2014) han corroborado que no existe un tinte, corte o tiempo de tinción estándar para estos estudios, reportan que Rojo de Alizarina funciona mejor en *Narcine leoparda* y *Potamotrygon magdalenae*, Verde Claro en *Mustelus lunulatus*, Aceite de Inmersión en *Sphyrna lewini*, Cristal Violeta en *Sphyrna corona*. Para la observación en secciones de vértebras de *U. rogersi* se trabajó mejor sin tinción (Mejía-Falla, 2012). Estos resultados soportan la idea de una variabilidad alta en los patrones de calcificación dentro y entre los grupos taxonómicos de los elasmobranquios y resaltan la importancia de hacer pruebas específicas antes de realizar las estimaciones de la edad (Goldman, 2005).

Aunque en este estudio el sesgo en las lecturas fue casi nulo, las mayores dificultades y mayor variación en el conteo de los pares de bandas estuvieron relacionadas con la definición de la marca de nacimiento (MN) y con el conteo de los pares de bandas ubicados hacia los bordes de la estructura, debido a la proximidad de la última y penúltima: por lo anterior, se notaron mayores diferencias entre el lector 1 y el lector 2 en las zonas próximas al foco y al borde de las secciones. Otros estudios que usaron métodos similares en cortes sagitales de las vértebras han experimentado problemas con la nitidez en las zonas mencionadas (e.g. Gallagher &

Nolan, 1999; Licandeo *et al.*, 2006; McFarlane & King, 2006; McPhie & Campana, 2009). De igual forma, Ainsley *et al.* (2014) comentaron sobre las dificultades para identificar los pares de bandas cercanos al foco en cerca del 20 % de los individuos de *Amblyraja radiata*, *Malacoraja senta* y *Bathyrāja interrupta*.

Sin embargo, es necesaria una investigación de las posibles causas de la acumulación y tipo de compuestos que hacen posibles los cambios en las marcas de nacimiento; como por ejemplo los cambios ontogenéticos en la dieta, la temperatura o la reabsorción de algunos materiales acumulados en las vértebras (Licandeo *et al.*, 2006).

8.2. Precisión y sesgo de las lecturas

La utilización de vértebras para estudios de edad y crecimiento es cada vez más común en elasmobranchios (Goldman *et al.*, 2012), dado que presentan una buena calcificación y se observan con claridad los pares de bandas que definen un patrón de crecimiento en la mayoría de las especies. Este fue el caso para *U. aspidura*, cuyas vértebras, a pesar de tener tamaños pequeños (<3.4 mm de diámetro) fueron útiles para este fin, con un 99.7% de vértebras leídas para estimación de la edad, de manera precisa y sin sesgo entre lectores.

Los valores obtenidos de PA, APE y CV permiten concluir que la combinación de variables seleccionadas (grosor, tinte y tiempo de exposición) para cada tamaño de vértebra fue adecuada, y que lectura de los pares de bandas para edad fue consistente entre lectores; lo cual es algo fundamental para lograr resultados robustos en la estimación de los parámetros de crecimiento de una especie.

Resultados similares a *U. aspidura* se presentaron en los estudios realizados para *U. microphthalmum* (Santander-Neto, 2015), *U. rogersi* (Mejía-Falla *et al.*, 2014), *U. chilensis* (Guzmán-Castellanos, 2015) y *U. halleri* (Hale & Lowe, 2008). Esto demuestra que los pares de bandas de las vértebras son distinguibles, que se

pueden contar adecuadamente para la estimación de la edad, y que el patrón de observación es consistente en las especies de la familia incluso en diferentes latitudes.

8.3. Periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento

El análisis de incremento marginal es útil para validar indirectamente la periodicidad de la formación de los pares de bandas de crecimiento y es el más comúnmente utilizado; seguido por el análisis del tipo de borde. Este último sugiere un inicio de formación de los pares de bandas a principios de año donde la banda ancha-oscura se termina de formar a mitad de año y la banda delgada-clara comienza aproximadamente en agosto-septiembre y finaliza hacia el mes de diciembre-febrero.

En la especie *U. rogersi* el análisis no presentó un patrón que permitiera inferir sobre la periodicidad de formación de las bandas (Mejía-Falla, *com. pers.*), mientras que para *U. chilensis* (Guzmán-Castellanos, 2015) y *U. microphthalmun* (Santander-Neto, 2015) no se usó este análisis. El patrón del borde puede estar relacionado con cambios estacionales en la deposición de los compuestos químicos que componen las bandas delgadas y gruesas (Cailliet, 1990); en los trópicos no hay estacionalidad, por lo que es posible que en *U. aspidura* se deba a otros factores ya sea fisiológicos o ambientales.

El análisis del incremento marginal sugiere que en *U. aspidura* la formación de los pares de bandas de crecimiento es anual, y el inicio de formación se asume que ocurre en el primer trimestre del año; sin embargo, el reducido tamaño de muestra de estos meses limita la capacidad para determinar en cual mes inicia la formación del par de bandas. No obstante, la tendencia al crecimiento del valor del índice de incremento marginal con el tiempo y a la presencia de una única moda de este índice en el año (octubre), sugiere un patrón de periodicidad anual. La deposición anual ha

sido descrita en especies de la familia Urolophidae en aguas templadas (*Urolophus lobatus*, *U. paucimaculatus*, *Trygonoptera personata* y *T. mucosa*; White *et al.*, 2001; White *et al.*, 2002; White & Potter, 2005) así como de la familia Urotrygonidae en áreas tropicales (*U. rogersi*, *U. chilensis* y *U. microphthalmum*; Mejía-Falla *et al.*, 2014; Guzmán-Castellanos, 2015; Santander-Neto, 2015).

La periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento de elasmobranquios hasta la fecha ha estado relacionada con la temperatura (Smith *et al.*, 2013), y puede estarlo con otros factores como el fotoperiodo (Natanson, 1993). Sin embargo, hasta la fecha se confirmó que la composición de algunos metales pesados y elementos traza en vértebras de *U. halleri*, están relacionados con las propiedades químicas y físicas del agua en la que se encuentran las rayas. Encontraron dependencia entre tres compuestos y la temperatura, con una relación positiva (D_{Mn}) y dos negativas (D_{Mg} and D_{Ba} ; Smith *et al.*, 2013). Adicionalmente, el patrón de las bandas delgadas y gruesas puede estar relacionado con cambios fisiológicos inducidos con el consumo de los alimentos y con los períodos de inanición, causando la variación en la deposición de sales y consecuentemente en la formación de los pares de bandas de crecimiento (Goldman, 2005).

8.4. Modelos y parámetros de crecimiento

El crecimiento individual depende de dos procesos fisiológicos opuestos muy importantes que son el anabolismo y el catabolismo (von Bertalanffy, 1938). Los modelos pueden describir el crecimiento a partir de relaciones puramente empíricas o incorporando bases teóricas obtenidas por diferentes algoritmos matemáticos dependiendo de dichos procesos. El modelo de von Bertalanffy (VBGF) ha sido el más utilizado para describir el crecimiento de elasmobranquios (Cailliet *et al.*, 2006); sin embargo, recientemente se ha incrementado el número de estudios que indican que otros modelos pueden ajustarse, como por ejemplo el modelo de Gompertz que describe de mejor manera el crecimiento en algunas especies de Batoideos (Ainsley

et al., 2011; Neer & Cailliet, 2001; Neer & Thompson, 2005; Matta & Gunderson, 2007).

Asimismo, se ha sugerido que el modelo bifásico, el cual es una modificación del modelo de VBGF, presenta una mejor descripción de crecimiento para algunas especies (e.g. Araya & Cubillos, 2006), ya que incluye un cambio de la tasa de crecimiento durante algún momento de la vida del organismo, generalmente relacionadas a con cambios en el hábitat, hábitos alimentarios o cambios en la inversión energética como por ejemplo en aspectos reproductivos (Araya & Cubillos, 2006; Aversa *et al.*, 2011). De esta forma, se ha sugerido el uso de diferentes modelos (o bien, un enfoque multimodelo) en los estudios de crecimiento, con miras a seleccionar aquel que mejor se ajuste a los datos (Katsanevakis, 2006), considerando su relevancia estadística y biológica.

En este trabajo se aplicaron ocho modelos para describir la relación edad-talla, el modelo bifásico con cinco parámetros fue el que mejor se ajustó a los datos de las hembras, seguido por los modelos que involucran tres parámetros; sin embargo, dichos modelos no presentaron soporte sustancial ($\Delta_i > 8$). En los machos se encontró lo contrario, donde los modelos de VBGM-3, GGM-3 y LGM-3 fueron los más adecuados, sumando en conjunto el 90% del peso de Akaike y presentando valores de los parámetros muy similares entre ellos demostrando congruencia entre los mismos. Los valores del ancho de disco asintótico estimado fue similar al ancho de disco máximo reportado por Froese & Pauly (2012) mientras que con los modelos descartados estuvieron sobreestimados (excepto para LGM-2).

El modelo bifásico también fue el que mejor ajuste tuvo para hembras de *U. chilensis* (Guzmán-Castellanos, 2015) y de *U. rogersi* (Mejía-Falla *et al.*, 2014), y fue uno de los considerados para *U. microphthalmum*; no obstante, en esta última especie fue penalizado por la cantidad de parámetros. La diferencia entre los modelos con mejor ajuste para los machos, comparado con otras especies, puede deberse al amplio intervalo de valores del ancho de disco a la edad cero y a la poca

representatividad de las edades mayores a 5 años, que pudieron afectar la estimación de la talla asintótica.

Se ha observado que diversas especies de batoideos presentan diferencias en la edad y en los patrones de crecimiento entre sexos, donde las hembras de *U. aspidura* tienen edades máximas estimadas de 6 años mientras que los machos tuvieron 5 años. Algo similar se calculó para *U. microphthalmum* con machos de 5.5 años mientras que las hembras alcanzaron edades mayores con 8.5 (Santander-Neto, 2015), para *U. chilensis* fueron 12 y 14 años (Guzmán-Castellanos, 2015) y para *U. rogersi* 6 y 8 años (Mejía-Falla, 2012).

Asimismo, las hembras alcanzan tallas asintóticas mayores y menores tasas de crecimiento que los machos (e. g. Ismen, 2003; Skomal & Natanson, 2003; Basusta *et al.*, 2008; Kume *et al.*, 2008). Este comportamiento fue observado en *U. aspidura* donde las hembras alcanzan un AD_{∞} de 23.02 cm y un k de 0.8 cm/año mientras que los machos alcanzan 15.10 cm de AD_{∞} y k de 1.39 cm/año. Aunque en las especies como *U. rogersi*, *U. chilensis*, *U. microphthalmum*, *Urolophus lobatus*, *U. paucimaculatus*, *Trygonoptera personata* y *T. mucosa* presentaron diferencias entre sexos, los valores de k en *U. aspidura* fueron muy altos en comparación con dichas especies.

Para las hembras, el valor del punto de inflexión (t_h) a 1.9 años coincide con la talla de madurez estimada para *U. aspidura*, esto es, 25 cm LT (Mejía-Falla & Navia, 2008) y que corresponde con un AD entre 13.8 y 15 cm para el presente estudio. Dicho cambio en la tasa de crecimiento puede estar asociada con una mayor inversión energética en los aspectos reproductivos, pues coincide con el paso de la fase juvenil a la adulta al momento de alcanzar la madurez sexual (Aversa *et al.*, 2011).

En general, los elasmobranquios han sido descritos como organismos de vida larga, de madurez tardía y crecimiento lento, rasgos poblacionales que los han

posicionado como especies muy vulnerables a la pesca. Aún más, bajo el supuesto que rayas más grandes viven más tiempo y tienen un crecimiento más lento que especies más pequeñas (Aversa *et al.*, 2011), *U. aspidura* especie de tamaño pequeño responde de acuerdo a lo esperado con una edad máxima estimada de seis años (vida corta) y crecimiento rápido para alcanzar su talla máxima. Adicionalmente, la especie simpátrica *U. rogersi* a pesar de presentar tallas máximas menores a las de *U. aspidura*, también presenta características de historia de vida similares con organismos que nacen con aproximadamente el 40% de su talla total, con tasas de crecimiento altas sobretodo en machos, madurez temprana y vida corta.

Dichas características de historia de vida pueden darse probablemente como respuesta a la necesidad de alcanzar tallas mayores en menos tiempo para evadir la depredación y para alcanzar su edad de madurez en corto tiempo, y así obtener su éxito reproductivo. Aunado a esto, en el área de estudio existe una presión pesquera artesanal alta que tiene efectos en todas las especies que habitan allí, incluyendo *U. aspidura*; por lo cual es necesario seguir con investigaciones que permitan generar más información especialmente debido a la premisa que el área de estudio puede corresponder con zonas de crianza importantes para algunas de estas especies (Mejía-Falla, 2012).

9. CONCLUSIONES

El presente estudio es el primero en estimar edad y el crecimiento de *Urotrygon aspidura* donde se aplicaron a cortes de 0.4 mm de vértebras el Azul de Metileno 10 y 20 min y el Verde Claro 5 min para vértebras grandes, medianas y pequeñas, respectivamente; con una alta precisión y sin sesgo en las lecturas. Esto comprueba que el uso de mejoras para observar los pares de bandas es útil y específico.

La periodicidad en la formación de los pares de bandas de crecimiento de *U. aspidura* corresponde a un ciclo anual, donde los pares de bandas comienzan a formarse a principios de año y tienen un pico de formación en el mes de octubre.

Urotrygon aspidura es una especie de talla pequeña (hasta 26 cm AD) que presenta dimorfismo sexual en sus parámetros de crecimiento; los machos crecen más rápido y alcanzan un ancho de disco asintótico menor que las hembras, tal como ocurre en otras especies del mismo género. En las hembras se observa un cambio en la inversión energética a los 1.9 años de edad.

Urotrygon aspidura es una especie de vida corta (6 años), crecimiento rápido y madurez temprana, específicamente en la zona centro-sur del Pacífico colombiano, al igual que la especie simpátrica *U. rogersi*; lo cual confirma que especies de batoideos con tallas pequeñas tienen características de historia de vida diferentes a aquellas grandes.

10. LITERATURA CITADA

- Ainsley, S. M., D. A. Ebert & G. M. Cailliet. 2011. Age, growth, and maturity of the whitebrow skate, *Bathyraja minispinosa*, from the eastern Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 1426–1434.
- 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*, 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.). *Second International Symposium on Information Theory*. Akademiai Kiado, Budapest.
- Amezcuca, F., J. Madrid-Vera & H. Aguirre-Villaseñor. 2006. Efecto de la pesca artesanal de camarón sobre la ictiofauna en el sistema lagunar de Santa María la Reforma, suroeste del Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 32: 97–109.
- Anislado-Tolentino, V. & C. Robinson-Mendoza. 2001. Age and growth for the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834), along the central Pacific coast of Mexico. *Ciencias Marinas*, 27: 501–520.
- Anislado-Tolentino V., M. Gallardo-Cabello, F. Amezcua-Linares & C. Robinson-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.
- Araya, M. & L. A. Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes*, 77 (3-4): 293– 300.
- Aversa, M. I., S. L. Dans, N. A. García, & E. A. Crespo. 2011. Growth models fitted to *Dipturus chilensis* length-at-age data support a two-phase growth. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84: 33–49.
- Babel, J. S. 1967. Reproduction, life history, and ecology of the round stingray, *Urolophus halleri* Cooper. *California Department of Fish and Game Fish Bulletin*, 137: 2–104.

- Barreto, R. R., R. P. Lessa, F. H. Hazin & F. M. Santana. 2011. Age and growth of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus* (Poey, 1860) off the northeastern Brazilian Coast. *Fisheries Research*, 110(1): 170–176.
- Başusta, N., Demirhan, S. A., Çiçek, E., Başusta, A. & T. Kuleli. 2008. Age and growth of the common guitarfish, *Rhinobatos rhinobatos* (Linnaeus, 1758), in Iskenderun Bay (northeastern Mediterranean, Turkey). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88: 837–842. doi: 10.1017/S0025315408001124.
- 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: 982–983.
- Blanco-Parra, P. M., F. Galván-Magaña & F. Márquez-Farías. 2008. Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus, 1758, in the Northwest coast off Mexico. *Revista de biología marina y oceanografía*, 43(3): 513–520.
- Brown, C. A. & S. H. Gruber. 1988. Age assessment of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, using tetracycline validated vertebral centra. *Copeia*, 747–753.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York. 488 p.
- Cailliet, G. M., D. Kusher, L. Martin & P. Wolf. 1981. A review of several methods for ageing elasmobranchs. *American Fisheries Society, California-Nevada Wildlife Transactions*, 52–61 p.
- Cailliet, G. M., L. K. Martin, D. Kusher, P. Wolf & B. A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranch, 157–165. In: Price E. D. & L. M. Pulos (eds.), *Proceedings of the International Workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks*. U. S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 8.
- Cailliet, G. M. 1987. Estimating Age and Growth in Sharks, 19 – 27. In: Cook, S. (ed.), *Sharks an Inquiry into Biology, Behavior, Fisheries and Use*. Proceedings of the Conference Portland, Oregon USA Oregon State University Extension Service.
- Cailliet, G. M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: An updated review, 157-165. In: Pratt H. L., S. H. Gruber & T. Taniuchi (eds.), *Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology,*

systematics and the status of the fisheries. US Department of Commerce, Washington.

- Cailliet, G. M. & S. Tanaka. 1990. Recommendations for research needed to better understand the age and growth of elasmobranch, 157–165. In: Pratt H. L., S. H. Gruber & T. Taniuchi (Eds.), *Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. US Department of Commerce, Washington.
- Cailliet, G. M. & K. J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes, 399–447. In: Carrier J., J. A. Musick & M. Heithaus (Eds.), *Biology of sharks and their relatives*. Boca Raton, CRC Press.
- 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, 211–228. In: Special Issue *Age and Growth of Chondrichthyan Fishes: New Methods, Techniques and Analysis*. Springer Netherlands.
- 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. 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(2): 197–242.
- Cantera, J. R. & J. D. Restrepo. 1995. *Delta del río San Juan, bahías de Málaga y Buenaventura, Pacífico colombiano*. Tomo II. 344p.
- Cortés, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8: 299–344.
- Cortés, E., E. N. Brooks & T. Gedamke. 2012. *Population dynamics, demography, and stock assessment*. *Biology of Sharks and Their Relatives II*, 453–486.
- Cuevas-Zimbrón, E., O. Sosa-Nishizaki, J. C. Pérez-Jiménez & J. B. O’Sullivan. 2012. 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(8): 907–914.

- DeVries, D. R. & R. V. Frie. 1996. Determination of age and growth, 483–512. In: Murphy, B. R. & D. W. Willis (Eds.), *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Maryland.
- Drew, M., W. T. White, A. V. Harry & C. Huveneers. 2015. Age, growth and maturity of the pelagic thresher *Alopias pelagicus* and the scalloped hammerhead *Sphyrna lewini*. *Journal of fish biology*, 86(1): 333–354.
- Duarte, P. N., A. A. Silva, G.M. Menezes & M.R. Pinho. 2001. Staining techniques for ageing tope shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758), from the Azores: a comparison based on precision analysis. *Arquipélago. Life and Marine Sciences*, 18A: 65-74. Ponta Delgada. ISSN 0873-4704.
- Fernández-Carvalho, J., R. Coelho, K. Erzini & M. Neves-Santos. 2011. Age and growth of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, from the pelagic longline fisheries in the tropical Northeastern Atlantic Ocean, determined by vertebral band counts. *Aquatic Living Resources*, 24(04): 359–368.
- Fisher, R. A., Call G. C. & R. D. Grubbs. 2013. Age, Growth, and Reproductive Biology of Cownose Rays in Chesapeake Bay. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 5: 224 – 235.
- Frisk, M. G. 2010. *Life history strategies of batoids*. Sharks and their Relatives II. Biodiversity, adaptive physiology, and conservation. CRC Press, Boca Raton, Florida, 283–318.
- Froese, R. & D. Pauly (Eds.). 2012. *FishBase*, World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, versión (05/2010).
- Gallagher, M. & C. P. Nolan. 1999. A novel method for the estimation of age and growth in rajids using caudal thorns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(9): 1590–1599.
- Goldman, K. J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes, 474: 76 – 102. In: Musick J. A. y R. Bonfil. *Management Techniques for Elasmobranch Fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper.
- Goldman, K.J., G. M. Cailliet, A. H. Andrews & L. J. Natanson. 2012. Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes, 423–452. In: Carrier, J. C., J. A. Musick & M.R. Heithaus (Eds.), *Biology of Sharks and their relatives*. CRC Press LLC, USA.

- Guzmán-Castellanos, A. B., E. Morales-Bojórquez & E. F. Balart. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranchios: la inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiológica*, 24(2): 137–150.
- Guzmán-Castellanos, A. B. 2015. *Historia de vida de la raya chilena Urotrygon chilensis (Günther, 1872) en el Sureste del Pacífico mexicano*. Tesis de doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 145p.
- 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: 510–523.
- Haskell, W. L. 1949. *An investigation of the possibility of determining the age of sharks through annuli as shown in cross-sections of vertebrae*. Annu. Rep. Mar. Lab., Texas Game Fish Comm., 49:212-217. Citado por Cailliet, G. M., L. K. Martin, D. Kusher, P. Wolf & B. A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranch. In: Price E. D. & L. M. Pulos (eds.). Proceedings of the International Workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks. U. S. Dep. Commer. NOAA Technical Report NMFS 8: 157-165.
- Hayashi, Y., 1976. Studies on the growth of the red tilefish in the East China Sea. II. Estimation of age and growth from otoliths reading. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*. 42(11): 1243–1250.
- Hederström, H. 1759. Rön om fiskars ålder. Königl. Vetenskaps Akademiens Handlingar 20: 222-229. In: Jackson, J. R. 2007. Earliest References to Age Determination of Fishes and Their Early Application to the Study of Fisheries. *Fisheries*, 32(7): 321–328.
- Hoening, J. M., M. J. Morgan, & C. A. Brown. 1995. Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(2): 364 – 368.
- Huveneers, C., J. Stead, M. B. Bennett, K. A. Lee & R. G. Harcourt. 2013. Age and growth determination of three sympatric wobbegong sharks: How reliable is growth band periodicity in Orectolobidae?. *Fisheries Research*, 147: 413–425.
- Ishiyama, R. 1951. Studies on the rays and skates belonging to the family Rajidae, found in Japan and adjacent regions. Age determination of *Raja hollandi* Jordan et Richardson, chiefly inhabiting in the waters of the East China Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 16: 119 – 124.

- Ismen, A. 2003. Age, Size, reproduction and food of common stingray (*Dasyatis pastinaca* L., 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean. *Fisheries Research*, 60 (1): 169–176. Doi: 10.1016/S0165-7836(02)00058-9.
- Ismen, A., C. Yigin & P. Ismen. 2007. Age, growth, reproductive biology and feed of the common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos* Linnaeus, 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean Sea. *Fisheries Research*, 84: 263–269.
- Janse, M. & J. W. Schrama. 2010. Reproductive cycle, nutrition and growth of captive blue spotted stingray, *Dasyatis kuhlii* (Dasyatidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(2): 353–360.
- Kadri, H., S. Marouani, M. N. Bradai & A. Bouaïn 2013. Age, growth and reproductive biology of the rough skate, *Raja radula* (Chondrichthyes: Rajidae), off the Gulf of Gabes (southern Tunisia, central Mediterranean). *Marine and Freshwater Research*, 64(6): 540–548.
- Kadri, H., S. Marouani, M. N. Bradai, A. Boua & E. Morize. 2014. Age, Growth, Mortality, Longevity and Reproductive Biology of the White Skate, *Rostroraja alba* (Chondrichthyes: Rajidae) of the Gulf of Gabès (Southern Tunisia, Central Mediterranean). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 14(1): 193–204.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research*, 81: 229 – 235.
- King, J. R. & G. A. Mcfarlane. 2010. Movement patterns and growth estimates of big skate (*Raja binoculata*) based on tag-recapture data. *Fisheries Research*, 101 (1-2): 50–59.
- Kume, G., K. Furumitsu & A. Yamaguchi. 2008. Age, growth and age at sexual maturity of fan ray *Platyrrhina sinensis* (Batoidea: Platyrrhinidae) in Ariake Bay, Japan. *Fisheries Science*, 74(4): 736–742.
- LaMarca, M. J. 1966. A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs. *Copeia*, 2: 351 – 352.
- Leewenhoek, A. 1685. *An abstract of a letter of Mr. Anthony Leewenhoek Fellow of the R. Society; concerning the parts of the brain of severall animals; the chalk stones of the gout; the leprosy; and the scales of eels*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 15:883-895. In: Jackson, J. R.

2007. Earliest References to Age Determination of Fishes and Their Early Application to the Study of Fisheries. *Fisheries*, 32(7): 321–328.
- Licandeo, R. R., J. G. Lamilla, P. G. Rubilar & R. M. Vega. 2006. Age, growth, and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. *Journal of Fish Biology*, 68(2): 488 – 506.
- Martin, L. K. & G. M. Cailliet. 1988. Age and growth of the bat ray, *Myliobatis californica* Gill, in Central California. *Copeia*, 3: 762–773.
- Matta M. E. & D. R. Gunderson, 2007. Age, growth, maturity, and mortality of the Alaska skate, *Bathyraja parmifera*, in the eastern Bering Sea. *Environmental Biology of Fishes*. 80:309–323. Doi: 10.1007/s10641-007-9223-8.
- McFarlane, G. A. & R. J. Beamish. 1987. Validation of the dorsal spine method of age determination for spiny dogfish. *Age and Growth of Fish*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, 287–300.
- McFarlane, G. A., J. R. King & M. W. Saunders. 2002. Preliminary study on the use of neural arches in the age determination of bluntnose sixgill sharks (*Hexanchus griseus*). *Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration*, 100(4): 861–864.
- 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(2): 169-178.
- McPhie, R. P. & S. E. Campana. 2009. Bomb dating and age determination of skates (family Rajidae) off the eastern coast of Canada. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 546–560.
- Mejía-Falla P. A. 2012. *Historia de vida y demografía de la raya espinosa Urotrygon rogersi en dos áreas con distintos niveles de presión pesquera*. Tesis de doctorado en Ciencias Naturales y Exactas. Universidad del Valle. Cali, Colombia. 140p.
- Mejía-Falla, P. A. & A. F. Navia. 2008. *Aspectos reproductivos y de crecimiento de la raya espinosa Urotrygon aspidura en el Pacífico Vallecaucano*. En: Memorias del I Encuentro colombiano sobre condriictios. Bogotá, Colombia. 45 p.

- 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.
- Morales-Azpeitia R., J. López-Martínez, C. H. Rábago-Quiroz, M. O. Nevárez-Martínez & E. Herrera-Valdivia. 2013. Growth and mortality rates of *Pseudupeneus grandisquamis* and *Urobatis halleri* bycatch species in the shrimp fishery. *Hidrobiológica*, 23 (3): 386-393.
- 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.
- Navarro-González, J. A., J. Bohórquez-Herrera., A. F. Navia & V. H. Cruz-Escalona. 2012. Diet composition of batoids on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, México. *Ciencias Marinas*, 38(2): 347–362.
- Navia, A. F. 2002. *Aspectos de la biología de los elasmobranchios capturados como fauna acompañante del camarón de aguas someras en el Pacífico colombiano*. Tesis de Pregrado en Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Navia, A. F., P. A. Mejía-Falla, L. A. Zapata, S. Bessudo, G. Soler & E. Rubio. 2009. Estado del conocimiento de tiburones y rayas del Pacífico colombiano, 131-193. En: Puentes, V., A. F. Navia, P. A. Mejía-Falla, J. P. Caldas, M. C. Diazgranados & L. A. Zapata-Padilla (Eds.), *Avances en el conocimiento de tiburones, rayas y quimeras de Colombia*. Fundación SQUALUS, Ministerio de Ambiente, vivienda y desarrollo territorial, Instituto Colombiano Agropecuario, Colciencias, Conservación Internacional, WWF Colombia. 245 p.
- Navia López, A. F. 2013. *Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del Pacífico colombiano* (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas). 172 p.
- Neer, J.A. & G. M. Cailliet. 2001. Aspects of the life history of the Pacific electric ray, *Torpedo californica* (Ayers). *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(3): 321–331.
- O'Shea, O. R., M. Braccini, R. McAuley C. W. Speed & M. G. Meekan. 2013. Growth of tropical dasyatid rays estimated using a multi-analytical approach. *PLoS ONE*, 8(10): e77194. 10.1371/journal.pone.0077194.
- Pérez, C. R., G. M. Cailliet & D. A. Ebert. 2011. Age and growth of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii*, using vertebral centra, with an investigation of caudal thorns. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(6): 1149–1156.
- Pérez-Rojas, J. G. 2013. *Evaluación de técnicas para el estudio y determinación de edad de la raya eléctrica Narcine leoparda (Batoidea: Narcinidae) a partir de bandas vertebrales*. Universidad del Valle. 55 p.
- Pérez-Rojas, J. G., P. A. Mejía-Falla, A. Navia & V. Puentes. 2014. *Definición de la técnica que optimiza la observación de bandas de crecimiento en vértebras de Sphyrna lewini, Sphyrna corona, Mustelus lunulatus, Narcine leoparda y Potamotrygon magdalenae*. IV Encuentro Colombiano sobre Condrictios. Medellín – Colombia. Pág. 41.
- Pollerspöck, J. & N. Straube. 2015. www.shark-references.com, World Wide Web electronic publication, Version 2015.
- Quiñonez-Sánchez, A. M. 2011. *Estandarización de las condiciones de PCR para la amplificación de citocromo oxidasa c, subunidad I (COI) y evaluación de su contenido informativo en dos poblaciones de Urotrygon aspidura del pacífico vallecaucano*. Tesis de Biología. Universidad del Valle. 63 p.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. In: Hoar, W. S., D. J. Randall & J. R. Brett (Eds.). *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth*. Academic Press, New York, pp. 677–743.
- Ridewood, W. G. 1921. On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 210: 311 – 407.
- Robertson, D. R. & G. Allen. 2008. *Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific*, online information system. Smithsonian Tropical Research Institute. Available at www.stri.org/sftep.

- Sánchez-de Ita, J. A., C. Quiñónez-Velázquez, F. Galván-Magaña, N. Bocanegra-Castillo & R. Félix-Uraga. 2011. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(1): 20–24.
- Santander-Neto, J. 2015. *Dinâmica populacional da raia Urotrygon microphthalmum Delsman, 1941 no nordeste do Brasil*. Tese (Doutorado em Biologia Animal) da Universidade Federal de Pernambuco, 142 p.
- Skomal, G. B. & L. J. Natanson. 2003. Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca*, in the north atlantic ocean. *Fisheries Bulletin*. 101:627–639.
- Smith, W. D., G. M. Cailliet & E. M. Meléndez. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*, 58(1): 54–66.
- Smith W. D., Miller J. A. & S. S. Heppell. 2013. Elemental Markers in Elasmobranchs: Effects of Environmental History and Growth on Vertebral Chemistry. *PLoS ONE* 8(10): e62423.
- Soler, M. 2006. *Técnicas para la observación y conteo de bandas vertebrales y estimación de edad y crecimiento de la raya guitarra Rhinobatos leucorhynchus (Pisces: Elasmobranchii)*. Tesis de Pregrado. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias. Cali- Colombia.
- Soriano, M., J. Moreau, J. M. Hoenig & D. Pauly. 1992. New functions for the analysis of 637 two-phase growth of juvenile and adult fishes, with application to Nile perch. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131: 486-493.
- Spieler, R. E., D. P. Fahy, R. L. Sherman, J. Sulikowski & T. P. Quinn. 2013. The Yellow Stingray, *Urobatis jamaicensis* (Chondrichthyes Urotrygonidae): A Synoptic Review. *Caribbean Journal of Science*, 47(1): 67–97.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7.
- Stevens, J. D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 55: 657–665.
- Sulikowski, J. A. 1996. A preliminary study of the population density, size distribution, age and growth of the stingray, *Urolophus jamaicensis*, in Southeastern,

- Florida. (M.S. Thesis) Nova Southeastern University Oceanographic Center, Dania Beach, Florida, USA. In: Spieler, R. E., D. P. Fahy, R. L. Sherman, J. Sulikowski & T. P. Quinn. 2013. The Yellow Stingray, *Urobatis jamaicensis* (Chondrichthyes Urotrygonidae): A Synoptic Review. *Caribbean Journal of Science*, 47(1): 67–97.
- Valenti, S.V. & R. Robertson. 2009. *Urotrygon aspidura*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. www.iucnredlist.org. Downloaded on 08 October 2013.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology*, 10: 181–213.
- White, W. T., M. E. Platell & I. C. Potter. 2001. Relationship between reproductive biology and age composition and growth in *Urolophus lobatus* (Batoidea: Urolophidae). *Marine Biology*, 138 (1): 135–147.
- White, W., N. Hall & I. Potter. 2002. Reproductive biology and growth during pre-and postnatal life of *Trygonoptera personata* and *T. mucosa* (Batoidea: Urolophidae). *Marine Biology*, 140 (4): 699–712.
- White, W. T. & I. C. Potter. 2005. Reproductive biology, size and age compositions and growth of the batoid *Urolophus paucimaculatus*, including comparisons with other species of the Urolophidae. *Marine and Freshwater Research*, 56(1): 101–110.
- White, W. T. & E. Sommerville. 2010. *Elasmobranchs of tropical marine ecosystems*. Chapter 4. 159–240. In: Carrier, J. F., J. A. Musick & M. R. Heithaus (eds). *Sharks and their relatives II*. CRC Press, Boca Raton, 679 p.
- White, J., C. A. Simpfendorfer, A. J. Tobin & M. R. Heupel. 2014. Spatial ecology of shark-like batoids in a large coastal embayment. *Environmental Biology of Fishes*, 97(7): 773–786.
- Yeldan, H., D. Avsar & M. Manasirli. 2009. Age, growth and feeding of the common stingray (*Dasyatis pastinaca*, L., 1758) in the Cilician coastal basin, northeastern Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 25: 98–102.
- Zeiner, S. J. & P. Wolf. 1993. Growth characteristics and estimates of age at maturity of two species of skate (*Raja binoculata* and *Raja rhina*) from Monterey, California. *NOAA Technical Report*, 115: 87–99.