



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ESTIMACIÓN DE LA EDAD Y EL CRECIMIENTO
INDIVIDUAL DE LA RAYA ELÉCTRICA *Narcine
entemedor* (JORDAN y STARKS, 1895) EN LA
BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR**

TESIS

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

PRESENTA

PABLO MORA ZAMACONA

LA PAZ, B. C. S., JUNIO, 2017



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 14 del mes de Junio del año 2017

El (la) que suscribe BM. PABLO MORA ZAMACONA Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B150248 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

M en C. FELIPE NERI MELO BARRERA Y DR. ENRIQUE MORALES BOJÓRQUEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ESTIMACIÓN DE LA EDAD Y EL CRECIMIENTO INDIVIDUAL DE LA RAYA ELÉCTRICA

Narcine entemedor (JORDAN Y STARKS, 1895) EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR"

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: pablo-morita@hotmail.com - fmelo@ipn.mx - emorales@cibnor.mx

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

BM. PABLO MORA ZAMACONA

Nombre y firma del alumno

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN por la formación recibida, el uso de instalaciones y el apoyo logístico durante mis estudios.

A CONACyT por mi manutención y apoyo para el desarrollo de mis estudios, así como al financiamiento del proyecto SEP-CONACyT CB-2012/180894 en el cual se desarrolló esta investigación.

Al Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona, por la oportunidad de unirme a su grupo de trabajo y por todo el apoyo y confianza brindados tanto en situaciones favorables como no tan favorables.

A mi director y tutor M. en C. Felipe Neri Melo Barrera, gracias por ser mi guía durante la maestría, lo considero una gran persona y aprecio mucho las enseñanzas que me ha impartido.

A la Dra. Paola Andrea Mejía Falla, que aunque no le gusta que le digan doctora, me tomé la confianza de hacerlo en esta ocasión; gracias por el apoyo, paciencia y guía durante mi maestría (y desde antes), junto con Andrés son un ejemplo a seguir en el mundo de la investigación y como excelentes personas.

A los doctores Enrique Morales Bojórquez y Rodrigo Moncayo Estrada, por sus valiosas aportaciones y apoyo durante mis estudios.

A don Juan y doña Tere por su apoyo y enseñanzas en campo.

A mis amigos del equipo rayado (Atzhiri, Itzi, Karen, Carito, Nico, Lorem, Pedro, Yutzin, Ely, Vale, Kathe y Xchel), que aunque nos hemos ido separando, los aprecio mucho.

A mis amigos siempre atentos y obscenos, pero de buenos sentimientos, Roberto, Berny y Pris (tú no eres obscena Pris), gracias por su apoyo y buenos ratos.

A la sociedad entrópica de roomies (Laura y Pedrin), vivir con ustedes ha sido muy agradable, gracias por todo. Incluyo también a Nube aquí (:

A mi flaquita Gina que me ha brindado tanto su paciencia como su amor, gracias por impulsarme a crecer, eres una persona increíble.

A mis amados padres y hermana, siempre siento su calidez y su apoyo incondicional, gracias por ser mi inspiración para seguir adelante.

TABLA DE CONTENIDOS

LISTA DE FIGURAS.....	VI
LISTA DE TABLAS.....	VII
RESUMEN.....	VIII
ABSTRACT	IX
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
3. JUSTIFICACIÓN	5
4. OBJETIVOS	5
5. HIPÓTESIS	6
6. MATERIALES Y MÉTODOS	7
6.1. Área de estudio	7
6.2. Tratamiento de las vértebras.....	8
6.3. Análisis de datos	9
6.3.1. Estructura de tallas y proporción sexual	9
6.3.2. Relación talla-peso	9
6.3.3. Relación entre la talla y el radio de la vértebra	10
6.4. Estimación de la edad	10
6.4.1. Lectura de las vértebras	10
6.4.2. Precisión y sesgo entre lectores	12
6.4.3. Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento	13
6.4.4. Estructura de edades.....	14
6.5. Retrocálculo de tallas pretéritas	15
6.6. Estimación del crecimiento individual.....	15
7. RESULTADOS	18
7.1. Tratamiento de las vértebras.....	18
7.2. Análisis de datos	18
7.2.1. Estructura de tallas y proporción sexual	18
7.2.2. Relación talla-peso	20
7.2.3. Relación entre la talla y el radio de la vértebra	20
7.3. Estimación de la edad	21
7.3.1. Precisión y sesgo entre lectores	21

7.3.2.	Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento	23
7.3.3.	Estructura de edades.....	23
7.4.	Retrocálculo de tallas pretéritas	24
7.5.	Estimación del crecimiento individual.....	27
8.	DISCUSIÓN	32
8.1.	Tratamiento de las vértebras.....	32
8.2.	Análisis de datos	33
8.2.1.	Estructura de tallas y proporción de sexos	33
8.2.2.	Relación talla-peso	34
8.2.3.	Relación entre la talla y el radio de la vértebra	35
8.3.	Estimación de la edad	35
8.3.1.	Lectura de las vértebras	35
8.3.2.	Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento	36
8.3.3.	Estructura de edades.....	36
8.4.	Estimación del crecimiento individual.....	37
9.	CONCLUSIONES.....	42
10.	LITERATURA CITADA	43

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Complejo insular Espíritu Santo- La Partida (ES) en la Bahía de La Paz (BLP), BCS. Los puntos negros indican los sitios de captura y se muestra la ubicación de la ciudad de La Paz en la parte inferior (LP)..... 7
- Figura 2. Comparación de las vértebras de un embrión a término (sin marca intrauterina) y un adulto (con 6 bandas traslúcidas). BT: banda traslúcida; BO: banda opaca; MC: marca de crecimiento; CC corpus calcareum; I: intermedialia; MN: marca de nacimiento..... 11
- Figura 3. Imagen digital de un corte sagital de *Narcine entemedor* con las medidas utilizadas para la estimación del Índice de Incremento Marginal (IIM). F: foco, R: radio, R_n : distancia del foco a la última marca de crecimiento completamente formada, R_{n-1} : distancia del foco a la penúltima marca de crecimiento. 14
- Figura 4. Cortes de las vértebras de *Narcine entemedor* pertenecientes a diferentes individuos, con las diferentes tinciones empleadas. Izquierda: sin tratamiento; centro: rojo de alizarina; derecha: marrón de Bismarck..... 18
- Figura 5. Estructuras de tallas para machos y hembras de *Narcine entemedor*. 19
- Figura 6. Estructuras de pesos para machos y hembras de *Narcine entemedor*. 20
- Figura 7. Relación entre la talla de los organismos y el radio de las vértebras de *Narcine entemedor*. 21
- Figura 8. Gráfico de sesgo por edad. Los puntos representan la media, las líneas negras son la desviación estándar y la línea roja (45°) representa un caso hipotético de coincidencia entre lectores. 22
- Figura 9. Porcentaje mensual de borde traslúcido (barras grises) y promedio mensual de incremento marginal (puntos) con su desviación estándar (líneas). Tamaños de muestra mensual se indican sobre las barras..... 23
- Figura 10. Estructura de edades de individuos de *N. entemedor* capturados en Bahía de La Paz, BCS. 24
- Figura 11. Comparación de las tallas retrocalculadas y las tallas observadas para hembras de *Narcine entemedor* en Bahía de La Paz, BCS..... 25
- Figura 12. Comparación de las tallas retrocalculadas y las tallas observadas para machos de *Narcine entemedor* en Bahía de La Paz, BCS. 26
- Figura 13. Comparación de la longitud total promedio observada y retrocalculada de *Narcine entemedor*. 27
- Figura 14. Modelos de crecimiento ajustados a los datos retrocalculados de las hembras de *N. entemedor* en la Bahía de La Paz, BCS..... 29
- Figura 15. Modelos de crecimiento para los machos de *N. entemedor* en la Bahía de La Paz, BCS. 31

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Modelos de crecimiento ajustados a los datos talla edad de <i>N. entemedor</i> , con sus respectivos parámetros.	15
Tabla II. Relación pes-longitud para ambos sexos de <i>Narcine entemedor</i> de Bahía de La Paz, BCS. a: ordenada al origen; b: coeficiente de alometría; IC: intervalo de confianza; r^2 : coeficiente de determinación.	20
Tabla III. Relación RV-LT para sexos de <i>Narcine entemedor</i> capturada en Bahía de La Paz, BCS. a: ordenada al origen; b: pendiente; IC: intervalo de confianza; r^2 : coeficiente de determinación.....	21
Tabla IV. Valores estimados de los parámetros de los modelos de crecimiento ajustados a los datos talla edad retrocalculada de las hembras de <i>N. entemedor</i> de Bahía de La Paz, BCS.	28
Tabla V. Valores estimados de los parámetros de los modelos de crecimiento ajustados a los datos talla edad retrocalculada de los machos de <i>N. entemedor</i> de Bahía de La Paz, BCS.	30

RESUMEN

La raya eléctrica, *Narcine entemedor*, es una especie de bajo valor comercial en México, explotada mayormente como pesca de autoconsumo y como fauna acompañante en pesquerías de arrastre. La información biológica de la especie es limitada, sin embargo, es conocido que la época de capturas más abundantes coincide con su temporada reproductiva, lo cual representa un riesgo para sus poblaciones. Por lo tanto, es de suma importancia generar información biológica con la finalidad de establecer las bases para evaluar y administrar su explotación. Este estudio estimó la edad y describió el crecimiento de la especie, para lo cual se recolectaron 305 organismos en las inmediaciones del complejo insular Espíritu Santo, en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, desde octubre de 2013 hasta diciembre de 2015. Se encontraron tallas entre 41 y 84 cm LT (hembras: 49-84 cm LT; machos: 41-59 cm LT). Se realizaron cortes sagitales a vértebras de cada organismo con un grosor de 0.4 mm, se observaron al estereoscopio sumergiéndolos en agua utilizando un fondo oscuro y luz reflejada, y se fotografiaron. Se llevaron a cabo lecturas de las marcas de crecimiento sobre las fotografías, por parte de dos lectores de manera independiente y sin conocimiento de las características de los organismos. Los análisis de tipo de borde y de incremento marginal estimaron una periodicidad de formación de las marcas de crecimiento anual, las cuales terminan su formación alrededor de abril. Se obtuvo una alta precisión en las lecturas (PEP= 3%, CV= 4.7%) y las edades estimadas fueron de 2-14 años para las hembras y de 2-6 años para los machos. Debido a que no se encontraron los grupos de edad de 0 y 1 años en los muestreos, se realizó la estimación de tallas a edades pretéritas mediante el análisis de retrocálculo para subsanar esta ausencia de información. Se ajustaron los modelos de crecimiento de von Bertalanffy de dos y tres parámetros, el modelo de Gompertz y el logístico a los datos talla edad retrocalculados. El mejor ajuste se encontró con el modelo de crecimiento de von Bertalanffy de tres parámetros para ambos sexos, con el cual se estimaron los parámetros $L_{\infty} = 82.09$ cm, $k = 0.17$ cm año⁻¹ y $t_0 = -1.99$ años para hembras y $L_{\infty} = 62.29$ cm, $k = 0.32$ cm año⁻¹ y $t_0 = -1.59$ años para machos. Los resultados confirmaron la hipótesis de trabajo planteada, la cual dicta que las hembras presentan tallas y edades mayores, pero menor tasa de crecimiento que los machos.

ABSTRACT

The electric ray, *Narcine entemedor*, is a low economic value species which is exploited by the artisanal fisheries of Mexico, mainly as a self-consume resource or as bycatch in trawl fisheries. Biologic knowledge of the species is poor, although, it is known their main captures occur during its reproduction period, which makes the population susceptible to overexploitation. Hence, it is important to produce biologic information for understanding the population and managing its exploitation. This study estimated age and described individual growth of *N. entemedor*. 305 specimens were collected in Espiritu Santo Island in Bay of La Paz, Baja California Sur, from October 2013 to December 2015. Total length ranged from 41 to 84 cm TL (females: 49-84 cm TL; males: 41-59 cm TL). Sagittal sections were performed to each vertebrae with a 0.4 mm thickness, and photographs were taken in a stereoscopic microscopy using reflected illumination, a dark base and immersing vertebrae in water. Mark counts were performed independently by two readers, without knowledge of the organism's characteristics. Edge type and marginal increment analysis showed an annual periodicity of growth marks formation, which takes place around April. A high precision was achieved in readings (APE= 3%, CV= 4.7%), the estimated ages were 2-14 years for females and 2-6 years for males. Due to the lack of 0 and 1 age groups samples, analysis of backcalculation was performed to estimate lengths at past ages. 2 and 3 parameters von Bertalanffy growth model, Gompertz and logistic 3 parameter models were fitted to the backcalculated age-size data. 3 parameter Von Bertalanffy growth model showed the best fit for both sexes, parameters estimated were $L_{\infty}= 82.09$ cm, $k= 0.17$ cm years⁻¹, $t_0= -1.99$ years for females and $L_{\infty}= 62.29$ cm, $k= 0.32$ cm years⁻¹, $t_0= -1.59$ years for males. The results confirm the hypothesis proposed in this study, which propose bigger sizes and older ages for females, as well as a higher growth coefficient for males.

1. INTRODUCCIÓN

En México, los elasmobranquios representan un recurso pesquero de importancia económica y social, debido a que proporcionan proteína animal de calidad elevada a un costo bajo (DOF, 2007). En 2013, la pesquería de este recurso ocupó el décimo primer lugar en las estadísticas de producción pesquera a nivel nacional, de la cual los batoideos constituyeron el 31% de las capturas, con más de 9300 t de peso vivo (CONAPESCA, 2013). En el Pacífico mexicano, la captura de las rayas se realiza principalmente en el Golfo de California, donde se obtiene alrededor del 85% de la producción nacional. Estas especies son capturadas de manera directa por la pesca ribereña artesanal e incidentalmente por las pesquerías de camarón y tiburón. Las principales familias de batoideos capturadas son Myliobatidae, Dasyatidae y Rhinopteridae, aunque también son frecuentes Urotrygonidae y Narcinidae (DOF, 2010).

La importancia de este recurso y el incremento de sus capturas a nivel mundial, ha ocasionado un interés mayor en el análisis de sus aspectos poblacionales (Cailliet, 1990; Bonfil, 1994; Camhi *et al.*, 1998; Worm *et al.*, 2013). Si bien, se ha observado que tanto las variaciones naturales en el ambiente, como las actividades humanas afectan a estos organismos, la actividad que mayor impacto representa es la explotación pesquera (Camhi *et al.*, 1998). Por lo tanto, resulta necesario generar información que ayude a evaluar el estado de las poblaciones de los recursos pesqueros y contribuir con datos que sustenten la formulación de planes de manejo adecuados.

Los estudios de edad y crecimiento aportan información esencial para comprender el ciclo de vida de los organismos, así como su dinámica poblacional (Cailliet, 1992; Castanhari y Tomás, 2012); a partir de estos es posible describir aspectos básicos como la longevidad, la edad de primera madurez, la tasa de mortalidad, entre otros (Morales-Nin, 1992; Campana, 2001; Goldman, 2005).

La estimación de la edad y el crecimiento de peces puede realizarse a través de métodos indirectos o directos (Campana, 2001). En cuanto a los métodos indirectos,

el análisis de frecuencia de tallas es el más utilizado; sin embargo, en elasmobranquios solamente ha resultado eficaz para estimar la edad de juveniles (Sage *et al.*, 1972). Lo anterior se debe a que, en organismos más viejos, la tasa de crecimiento disminuye, originando una superposición de tallas que se refleja en una moda única para distintas clases de edad (Smith y Merriner, 1987).

Por lo anterior, se ha recomendado el uso de métodos directos para la estimación de la edad y la descripción del crecimiento en elasmobranquios (Cailliet *et al.*, 1983), en los cuales, la edad se estima en estructuras duras con base en la formación periódica de marcas de crecimiento. Para estas especies, dada la ausencia de escamas, espinas y otolitos usadas comúnmente en teleósteos (Cailliet *et al.*, 1983; Goldman, 2005), se han usado vértebras, espinas dorsales, arcos neurales y dentículos dérmicos (Cailliet y Goldman, 2004).

El depósito de las marcas de crecimiento está influenciado por cambios fisiológicos en los organismos, mismos que son inducidos por variaciones en el ambiente, como temperatura y disponibilidad de alimento. (Goldman, 2005). Asimismo, se ha descrito que la calcificación y el patrón de formación de bandas de crecimiento varían considerablemente entre especies (Ridewood, 1921; Cailliet, 1987; Cailliet y Tanaka, 1990; Cailliet y Goldman, 2004; Goldman, 2005). Ante esto, es recomendable evaluar distintas técnicas para evidenciar u optimizar la apariencia de las marcas y de esta forma facilitar su observación y mejorar la precisión de las lecturas (Pérez-Rojas, 2013; González-González, 2016).

La raya eléctrica o raya toque, *Narcine entemedor*, es una especie de amplia distribución en el Océano Pacífico oriental, desde Laguna Ojo de Liebre en la costa occidental de Baja California Sur (BCS), pasando por el Golfo de California y hasta las costas de Colombia (Villavicencio-Garayzar y Bizzarro, 2009). En México, a pesar de su valor comercial bajo, la especie es capturada frecuentemente de manera incidental, principalmente en BCS y en Sonora (Villavicencio-Garayzar, 2000).

Las principales capturas de este recurso se obtienen durante primavera y verano, periodo en el cual ocurre su apareamiento, desarrollo embrionario y parto, lo que ocasiona que la pesca artesanal capture hembras grávidas con frecuencia

relativamente alta, incrementando el riesgo de sobreexplotación (Villavicencio-Garayzar y Bizzarro, 2009). Sumado a lo anterior, *N. entemedor* es extraída incidentalmente por pesquerías de camarón en una magnitud desconocida, por lo que, considerando su explotación y la poca información disponible para la especie, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) sugiere que en México la especie sea considerada, al menos, como “*Casi Amenazada*”, pese a su clasificación a nivel global en “*Datos Deficientes*” (Villavicencio-Garayzar y Bizzarro, 2009).

2. ANTECEDENTES

Existe poca información disponible sobre aspectos poblacionales para la especie. En cuanto a su biología reproductiva, ha sido descrito que *N. entemedor* tiene un modo reproductivo vivíparo aplacentado con histotrofía limitada (Burgos-Vázquez¹) y presenta una estrategia reproductiva conocida como diapausa embrionaria (Villavicencio-Garayzar, 2000). Posee un ciclo reproductivo anual con posibles partos en abril, para las costas de Ecuador (Palma-Chávez, 2014) y alrededor de agosto para las costas de México, en Bahía Magdalena (Villavicencio-Garayzar, 2000) y Bahía de La Paz (Burgos-Vázquez¹). La talla de nacimiento de la especie ronda de los 12.4 a los 16 cm LT, la fecundidad varía de 1 a 24 embriones y la talla mediana de madurez se ha reportado de 57.4 cm LT en Bahía de La Paz, y de 63 cm LT en Bahía Magdalena (Villavicencio-Garayzar, 2000; Burgos-Vázquez¹).

En cuanto a aspectos de edad y crecimiento, se han realizado estudios con algunas especies de Torpediniformes. Duman y Basusta (2013) estimaron la edad y el crecimiento de *Torpedo marmorata*, con organismos provenientes del Mar Mediterráneo Nororiental. Los autores tiñeron cortes de un grosor de 0.4 y 0.5 mm con safranina y estimaron una periodicidad anual de formación de las marcas de crecimiento. Adicionalmente, ajustaron el modelo de crecimiento de von Bertalanffy de 3 parámetros (MCVB3P) y estimaron los parámetros: $LT_{\infty} = 57.31$ cm, $k = 0.19$ cm año⁻¹ y $t_0 = -0.39$ años. De manera similar, Kaya y Basusta (2016) trabajaron con *T. nobiliana* en la misma área de estudio y siguieron el tratamiento de las vértebras

¹Burgos-Vázquez, en revisiones

realizado por Duman y Basusta (2013). Los autores asumieron una periodicidad de formación de las marcas de crecimiento anual y ajustaron el MCVB3P con la siguiente estimación: $LT_{\infty} = 74.47$ cm, $k = 0.11$ cm año⁻¹ y $t_0 = -1.05$ años.

En la costa de California, EE.UU., Neer y Cailliet (2001) estimaron la edad y el crecimiento de *T. californica*, para lo cual utilizaron el tratamiento de microtopografía de grafito para mejorar la observación de las marcas de crecimiento en vértebras completas. Los autores asumieron una periodicidad de formación anual de las marcas y ajustaron los modelos de crecimiento logístico (MCL3P), de Gompertz (MCG3P) y MCVB3P. Estos dos últimos mostraron el mejor ajuste con diferencias mínimas en las estimaciones de los parámetros, obteniendo para el MCVB3P los siguientes valores: $LT_{\infty} = 137.3$ cm, $k = 0.07$ cm año⁻¹, $t_0 = -1.93$ años para hembras y $LT_{\infty} = 92.1$ cm, $k = 0.14$ cm año⁻¹, $t_0 = -1.48$ años para machos.

Sobre la especie de estudio del presente trabajo, Villavicencio-Garayzar (2000) realizó una evaluación de la edad y crecimiento en el complejo lagunar Bahía Magdalena-Almejas, BCS, a través de lecturas de marcas de crecimiento en cortes sagitales de vértebras y determinó una periodicidad de formación anual. Ajustó el MCVB3P y encontró que las hembras presentan una talla asintótica mayor y una tasa de crecimiento menor ($LT_{\infty} = 81.2$ cm, $k = 0.37$ cm año⁻¹, $t_0 = -1.14$ años) que los machos ($LT_{\infty} = 61.2$ cm, $k = 0.32$ cm año⁻¹, $t_0 = -5.32$ años).

Recientemente, González-González (2016) determinó el tratamiento más efectivo para visualizar marcas de crecimiento en cortes vertebrales de *N. entemedor*, procedente de la Bahía de La Paz, BCS. La autora sugirió un grosor de corte de 0.4 mm y propuso tres diferentes tratamientos de tinción, dependiendo el tamaño de las vértebras: rojo de alizarina para vértebras pequeñas, marrón de Bismarck para vértebras grandes y sin tinción para vértebras medianas.

De manera similar, Pérez-Rojas (2013) determinó el tratamiento más efectivo para visualizar las marcas de crecimiento en cortes vertebrales de *N. leoparda*, procedente de las costas de Colombia. El autor concluyó que el colorante rojo de

alizarina y un grosor de corte de 0.5 mm resultan la combinación más eficiente para resaltar las marcas de crecimiento en dicha especie.

3. JUSTIFICACIÓN

Narcine entemedor, es una especie de batoideo capturada por la pesca ribereña de México, mayormente como pesca de autoconsumo y de manera incidental por otras pesquerías, como las de camarón y tiburón. La magnitud a la que se extrae este recurso es desconocida y la información disponible sobre la especie es escasa, esto último posiblemente debido a que tiene una baja importancia comercial; no obstante, ha sido reportado que la época de capturas más abundantes coincide con su temporada reproductiva, lo cual representa un riesgo para sus poblaciones.

Por lo anterior, es de suma importancia generar información biológica de la especie, con la finalidad de establecer las bases para evaluar y, más adelante, administrar su explotación. Particularmente, los estudios de edad y crecimiento permiten conocer aspectos como la tasa de crecimiento, la talla máxima y la estructura de edades, que a su vez son empleados para estimar longevidad, mortalidad y productividad. Esta información es de gran importancia, debido a que sienta las bases para evaluaciones demográficas y la administración del recurso.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Estimar la edad y describir el patrón de crecimiento individual de la raya eléctrica *Narcine entemedor* distribuida en la Bahía de La Paz, Baja California Sur.

Objetivos específicos

Describir la estructura de tallas, pesos y edades de hembras y machos de *N. entemedor*.

Evaluar la relación peso-talla de hembras y machos de la especie.

Establecer la relación de la talla y el radio vertebral de *N. entemedor*.

Establecer cualitativamente el procedimiento más adecuado para la lectura de marcas de crecimiento en las vértebras de *N. entemedor*.

Estimar la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento.

Describir el patrón de crecimiento individual de hembras y machos de *N. entemedor* a partir de edades observadas y retrocalculadas.

5. HIPÓTESIS

Considerando que generalmente las hembras de los elasmobranquios alcanzan tallas mayores y son más longevas que los machos, se espera que los parámetros de crecimiento de hembras y machos sean diferentes, esto es, que las hembras de *N. entemedor* presenten una edad y talla asintótica mayores, y una tasa de crecimiento menor que los machos.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

El trabajo de campo se realizó mensualmente desde septiembre de 2013 a diciembre de 2015. Los muestreos se realizaron en el campamento pesquero “El Morro”, ubicado en las inmediaciones del complejo insular Espíritu Santo-La Partida, Bahía de La Paz (Fig. 1).

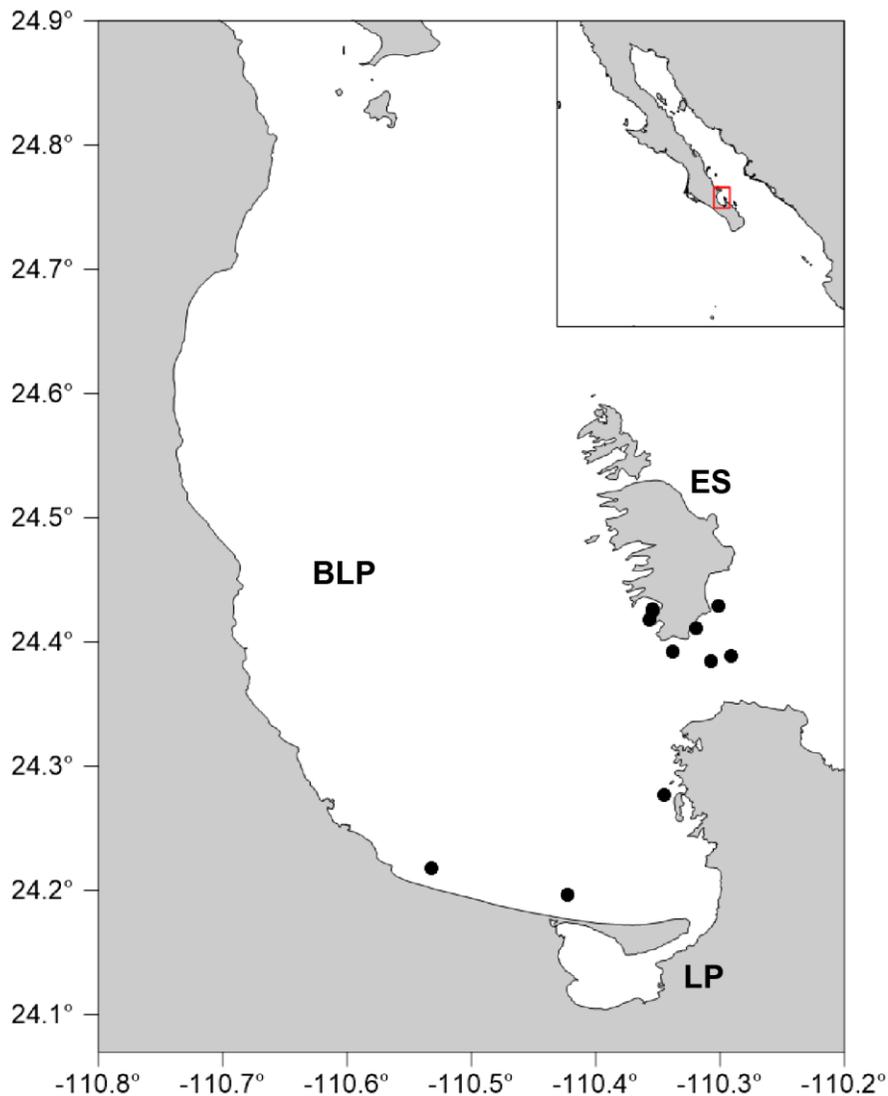


Figura 1. Complejo insular Espíritu Santo- La Partida (ES) en la Bahía de La Paz (BLP), BCS. Los puntos negros indican los sitios de captura y se muestra la ubicación de la ciudad de La Paz en la parte inferior (LP).

Los organismos fueron capturados empleando una embarcación menor con motor fuera de borda y redes de enmalle tipo agallera, con luz de malla de 8 y 10 pulgadas, constituidas por dos a tres paños, cada uno de aproximadamente 100 m de longitud y 1.5 m de alto. Las redes fueron tendidas durante la tarde y recuperadas a la mañana siguiente.

Para cada individuo se registró la longitud total (LT) con una cinta métrica (± 0.1 cm), así como el peso total (PT) con una balanza de muelle (± 0.1 kg). El sexo se determinó por la presencia/ausencia de gonopterigios y a cada organismo se le extrajo de la región abdominal una sección de columna vertebral, la cual se etiquetó y congeló hasta su procesamiento en el laboratorio.

6.2. Tratamiento de las vértebras

Las vértebras fueron limpiadas manualmente, removiendo el tejido muscular y conectivo utilizando agua e instrumental de disección. Una vez limpias, las vértebras fueron secadas a temperatura ambiente y se midió el radio vertebral de las 5 vértebras más grandes de cada organismo, registrando la distancia del centro (foco) de la vértebra al borde.

Para el corte las vértebras se siguió la metodología propuesta por González-González (2016), quien propone fijar las vértebras en estructuras de madera utilizando un pegamento a base de cianocrilato y posteriormente realizar cortes sagitales con un grosor de 0.4 mm, el cual reporta la autora como óptimo para la observación de las marcas de crecimiento.

Se seleccionó una submuestra de 10 organismos y de cada uno se cortaron de manera sagital 3 vértebras con una cortadora de baja velocidad y cuchillas con filo de diamante. Las secciones fueron teñidas con rojo de alizarina y marrón de Bismarck, siguiendo lo propuesto por González-González (2016), y se compararon con una sección sin teñir como blanco. También se evaluó el uso de luz reflejada y luz transmitida, así como de un fondo oscuro y claro, y la sumersión de los cortes en agua para mejorar su observación. El tratamiento de tinción adecuado para observar las marcas de crecimiento se seleccionó de manera cualitativa.

Una vez definida la combinación de tratamientos óptima para observar las marcas de crecimiento (uso de tinción, tipo de iluminación, tipo de fondo y medio de sumersión), ésta se aplicó a todas las muestras. Los cortes obtenidos fueron fotografiados con una cámara de video (Sony CCD-IRIS-RGB) adaptada a un microscopio estereoscópico (Olympus SZX9) y conectada a una tarjeta de video digital (TARGA 1000), con lo cual las imágenes de los cortes de toda la muestra fueron digitalizadas.

6.3. Análisis de datos

6.3.1. Estructura de tallas y proporción sexual

Se elaboró un histograma de frecuencias de tallas con intervalos de LT de 5 cm. De manera similar, se realizó un histograma de frecuencias de peso utilizando intervalos de 500 g PT. Ambos histogramas de frecuencias se realizaron tanto para machos como para hembras. Para evaluar posibles diferencias en las estructuras de talla y peso debidas al sexo, se utilizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov ($\alpha = 0.05$).

Se estimó la proporción sexual de la muestra mediante una prueba chi-cuadrada ($\alpha = 0.05$) donde la proporción teórica esperada es de un macho por cada hembra (1H:1M).

6.3.2. Relación talla-peso

Para describir la relación entre PT y LT de *N. entemedor* se utilizó una ecuación potencial:

$$PT = aLT^b$$

donde a : ordenada al origen; b : coeficiente de alometría.

Para determinar si el sexo afecta la relación PT-LT se utilizó una prueba de pendientes y elevaciones ($\alpha = 0.05$) con los datos de PT y LT linealizados (\log_{10}), comparando las regresiones con la siguiente ecuación:

$$F = \frac{\left(\frac{SS_c - SS_p}{k - 1}\right)}{\frac{SS_p}{DF_p}}$$

donde SS_c : suma de cuadrados de cada regresión; SS_p : suma de cuadrados residuales; k : número de regresiones; DF_p : grados de libertad residuales.

Se estableció si la relación entre el peso y la talla es de tipo alométrico ($b \neq 3$) o isométrico ($b = 3$) mediante una prueba t de Student ($\alpha = 0.05$), de la forma:

$$t_{cal} = \frac{b_1 - b_0}{Sb}$$

donde t_{cal} : valor de t estimado; b_1 : coeficiente de alometría estimado; b_0 : coeficiente de alometría cuando hay isometría (3); Sb : error estándar de b_1 .

6.3.3. Relación entre la talla y el radio de la vértebra

Para determinar si las vértebras reflejan adecuadamente el crecimiento de los organismos y si es posible estimar las tallas pretéritas a partir de dichas estructuras, se estableció la relación entre el radio de la vértebra (RV) y LT mediante un análisis de regresión lineal:

$$LT = bRV + a$$

donde a : intercepto al origen; b : pendiente.

Mediante una prueba de pendientes y elevaciones ($\alpha = 0.05$), se determinó si el sexo afecta la relación RV-LT.

6.4. Estimación de la edad

6.4.1. Lectura de las vértebras

Cada marca de crecimiento se encuentra conformada por dos unidades: una banda traslúcida y otra opaca, las cuales pueden presentarse en las zonas del *corpus calcareum* y en la *intermedialia* (Fig. 2).

Para la definición de la marca de nacimiento se utilizaron dos criterios, por un lado, se siguió lo descrito por Goldman (2005), quien describe la marca de nacimiento como la primera banda traslúcida ubicada de manera distal al foco, la cual se encuentra asociada a un cambio en el ángulo de crecimiento de la vértebra. Y, por otro lado, se realizó una comparación de las vértebras de un embrión con las

vértebras de los adultos, para lo cual se extrajo la columna vertebral de un embrión de 12.4 cm LT, talla dentro del intervalo de nacimiento descrito para *N. entemedor* en la Bahía de La Paz (12.4-14.5 cm LT; Burgos-Vázquez¹); y se pulió una vértebra a un grosor adecuado para su observación. La comparación de los tamaños de ambas vértebras, la ausencia de marcas intrauterinas en la vértebra del embrión y la descripción de la marca de nacimiento en la bibliografía, coincidieron en la definición de la marca de nacimiento (Fig. 2).

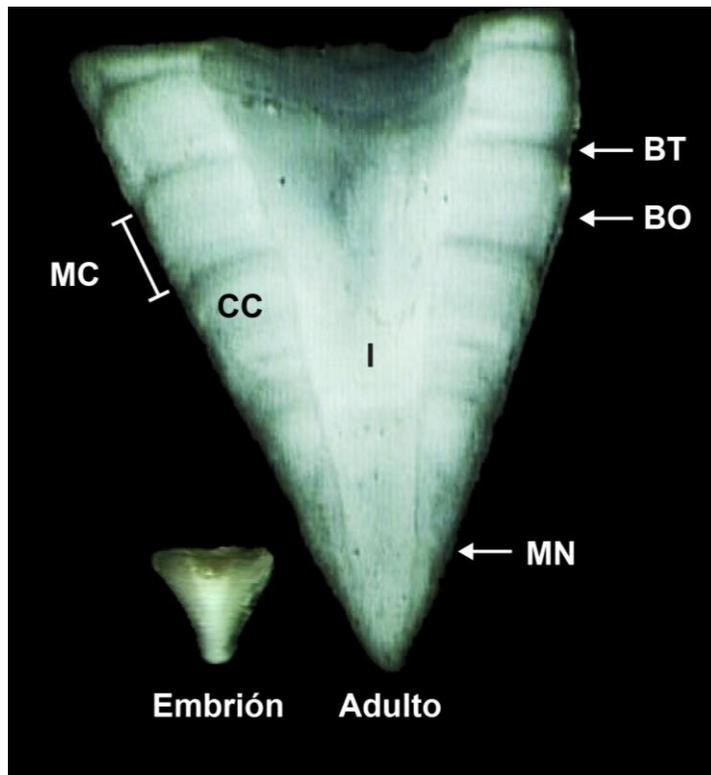


Figura 2. Comparación de las vértebras de un embrión a término (sin marca intrauterina) y un adulto (con 6 bandas traslúcidas). *BT*: banda traslúcida; *BO*: banda opaca; *MC*: marca de crecimiento; *CC* *corpus calcareum*; *I*: *intermedialia*; *MN*: marca de nacimiento.

Antes de leer las vértebras, se establecieron los criterios a seguir entre los lectores mediante lecturas de prueba, en donde se analizaron cortes provenientes de ejemplares de distinto tamaño. Se consideró la ausencia de bandas intrauterinas y el conteo de las marcas de crecimiento se realizó registrando las bandas traslúcidas en la región del *corpus calcareum*, debido a que las marcas de crecimiento no fueron

evidentes en la *intermedialia*. Posteriormente, las lecturas de las marcas de crecimiento se realizaron sobre los cortes digitalizados y se llevaron a cabo por dos lectores de manera independiente, sin conocimiento de las características de los organismos (sexo, talla, peso y fecha de captura).

6.4.2. Precisión y sesgo entre lectores

Para evaluar la precisión de las lecturas entre lectores, se calculó el porcentaje de acuerdo (*PA*), considerando diferencias de 0 y ± 1 marcas de crecimiento entre las lecturas de los lectores. La estimación se llevó a cabo con la siguiente ecuación (Goldman, 2005):

$$PA = \frac{A}{\lambda} * 100$$

donde *A*: número de acuerdos; λ : número de lecturas.

De igual manera, se estimó el porcentaje de error promedio (*PEP*) propuesto por Beamish y Fournier (1981) y el coeficiente de variación (*CV*), propuesto por Chang (1982). Las fórmulas de estos índices se expresan de la siguiente forma:

$$PEP = \frac{100}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^L \left| \frac{X_{ij} - X_j}{X_j} \right| \right] \quad CV = \frac{100}{N} \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R - 1}}{X_j}}$$

donde *N*: tamaño de muestra; *L*: número de lectores o lecturas; X_{ij} : *i*-ésima lectura del *j*-ésimo organismo; X_j : lectura promedio del *j*-ésimo organismo.

Para evaluar si las diferencias entre lectores fueron debidas al azar o a un error sistemático se aplicó la prueba de simetría de Bowker (Bowker, 1948). Para ello, se realizó una prueba chi-cuadrada para determinar la existencia de diferencias significativas en el conteo de marcas de crecimiento entre lectores:

$$x^2 = \sum_{i=1}^{m-1} \sum_{j=i+1}^m \frac{(n_{ij} - n_{ji})^2}{n_{ij} + n_{ji}}$$

donde n_{ij} : frecuencia observada en fila i y columna j ; n_{ji} : frecuencia observada en fila j y columna i ; m : número de grupos de edad estimados. En el análisis de simetría de Bowker, valores de $p > 0.05$ indican que el error es aleatorio, mientras que valores de $p < 0.05$ indican errores sistemáticos en las lecturas.

Adicionalmente, se realizó el gráfico de sesgo por edad (Campana *et al.*, 1995) para evaluar la existencia de sesgo entre los lectores, el cual considera las marcas de crecimiento leídas por el lector 1 (eje X) contra el promedio del número de marcas leídas por el lector 2 (eje Y) para cada lectura del lector 1. Este gráfico permite evaluar visualmente errores sistemáticos al comparar con una línea hipotética de 45° , la cual corresponde a los valores que se obtendrían si ambos lectores coincidieran en todas las lecturas.

6.4.3. Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

6.4.3.1. Análisis de tipo de borde

Para verificar la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento, se calculó el porcentaje de vértebras con borde opaco y con borde translúcido en cada mes y se obtuvo la distribución mensual de los tipos de borde.

6.4.3.2. Índice de Incremento Marginal (IIM)

Utilizando el software SigmaScan Pro 5 se tomaron las siguientes medidas sobre las fotografías de cada uno de los cortes de las vértebras: el radio o la distancia del foco al borde de la vértebra (R), la distancia del foco a la banda translúcida de la última marca de crecimiento completamente formada (R_n) y la distancia del foco a la banda translúcida de la penúltima marca de crecimiento (R_{n-1} ; Fig. 3).

Utilizando estas medidas se calculó el índice de incremento marginal (*IIM*) para estimar la periodicidad de formación de las marcas, aplicando la siguiente ecuación:

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

La ecuación evalúa la proporción del tamaño de la marca de crecimiento que se encontraba en formación al momento de la captura del organismo, con respecto a la

marca de crecimiento anterior completamente formada. De manera que los valores del *IIM* oscilan entre cero y uno, donde valores cercanos a 0 indican que la marca de crecimiento está iniciando su formación y valores cercanos a 1 señalan que la marca de crecimiento está finalizando. El promedio del *IIM* se graficó por mes para observar la tendencia de formación de las marcas.

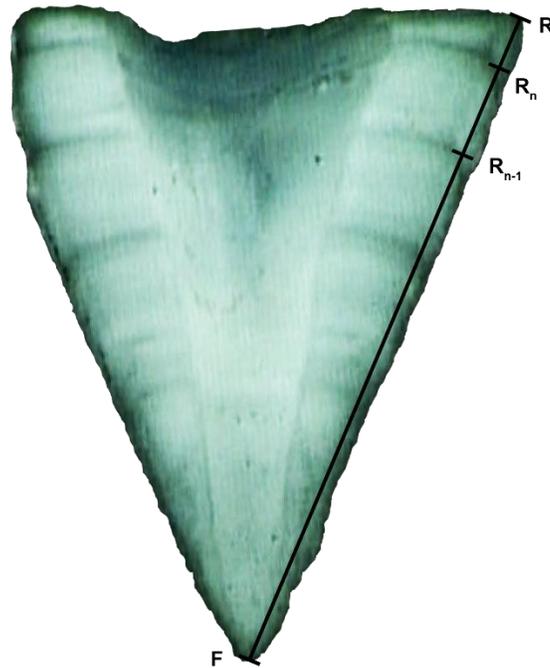


Figura 3. Imagen digital de un corte sagital de *Narcine entemedor* con las medidas utilizadas para la estimación del Índice de Incremento Marginal (*IIM*). *F*: foco, *R*: radio, *R_n*: distancia del foco a la última marca de crecimiento completamente formada, *R_{n-1}*: distancia del foco a la penúltima marca de crecimiento.

6.4.4. Estructura de edades

Para la asignación de los grupos de edad no se consideró la marca de nacimiento. Los especímenes con una marca de crecimiento fueron asignados al grupo de edad 0, es decir, organismos con menos de 1 año de vida. Los organismos con más de una marca de crecimiento se incluyeron en el grupo de edad 1, el cual comprende desde individuos con una marca de crecimiento completamente formada y la banda opaca iniciando su formación, hasta individuos con dos marcas de crecimiento completamente formadas; es decir, organismos con más de un año de vida y menos de 2. Bajo las mismas consideraciones fueron conformados el resto de grupos de edad, con lo cual se buscó obtener la mayor precisión posible, tomando en cuenta la

imposibilidad de nuestro estudio de definir el tiempo exacto de nacimiento de los organismos y, por consiguiente, su edad exacta.

Al asignar a todos los organismos sus respectivos grupos de edad se estableció la estructura de edades, tanto para machos como para hembras. Para evaluar diferencias en las estructuras de edades debidas al sexo, realizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov ($\alpha= 0.05$).

6.5. Retrocálculo de tallas pretéritas

Debido a la carencia de organismos de grupos de edad jóvenes (0-1 años) se realizaron estimaciones de tallas a edades pretéritas. El retrocálculo se llevó a cabo con la ecuación propuesta por Francis (1990), que dicta:

$$L_i = -\left(\frac{a}{b}\right) + \left(L_c + \frac{a}{b}\right) \left(\frac{RV_i}{RV_c}\right)$$

donde L_i : talla retrocalculada del organismo a la edad i ; a y b : parámetros de la relación RV-LT; L_c : talla a la cual se capturó el organismo; RV_c : radio de la vértebra al momento de la captura del individuo; RV_i : radio de la vértebra a la edad i .

6.6. Estimación del crecimiento individual.

Para describir el patrón de crecimiento individual de *N. entemedor*, se ajustaron cuatro modelos de crecimiento a los datos talla edad retrocalculada (Tabla I). Particularmente para el MCVB2P se fijó la talla de nacimiento $L_0= 14.5$ cm LT, considerando lo reportado por Burgos-Vázquez¹.

Tabla I. Modelos de crecimiento ajustados a los datos talla edad de *N. entemedor*, con sus respectivos parámetros.

Modelo	Variabes	Ecuación
von Bertalanffy (2 parámetros)	L_∞ = talla asintótica (cm)	$L_t = L_\infty - (L_\infty - L_0)e^{-kt}$
	k = tasa de crecimiento (cm año ⁻¹)	
MCVB2P	L_0 = talla máxima al nacer (cm)	
	L_t = longitud al tiempo t (cm)	

t= edad (años)

von Bertalanffy	L_{∞} = talla asintótica (cm)	
(3 parámetros)	k = tasa de crecimiento (cm año ⁻¹)	$Lt = L_{\infty}[1 - e^{(-k(t-t_0))}]$
MCVB3P	t_0 = edad teórica a la talla 0 (año)	
Gompertz	L_{∞} = talla asintótica (cm)	
(3 parámetros)	k_2 = tasa de decremento exponencial de la tasa relativa de crecimiento (cm año ⁻¹)	$Lt = L_{\infty} * e^{(-e^{(-k_2(t-t_2))})}$
MCG3P	t_2 = tiempo al que ocurre el punto de inflexión de la curva	
Logístico	L_{∞} = talla asintótica (cm)	
(3 parámetros)	k_3 = parámetro relativo de la tasa de crecimiento (cm año ⁻¹)	$Lt = \frac{L_{\infty}}{(1 + e^{(-k_3(t-t_3))})}$
MCL3P	t_3 = tiempo de inflexión de la curva	

El cálculo de los parámetros de cada modelo se llevó a cabo por medio de iteraciones, empleando el algoritmo de Newton y maximizando la función objetivo, la cual se obtuvo a partir de la sumatoria del logaritmo natural negativo de verosimilitud (-lnL), calculado con la siguiente ecuación:

$$-\ln L(\theta | \text{datos}) = \sum_t \left[-\frac{1}{2} \ln(2\pi) \right] - \left[-\frac{1}{2} \ln(\sigma^2) - \left(\frac{(\ln Y(t_{obs}) - \ln Y(t_{est}))^2}{2\sigma^2} \right) \right]$$

donde $-\ln L(\theta | \text{datos})$: estimación del valor más probable de los parámetros dados los datos observados; θ : número de parámetros de cada modelo; $(\ln Y(t_{obs}) - \ln Y(t_{est}))^2$: diferencia entre la talla observada y la talla estimada; σ : desviación estándar.

Para la selección del modelo que mejor describiera el crecimiento de *N. entemedor* se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés), el cual

considera un criterio de bondad de ajuste y penaliza el número de parámetros, siguiendo el principio de parsimonia, de forma que el mejor modelo es aquel que presenta un menor valor de AIC (Burnham y Anderson, 2002). La ecuación para calcular AIC es la siguiente:

$$AIC = (2 \times -LnL) + (2 \times K)$$

donde $-LnL$: logaritmo natural negativo de verosimilitud obtenido para el modelo candidato; K : número de parámetros estimados en cada modelo.

También se calcularon las diferencias de Akaike (Δ_i):

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

donde AIC_i : criterio de información de Akaike del modelo candidato; AIC_{min} : criterio de información de Akaike del modelo con el menor valor.

Los valores de Δ_i se interpretaron como sigue: $\Delta_i < 2$: modelo con alto soporte estadístico, $4 < \Delta_i < 7$: modelo con bajo soporte estadístico, $\Delta_i > 10$: modelo sin soporte estadístico (Burnham y Anderson, 2002).

Finalmente, para conocer la evidencia a favor que tiene cada uno de los modelos candidatos, se calcularon las ponderaciones de Akaike (W_i) como muestra la siguiente ecuación (Burnham y Anderson, 2002):

$$W_i = \frac{e^{-0.5\Delta_i}}{\sum_{i=1}^4 e^{-0.5\Delta_i}}$$

7. RESULTADOS

7.1. Tratamiento de las vértebras

Las dos tinciones utilizadas (marrón de Bismarck y rojo alizarina) permitieron observar claramente las marcas de crecimiento y de manera similar, las vértebras sin tratamiento permitieron una adecuada visualización de las mismas (Fig. 4).



Figura 4. Cortes de las vértebras de *Narcine entemedor* pertenecientes a diferentes individuos, con las diferentes tinciones empleadas. Izquierda: sin tratamiento; centro: rojo de alizarina; derecha: marrón de Bismarck.

Se determinó cualitativamente que el uso de un fondo oscuro y luz reflejada, con los cortes de las vértebras a 0.4 mm de grosor sin teñir y sumergidos en agua, fue la mejor combinación de tratamientos para evidenciar y realizar las lecturas de las marcas de crecimiento. De esta forma, la banda opaca se apreció clara, porque refleja la luz, y la translúcida oscura.

7.2. Análisis de datos

7.2.1. Estructura de tallas y proporción sexual

Se obtuvieron 305 organismos de los cuales 248 fueron hembras y 44 machos. Se encontró una proporción sexual de 5.6 hembras por macho, la cual fue significativamente diferente a la esperada (1H: 1M; $X^2= 21.16$, $p < 0.001$).

La LT osciló entre 41-84 cm. Las hembras presentaron tallas entre 49 y 84 cm LT (media= 66 cm LT, moda= 73 cm LT) y los machos entre 41 y 59 cm LT (media= 51 cm LT, moda= 55 cm LT). Las distribuciones de la talla de machos y hembras fueron estadísticamente diferentes ($D= 0.84$, $p < 0.001$; Fig. 5). Las hembras menores a la talla mediana de madurez (57.4 cm LT; Burgos-Vázquez¹) representaron sólo el 9% de la muestra de hembras, mientras que el mayor porcentaje de éstas se presentó entre los 55 y 75 cm LT (79%). En el caso de los machos, sólo se presentaron cuatro intervalos, en los dos primeros se acumuló el 29.5 % de la muestra de machos y en los dos últimos (> 55 cm LT) el 70.5%.

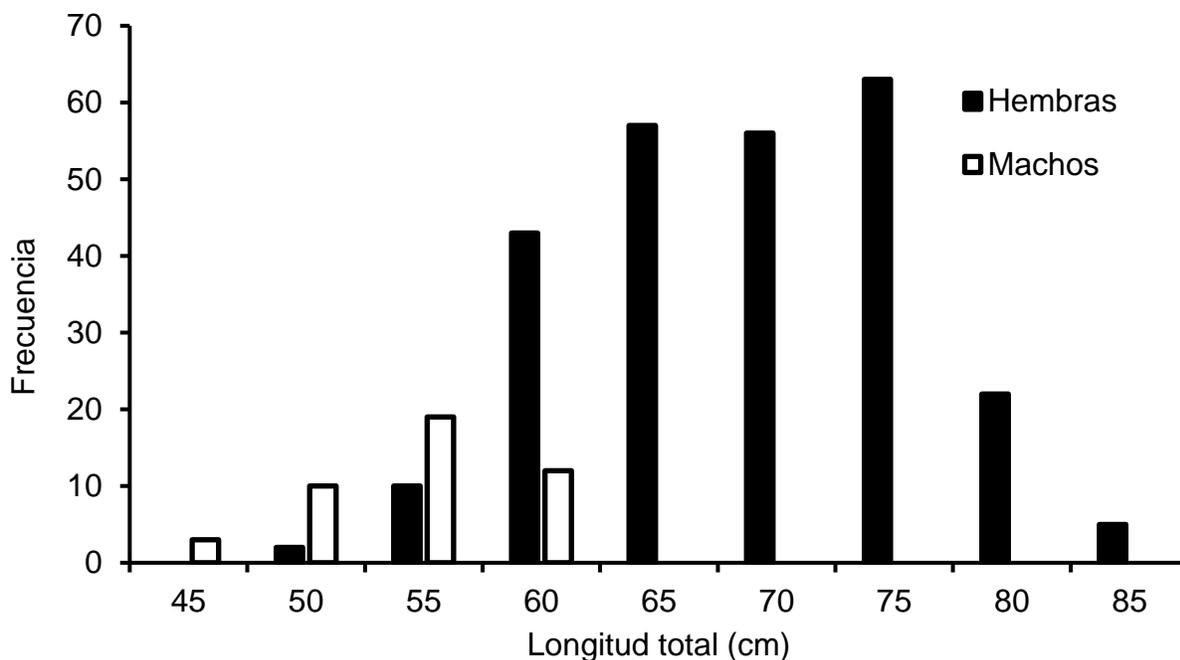


Figura 5. Estructuras de tallas para machos y hembras de *Narcine entemedor*.

La distribución de la frecuencia del peso total osciló entre 760 y 6400 g PT, las hembras fueron notablemente más pesadas ($D= 0.89$, $p < 0.001$), con pesos de 1300 a 6400 g PT (media= 3187 g PT, moda= 3500 a 4000 g PT), mientras que los machos presentaron pesos de 760 a 2130 g PT (media= 1328 g PT, moda= 1000 a 1500 g PT; Fig. 6).

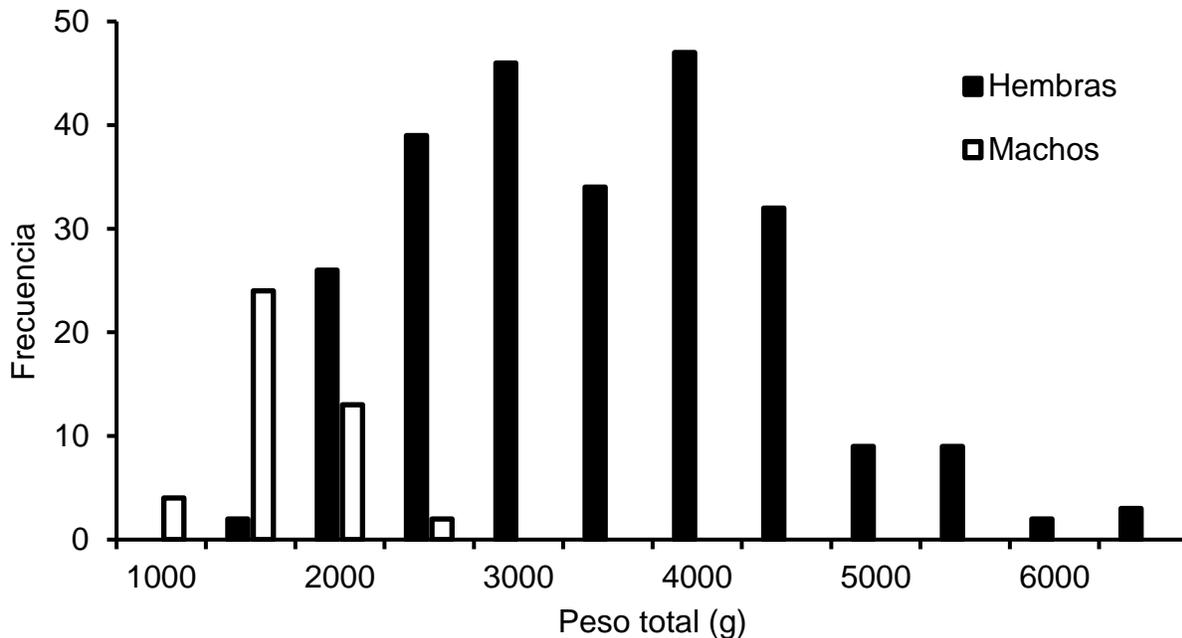


Figura 6. Estructuras de pesos para machos y hembras de *Narcine entemedor*.

7.2.2. Relación talla-peso

La relación entre el peso y la talla de *N. entemedor* es de tipo alométrica (Tabla II) tanto en hembras ($t_{ca}= 3.34$, $gl= 245$, $p= 0.0009$) como en machos ($t_{ca}= 2.44$, $gl= 39$, $p= 0.02$). Las diferencias en la relación PT-LT entre machos y hembras fueron demostradas estadísticamente por la prueba de pendientes y elevaciones ($F= 76.58$, $p< 0.001$).

Tabla II. Relación pes-longitud para ambos sexos de *Narcine entemedor* de Bahía de La Paz, BCS. *a*: ordenada al origen; *b*: coeficiente de alometría; IC: intervalo de confianza; r^2 : coeficiente de determinación.

Sexo	a	IC 95%	b	IC 95%	r^2
Hembras	0.025	0.006-0.013	2.80	2.676-2.916	0.90
Machos	0.122	0.014-1.034	2.35	1.802-2.901	0.77

7.2.3. Relación entre la talla y el radio de la vértebra

La regresión lineal entre el radio de la vértebra y la longitud total fue significativa (Tabla III), con un $r^2= 0.66$ para machos y $r^2= 0.81$ para hembras. La prueba de pendientes y elevaciones mostró diferencias significativas entre sexos ($F= 185.7$,

p<0.001; Fig. 7). La proporcionalidad entre estas variables demuestra la utilidad de la vértebra para estimar tallas a edades pretéritas.

Tabla III. Relación RV-LT para sexos de *Narcine entemedor* capturada en Bahía de La Paz, BCS. a: ordenada al origen; b: pendiente; IC: intervalo de confianza; r²: coeficiente de determinación.

Sexo	a	IC 95%	b	IC 95%	R ²
Hembras	-0.647	-0.984-(-0.308)	0.077	0.072-0.082	0.808
Machos	-0.197	-1.091-0.698	0.070	0.052-0.086	0.658

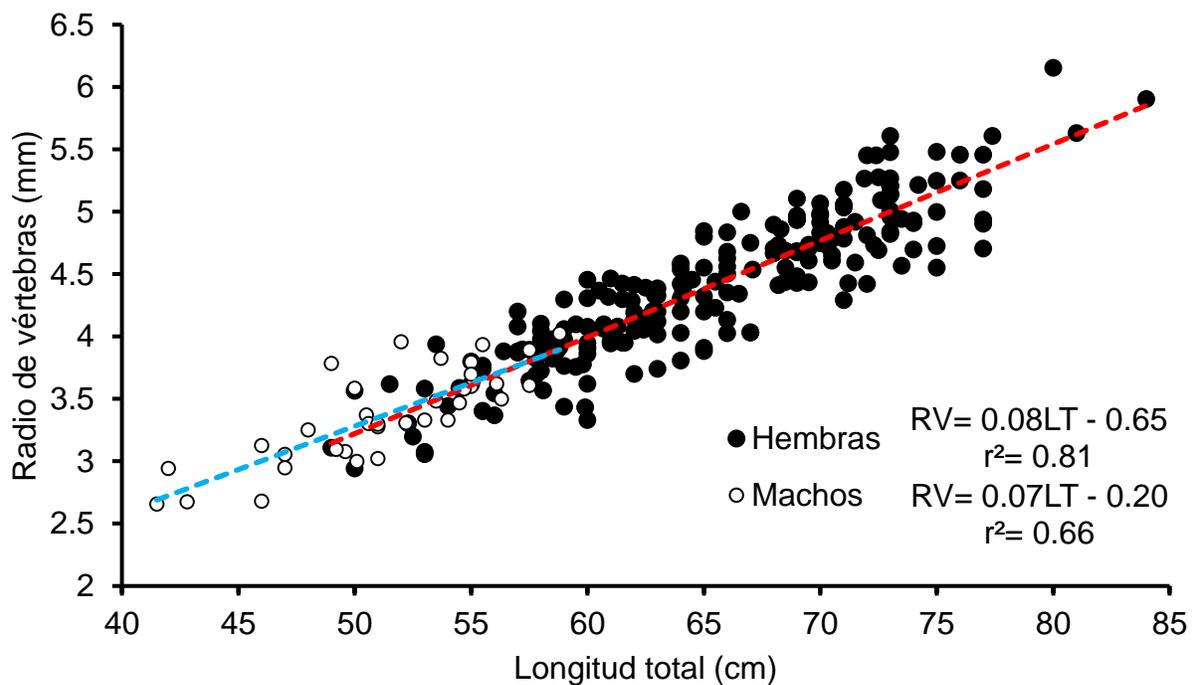


Figura 7. Relación entre la talla de los organismos y el radio de las vértebras de *Narcine entemedor*.

7.3. Estimación de la edad

7.3.1. Precisión y sesgo entre lectores

Las lecturas de las marcas de crecimiento (n= 246) mostraron una alta precisión entre lectores. Se obtuvo un valor del PA(0) de 69% y PA ±1 marca de diferencia de 95%, se obtuvieron valores del PEP= 3.0% y del CV= 4.7%, los cuales son menores

a lo sugerido por Campana (2001) para que un estudio de edad y crecimiento sea adecuado ($PEP < 5.5\%$ y $CV < 7.6\%$).

La prueba de Bowker demostró la ausencia de sesgo entre lectores (Bowker $p = 0.89$), demostrando que no hay errores sistemáticos en las lecturas. Con la información anterior de los índices de precisión y sesgo, se concluye que las lecturas fueron fiables para estimar la edad.

El gráfico de sesgo por edad mostró una similitud entre las lecturas de ambos lectores (Fig. 8). Las mayores diferencias entre lectores se encontraron en las lecturas de los organismos más jóvenes (2 y 3 años) y una mayor desviación estándar en las lecturas de los grupos de edad 6, 8 y 10 años. En los grupos de 12, 13 y 14 años no se encontró desviación, es decir, que hay consistencia en las lecturas de ambos lectores.

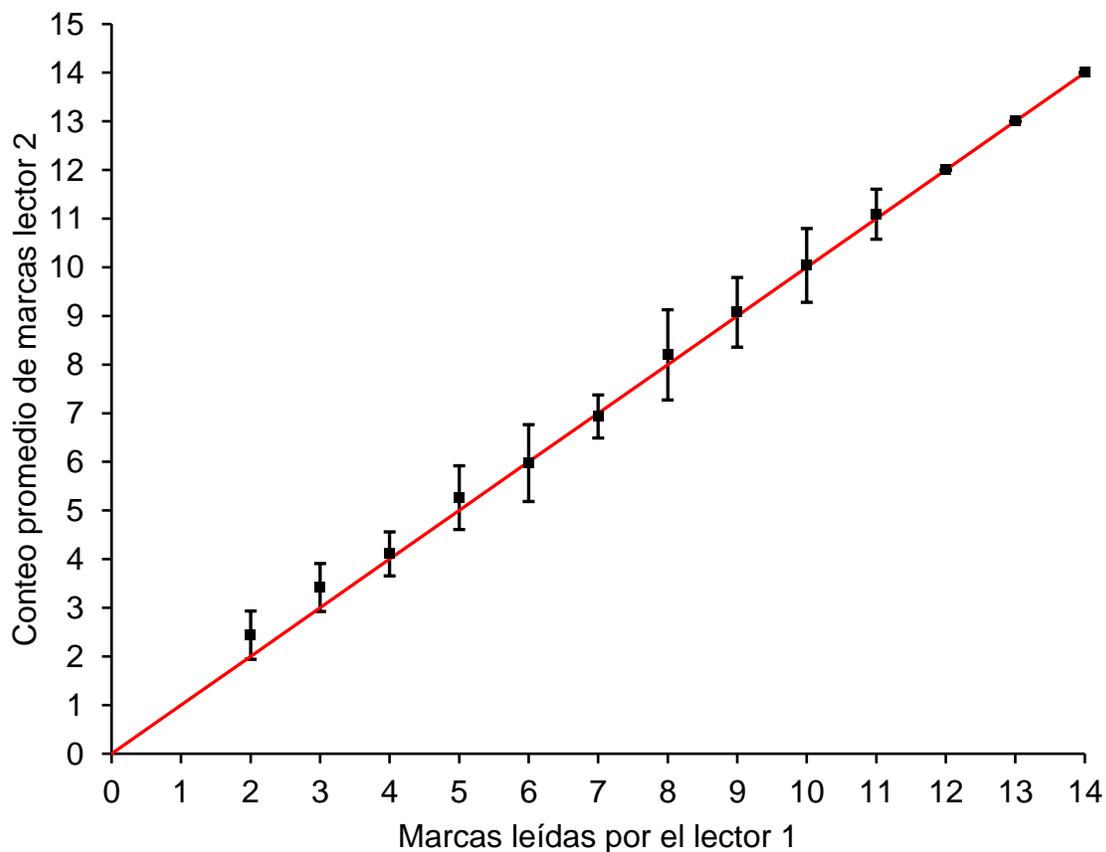


Figura 8. Gráfico de sesgo por edad. Los puntos representan la media, las líneas negras son la desviación estándar y la línea roja (45°) representa un caso hipotético de coincidencia entre lectores.

7.3.2. Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

Tanto el análisis de tipo de borde, como el de incremento marginal, mostraron los porcentajes más altos, de borde traslúcido y promedio, respectivamente, en el mes de abril, y los mínimos en junio. A partir de junio se incrementaron levemente los valores hasta octubre, mostrando un ligero descenso en noviembre. En el mes de diciembre ambos análisis muestran un incremento en los valores, después del cual, el análisis de tipo de borde tiene un incremento hasta abril (Fig. 9).

Los resultados convergentes de ambas aproximaciones, sugieren que la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento de *N. entemedor* es anual y su depósito concluye alrededor de abril.

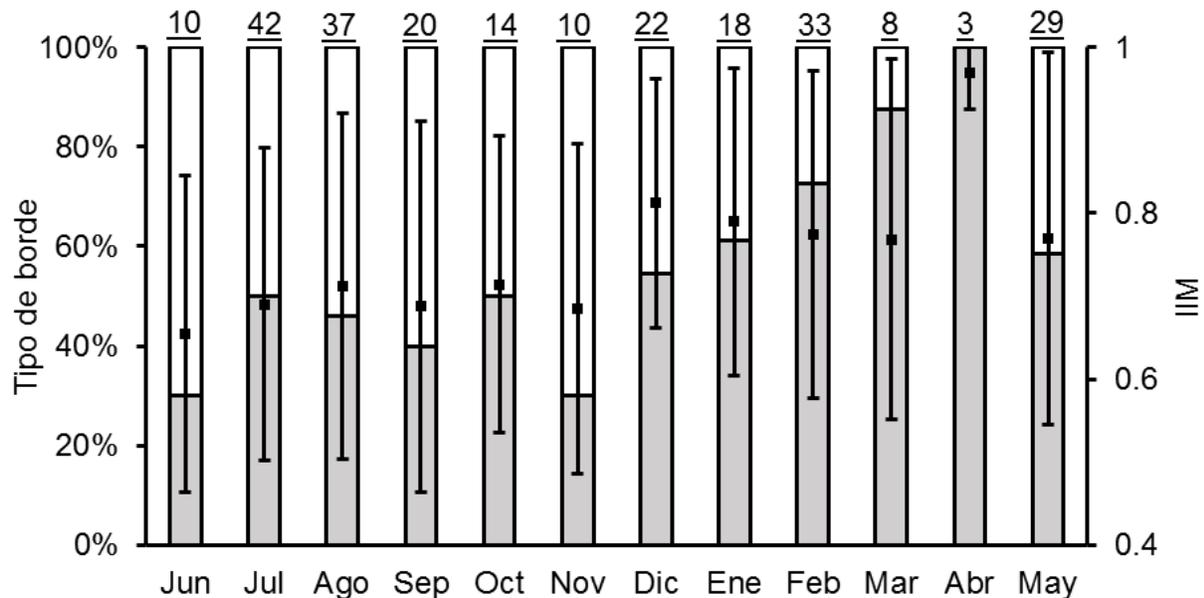


Figura 9. Porcentaje mensual de borde traslúcido (barras grises) y promedio mensual de incremento marginal (puntos) con su desviación estándar (líneas). Tamaños de muestra mensual se indican sobre las barras.

7.3.3. Estructura de edades

La estructura de edades de la muestra estuvo conformada por 13 grupos de edad (entre 2 y 14 años), no se detectaron organismos neonatos ni menores a dos años de edad (Fig. 10). Los machos presentaron cinco grupos de edad (2-6 años), los

grupos 4 y 5 fueron los más frecuentes (30.6% y 27.8% respectivamente) y sólo se registró un macho en el grupo de 6 años. Las hembras estuvieron representadas por grupos entre 2 y 14 años con una distribución bimodal, la primera con los grupos de edad de 2 a 7 años y la segunda de 8 a 14 años. Las hembras con 4, 5 y 6 años representaron en conjunto el 41.6% de la muestra, mientras que las hembras de 9 y 10 años aportaron el 23.4%. La prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró diferencias significativas en la estructura de edades debidas al sexo ($D= 0.66$, $p< 0.001$).

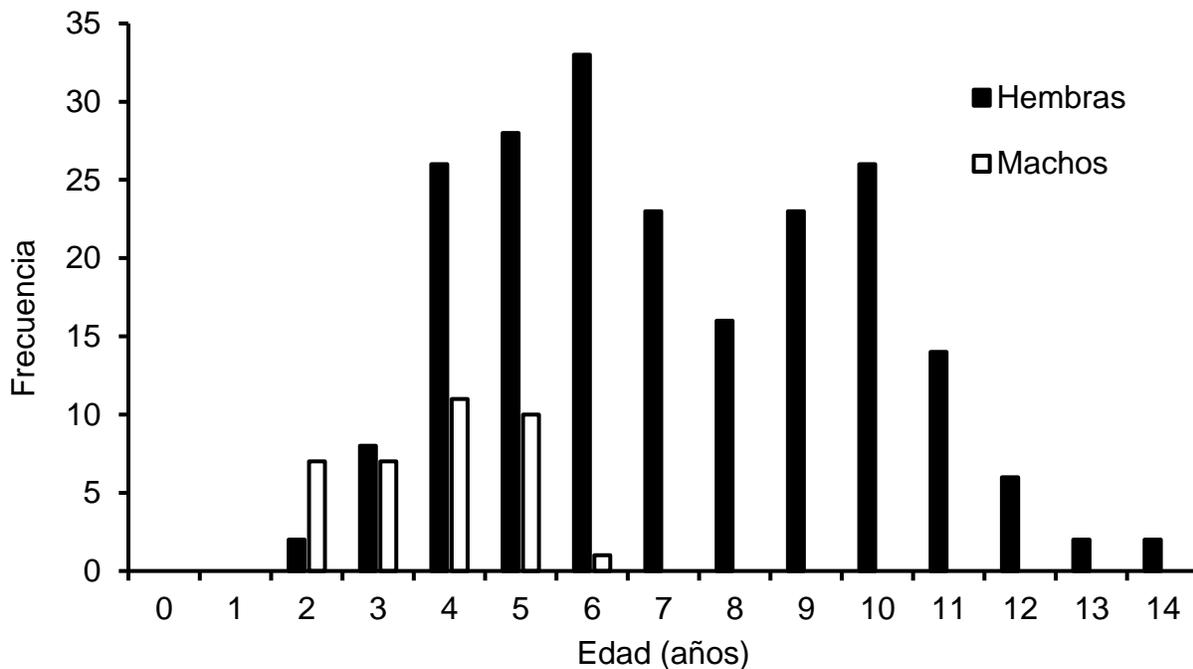


Figura 10. Estructura de edades de individuos de *N. entemedor* capturados en Bahía de La Paz, BCS.

7.4. Retrocálculo de tallas pretéritas

Mediante el análisis de retrocálculo se obtuvo información talla edad para hembras (Fig. 11) y machos (Fig. 12) de los grupos de edad más jóvenes, los cuales no fueron encontrados en el muestreo. La comparación entre los datos retrocalculados (hembras $n= 1717$, machos $n= 171$) y los observados (hembras $n= 246$, machos $n= 36$) muestra la carencia de información de talla de los grupos de edad 0 y 1 en los muestreos, lo cual fue descrito con ayuda del retrocálculo.

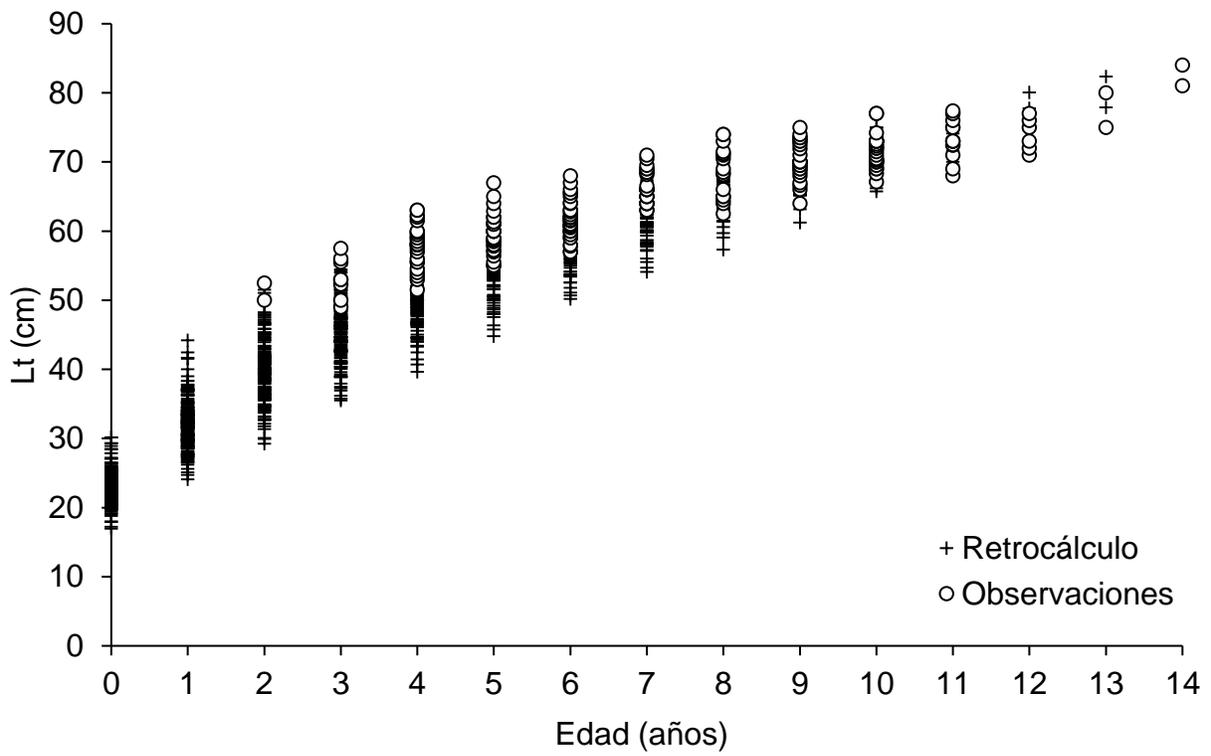


Figura 11. Comparación de las tallas retrocalculadas y las tallas observadas para hembras de *Narcine entemedor* en Bahía de La Paz, BCS.

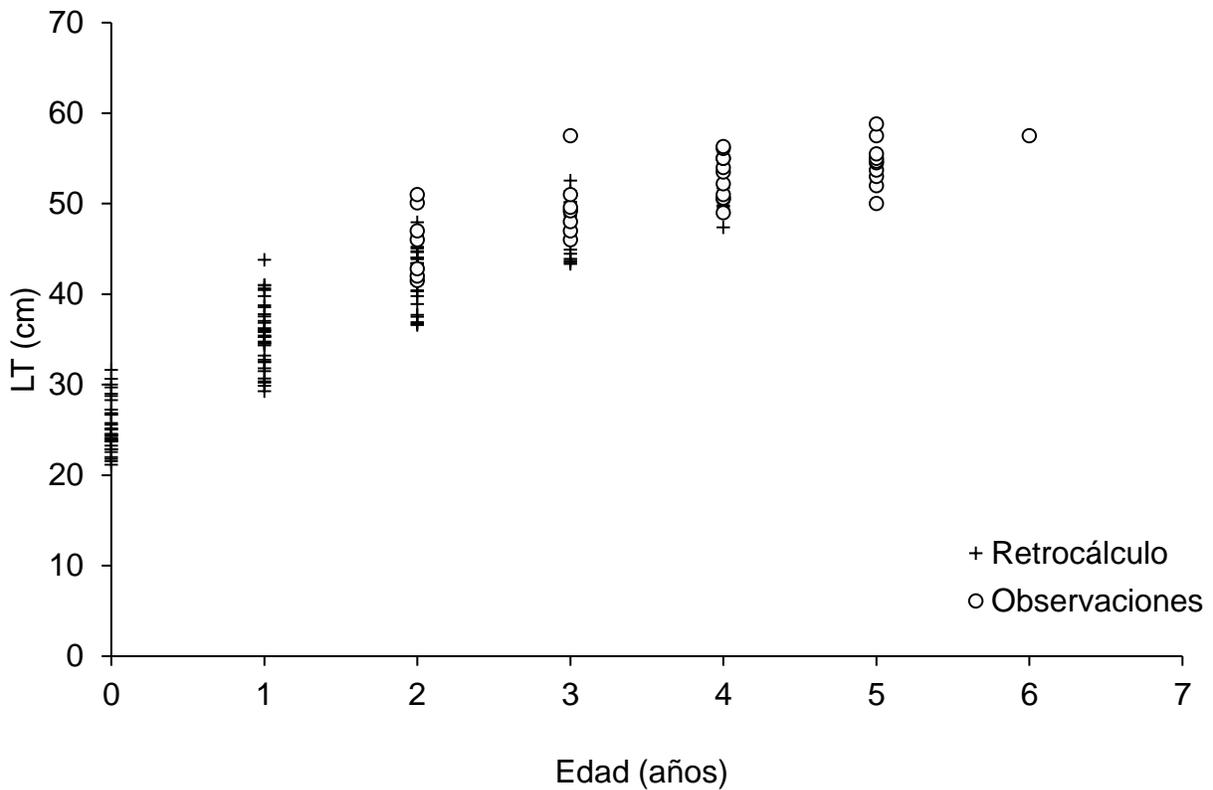


Figura 12. Comparación de las tallas retrocalculadas y las tallas observadas para machos de *Narcine entemedor* en Bahía de La Paz, BCS.

Las tallas promedio retrocalculadas fueron similares a las observadas (Fig. 13). Entre los 6 y los 12 años las tallas observadas y estimadas por el retrocálculo fueron idénticas; no obstante, en edades menores a los cinco años se observa una tendencia a la subestimación de las tallas retrocalculadas con respecto a las observadas.

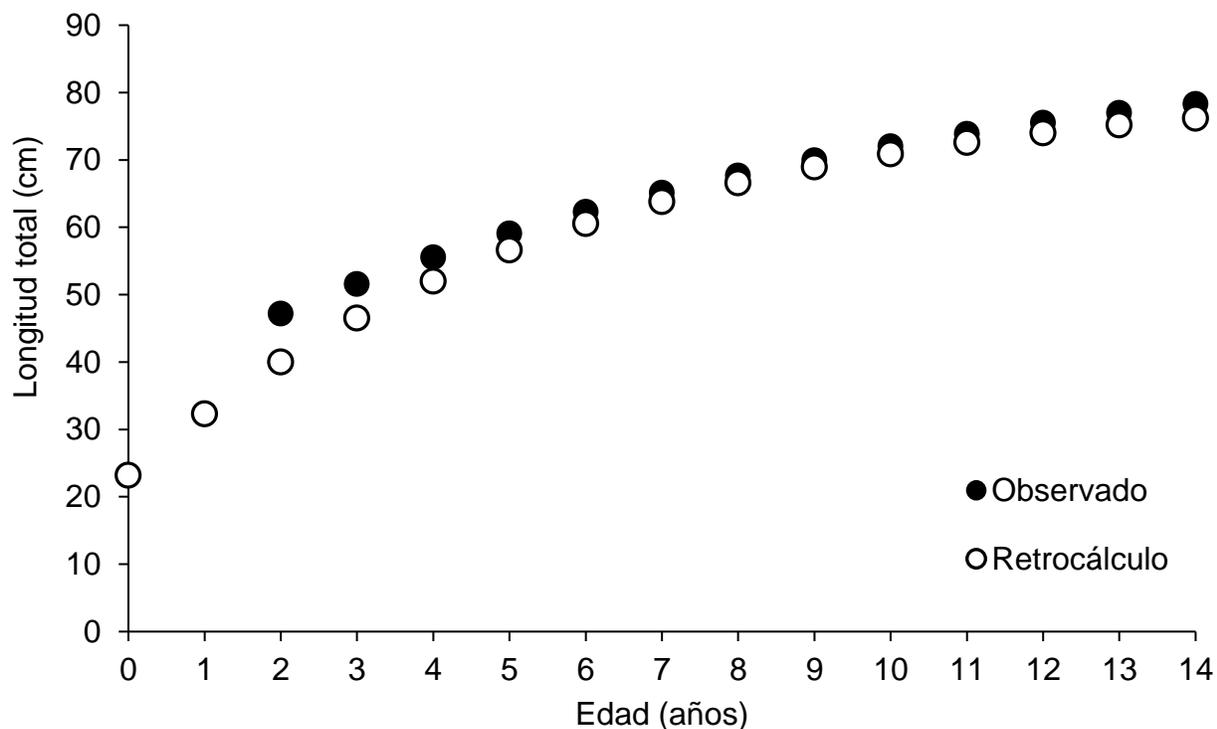


Figura 13. Comparación de la longitud total promedio observada y retrocalculada de *Narcine entemedor*.

7.5. Estimación del crecimiento individual

El modelo que mejor se ajustó a los datos talla edad de hembras fue el MCVB3P (menor valor del AIC y $\Delta_i = 0$). Los valores de los parámetros estimados por este modelo fueron $L_\infty = 82.09$ cm, $k = 0.17$ cm año⁻¹ y $t_0 = -1.99$ años. El resto de modelos ajustados no obtuvo soporte estadístico, debido a que sus valores de Δ_i fueron superiores a 10. MCVB3P fue el único modelo con soporte estadístico y, además, obtuvo un 100% de evidencia a favor ($W_i = 1.00$; Tabla IV, Fig. 14).

Las hembras nacen con alrededor de 14.5 cm LT (Burgos-Vázquez¹) y, de acuerdo al MCVB3P, esta talla es duplicada por el grupo de edad 1, mientras que el 50% de L_∞ (82 cm LT) la alcanzan alrededor de los 3 años. A partir de esa edad, el crecimiento disminuye notablemente, entre los 3 y los 10 años las hembras crecen en promedio 25 cm LT y alrededor de los 7 años alcanzan el 75% de L_∞ . Entre los 10 y 14 años las hembras sólo incrementan 6 cm LT, alcanzando el 90% de L_∞ a los 12 años.

Tabla IV. Valores estimados de los parámetros de los modelos de crecimiento ajustados a los datos talla edad retrocalculada de las hembras de *N. entemedor* de Bahía de La Paz, BCS.

Parámetro	Modelo			
	MCL3P	MCG 3P	MCVB 2P	MCVB 3P
L_{∞}	69.8 cm	73.5 cm	69.4 cm	82.1 cm
k	0.44 cm/año	0.30 cm/año	0.31 cm/año	0.17 cm/año
t_0	1.50 años	0.46 años	-	-1.99 años
AIC	-6873.77	-6967.31	-4313.03	-7008.45
Δ_i	134.68	41.14	2695.43	0.00
W_i	0.00	0.00	0.00	1.00

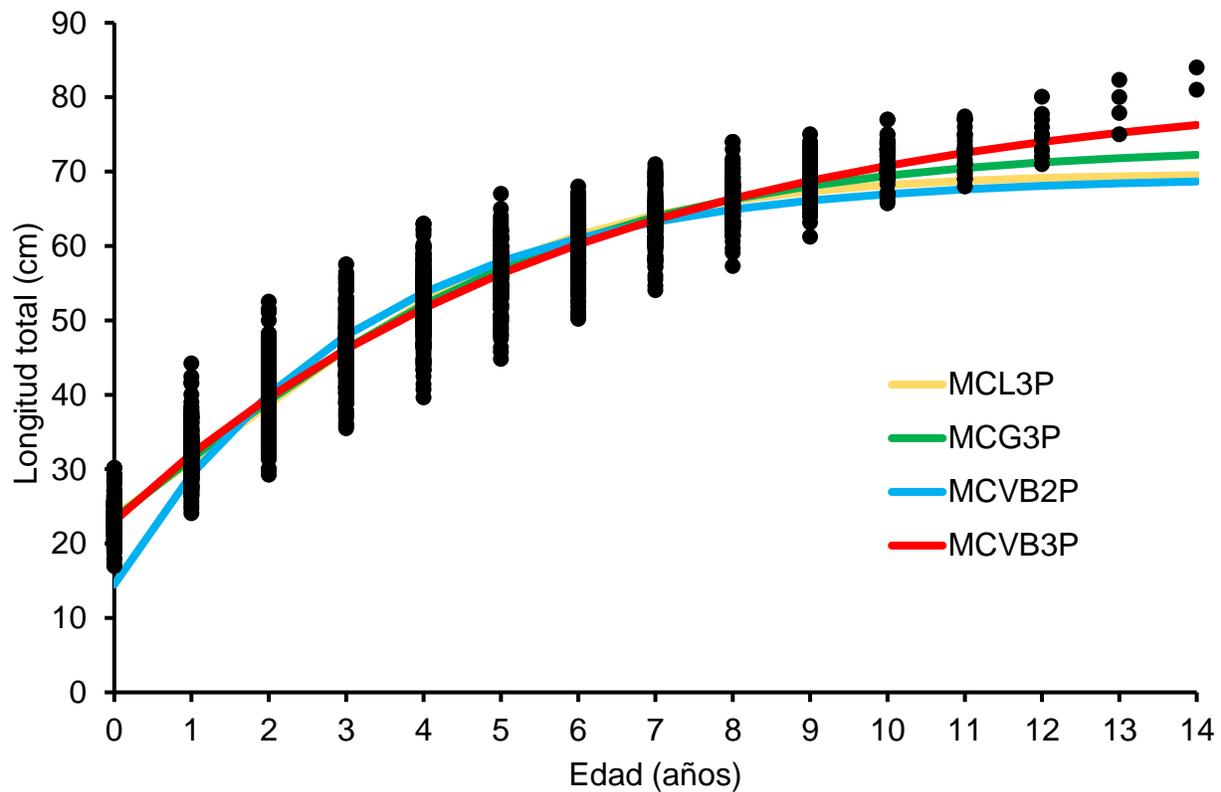


Figura 14. Modelos de crecimiento ajustados a los datos retrocalculados de las hembras de *N. entemedor* en la Bahía de La Paz, BCS.

En cuanto a los machos, los modelos de crecimiento MCVB3P y MCG3P mostraron los mejores ajustes a los datos talla edad, ambos obtuvieron el menor valor de AIC y un valor de $\Delta_i = 0$. El MCL3P obtuvo un $\Delta_i = 1.22$, por lo que se considera que tiene alto soporte estadístico y también describe adecuadamente el crecimiento de *N. entemedor*. Los modelos con mayor evidencia estadística a favor fueron MCVB3P y MCG3P, con 39% cada uno ($W_i = 0.39$), seguidos de MCL3P con 21% ($W_i = 0.21$). El MCVB2P no describió adecuadamente el crecimiento, como puede observarse en sus valores de Δ_i y W_i (Tabla V y Fig. 15).

Se encontró una amplia variación en los valores de L_∞ y k estimados por los diferentes modelos, a pesar del alto soporte estadístico de tres de ellos. No obstante, considerando la tendencia de los datos y el tipo de crecimiento que describen los modelos, se consideró que el modelo que mejor representó el crecimiento de los

machos fue MCVB3P, el cual estimó los valores de los parámetros: $L_{\infty}= 62.3$ cm, $k= 0.32$ cm año⁻¹ y $t_0= -1.59$.

En cuanto al crecimiento, los machos parecen tener un crecimiento más acelerado que las hembras. En el primer año de vida han superado el 50% de L_{∞} (62.3 cm LT) y para el año 3 han alcanzado el 75% de la misma. Entre los 5 y 6 años crecen sólo 3 cm LT y a los 6 años alcanzan el 90 % de L_{∞} .

Tabla V. Valores estimados de los parámetros de los modelos de crecimiento ajustados a los datos talla edad retrocalculada de las machos de *N. entemedor* de Bahía de La Paz, BCS.

Parámetro	Modelo			
	MCL3P	MCG 3P	MCVB 2P	MCVB 3P
L_{∞}	55.92 cm	58.13 cm	53.85 cm	62.29 cm
k	0.71 cm/año	0.51 cm/año	0.71 cm/año	0.32 cm/año
t_0	0.28 años	-0.35 años		-1.59 años
AIC	-700.45	-701.67	-304.80	-701.67
Δ_i	1.22	0.00	396.87	0.00
W_i	0.21	0.39	0.00	0.39

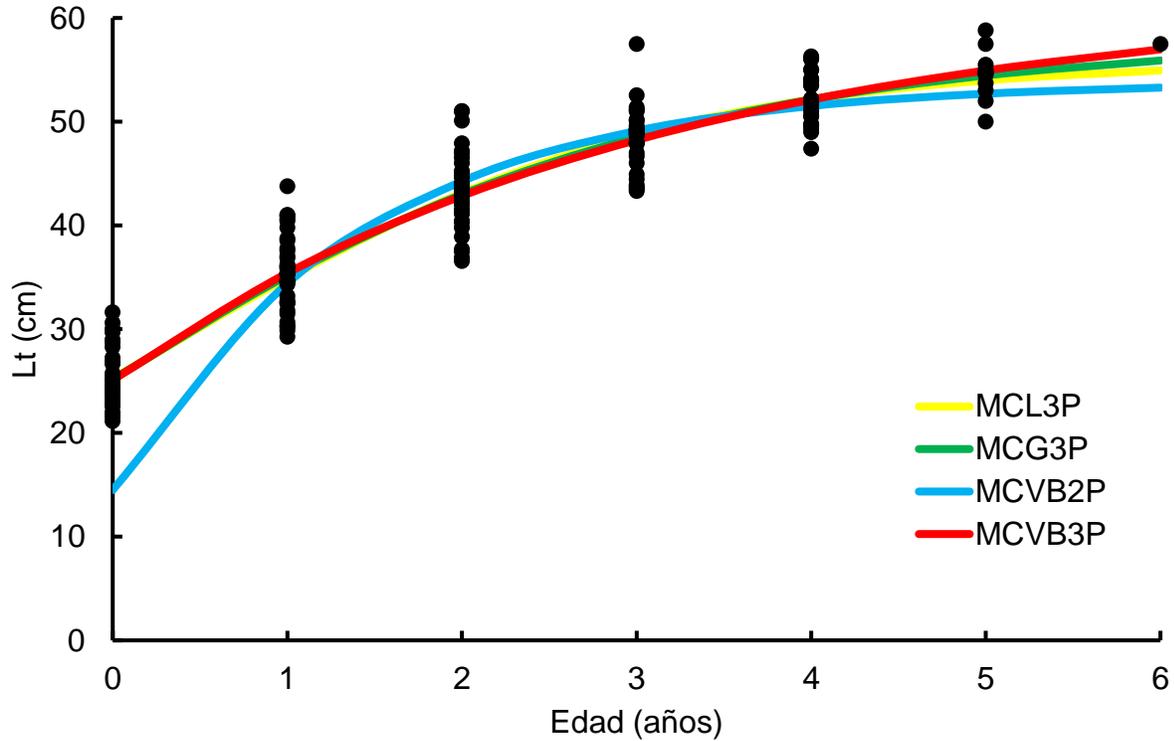


Figura 15. Modelos de crecimiento para los machos de *N. entemedor* en la Bahía de La Paz, BCS.

Los parámetros estimados para machos y hembras por el MCVB3P fueron diferentes. Las hembras mostraron valores mayores de L_{∞} a los estimados para machos, mientras que su tasa de crecimiento (k) fue menor.

8. DISCUSIÓN

8.1. Tratamiento de las vértebras

Para estimar la edad, es necesario asegurar una precisión adecuada en las lecturas de las marcas de crecimiento, ya que la asignación de las edades o grupos de edad se realiza con base en la información de lecturas y la periodicidad con que se forman, de manera que un error en alguna de dichas estimaciones podría derivar en subestimaciones o sobreestimaciones de la edad. Debido a las diferencias que pueden existir en la cantidad y el patrón de calcificación entre especies, se ha sugerido evaluar diferentes metodologías para optimizar la observación de las marcas de crecimiento (Cailliet *et al.*, 1983). Por ejemplo, González-González (2016) determinó cuantitativamente que teñir cortes de vértebras de *N. entemedor* con rojo alizarina o marrón de Bismarck permite una óptima observación de las marcas de crecimiento, y de manera similar, Pérez-Rojas (2013) recomendó el uso de rojo alizarina para teñir cortes de *N. leoparda*. No obstante, en el presente estudio, se consideró, mediante un análisis cualitativo, que no hubo una mejoría significativa al teñir las vértebras, por lo que las lecturas se realizaron sin utilizar tintes, coincidiendo con lo realizado por Villavicencio-Garayzar (2000).

Las diferencias encontradas en la bibliografía con respecto a la utilización y tipo de tinciones para la observación de las marcas de crecimiento, podrían estar relacionadas con aspectos como la iluminación, el tipo de fondo y la existencia de un medio de inmersión. En nuestro estudio utilizamos luz reflejada sobre un fondo oscuro y los cortes se sumergieron en agua, lo cual difiere con González-González (2016), quien empleó luz transmitida y no sumergió los cortes en este medio. Otro aspecto que puede influir en la tinción de las vértebras es su composición, por ejemplo, se ha descrito que el nitrato de plata no es una técnica adecuada para evidenciar las marcas de crecimiento de vértebras poco calcificadas (Cailliet *et al.* 1983) y que el tinte rojo de alizarina evidencia exitosamente sales de fosfato de calcio (Paul *et al.* 1983). En el caso de *N. entemedor*, González-González (2016) encontró una pobre visualización de las marcas de crecimiento con nitrato de plata y una buena con rojo de alizarina, lo cual podría indicarnos que las vértebras de esta

especie se encuentran poco calcificadas y poseen en su estructura sales de fosfato de calcio.

8.2. Análisis de datos

8.2.1. Estructura de tallas y proporción de sexos

En el presente estudio se encontró una mayor abundancia de hembras que de machos (5.6 H: 1 M, n= 305). Dicha diferencia en la proporción sexual ha sido reportada previamente para *N. entemedor* por Villavicencio-Garayzar (2000), quien reportó una proporción sexual de 11.3 hembras por macho (n= 320 organismos, 294 hembras y 26 machos). Para otras especies del género, como *N. bancroftii* (Moreno *et al.* 2010) y *N. brasiliensis* (Rolim *et al.* 2015b), han sido reportadas proporciones sexuales de 2.41 H: 1 M y de 2.18 H: 1 M, respectivamente, las cuales representan una mayor proporción de hembras, aunque no tan marcada como para *N. entemedor*. Si bien no existe información sobre la causa de la mayor proporción de hembras, es posible suponer que tenga su origen en una segregación espacial, de forma que los machos se encuentren distribuidos en otra zona. Esto fue sugerido para *N. entemedor* en la región de Bahía Magdalena (Villavicencio-Garayzar, 2000), así como para *N. brasiliensis* (Rolim *et al.*, 2015a) y para elasmobranquios de manera general los cuales muestran comportamientos diferenciales debido a aspectos como la alimentación y la reproducción (Wearmouth & Sims, 2010). Adicionalmente, se ha reportado una proporción sexual de embriones 1H: 1M para *N. entemedor* en Bahía Magdalena (Villavicencio-Garayzar, 2000) y en Bahía de La Paz (Burgos-Vázquez¹), lo cual apoya la hipótesis de una segregación espacial.

El intervalo de tallas analizado en el presente estudio (41-84 cm LT) fue menor al reportado por Villavicencio-Garayzar (2000) (24-93 cm LT) para ejemplares de Bahía Magdalena. De manera similar, Valadez-González *et al.* (2000) incluyeron en su estudio organismos de tallas de 12-70 cm LT en las costas de Jalisco y Colima, lo cual abarca longitudes menores a las reportadas en este estudio. En cuanto a la estructura de pesos, en el presente el intervalo de pesos fue de 760-6400 g PT, mientras que Villavicencio-Garayzar (2000) describió pesos de 300-9000 g PT y Valadez-González *et al.* (2000) reportaron 18.2-5900 g PT. PT. Las diferencias

encontradas entre los estudios pudieran estar relacionadas con el área de estudio, ya que se han reportado que organismos de una misma especie pueden alcanzar mayores tamaños y edades en temperaturas menos cálidas (Keil *et al.*, 2015). Nuestra área de estudio presenta temperaturas más cálidas que Bahía Magdalena y más frías que Jalisco y Colima, lo cual pudiera explicar las tallas intermedias encontradas en comparación a ambas bibliografías.

Las diferencias significativas encontradas en las estructuras de tallas y pesos con respecto al sexo, han sido frecuentemente descritas en otros elasmobranquios. Villavicencio-Garayzar (2000) reportó que las hembras de *N. entemedor* alcanzan mayores tallas y pesos que los machos en Bahía Magdalena, BCS. De la misma manera, Palma-Chávez (2014) reportó un mayor tamaño de hembras de *N. entemedor* en las costas de Ecuador. Esto también ha sido observado en otras especies de Torpediniformes, como *Torpedo californica* (Neer y Cailliet, 2001), *T. marmorata* (Duman y Basusta, 2013) y *T. nobiliana* (Kaya y Basusta, 2016). Así como en la familia Rajidae (McPhie y Campana, 2009; Yiğın e Ismen, 2009), Dasyatidae (Ismen, 2003; Smith *et al.*, 2007; Dale y Holland, 2012).

8.2.2. Relación talla-peso

Las hembras mostraron un valor del coeficiente de alometría mayor ($b= 2.8$), lo cual implica que tienen un incremento más acelerado en peso con relación a la talla, que los machos (Filiz y Mater, 2002). Por otro lado, el coeficiente de determinación de la relación peso-longitud de machos ($r^2= 0.77$) fue menor al de las hembras ($r^2= 0.90$), lo cual puede estar relacionado con el reducido tamaño de muestra de machos analizado. Por otro lado, Villavicencio-Garayzar (2000) reportó para *N. entemedor* una relación isométrica, con valores de $b= 2.54$ para machos y $b= 2.89$ para hembras, similares a lo encontrado en el presente estudio; no obstante, contrasta en que Villavicencio-Garayzar (2000) no encontró diferencias en la relación longitud-peso entre sexos. Es posible que el mayor rango de tallas y pesos analizados por el autor influyeran en las diferencias en la estimación de los parámetros.

8.2.3. Relación entre la talla y el radio de la vértebra

La proporción entre el tamaño de las vértebras con respecto a la talla corporal es un aspecto fundamental a evaluar, debido a que es uno de los supuestos sobre los cuales se basa el retrocálculo de tallas pretéritas (Campana, 1990). El incremento en el tamaño de la vértebra se debe al depósito de minerales conforme los organismos envejecen (Cailliet *et al.*, 1983). En el presente trabajo la relación entre LT y RV fue lineal y significativa, lo cual confirmó su utilidad para estimar tallas en edades pasadas.

8.3. Estimación de la edad

8.3.1. Lectura de las vértebras

La adecuada identificación de la marca de nacimiento juega un papel relevante en la estimación de la edad, ya que una incorrecta evaluación de la misma puede llevar a subestimar o sobreestimar la edad de los organismos (Campana, 2001). En este estudio, la marca de nacimiento se definió como la marca de crecimiento contigua al foco, asociada a un cambio en el ángulo de formación de la vértebra entre la zona *intermedialia* y el *corpus calcareum*, tal como propuso Goldman (2005). Particularmente en batoideos, esta definición de la marca de nacimiento ha sido confirmada para especies pertenecientes a distintas familias, entre ellas Rajidae (Davis *et al.*, 2007; Sulikowski *et al.*, 2007), Dasyatidae (Smith, *et al.*, 2007; Dale y Holland, 2012; O'Shea *et al.*, 2013; Carmona-Sánchez, 2017) y Myliobatidae (Aguirre-García, 2009; Pabón-Aldana, 2016).

Por otro lado, la comparación de los cortes de la vértebra del embrión y del adulto, permitió observar que la distancia del foco a la marca de nacimiento definida fue muy similar a la medida del radio de la vértebra del embrión, con lo cual se confirmó que se trata de la primera marca de crecimiento en formarse después del nacimiento y que podría depositarse al momento del parto. En este mismo sentido, en las vértebras de los embriones no se observaron marcas de crecimiento, sin embargo es necesario analizar vértebras de organismos neonatos para confirmar la ausencia de posibles marcas pre-nacimiento o intrauterinas, las cuales han observadas en otros

elasmobranquios (Casey *et al.*, 1985; Branstetter y Musick, 1994; Goldman *et al.*, 2006; Pabón-Aldana, 2016).

8.3.2. Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

Para estimar la edad es importante definir la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento, es decir, tener conocimiento de que las marcas de crecimiento representan intervalos de tiempo regulares (Cailliet *et al.*, 1983). Debido a que la periodicidad de depósito esperada era de un año, las muestras necesarias para evaluarla debían ser tomadas durante al menos un año (Campana, 2001). *N. entemedor* mostró una periodicidad de formación de las marcas de crecimiento anual, y ambos análisis, porcentaje de borde e IIM, coincidieron en que éstas se terminan de formar alrededor de abril. De manera similar, Villavicencio-Garayzar (2000) determinó que las marcas de crecimiento de esta especie se forman anualmente, alcanzando un valor máximo del IIM en junio y el mínimo en septiembre. La época de formación de las marcas de crecimiento puede variar entre especies, por ejemplo, en *Dipterurus trachiderma* la formación de las marcas de crecimiento concluye en los meses de verano (Licandeo *et al.*, 2007), mientras que en otras especies como *Dasyatis dipterurus* y *Bathyraja parmifera* ocurre en invierno (Smith *et al.* 2007; Matta y Gunderson, 2007).

Para especies simpátricas de *N. entemedor* en la Bahía de La Paz, Pabón-Aldana (2016) reportó para *Rhinoptera steindachneri* que la formación de las marcas de crecimiento es anual y termina en el mes de mayo, similar a lo encontrado en nuestro estudio. Por otro lado, Carmona-Sánchez (2017) describió que *Dasyatis dipterura* parece concluir la formación de las marcas en invierno. El hecho de que especies simpátricas depositen las marcas de crecimiento en diferentes épocas del año demuestra que no sólo la temperatura podría estar influyendo el proceso de mineralización, sino otros factores como la disponibilidad del alimento (Goldman, 2005).

8.3.3. Estructura de edades

A partir de las lecturas de las marcas de crecimiento fueron estimadas edades de 2 a 14 años para las hembras y de 2 a 6 años para los machos. Comparativamente,

Villavicencio-Garayzar (2000) estimó edades de 1 a 15 años para hembras y de 1 a 11 años para machos en Bahía Magdalena. En cuanto a las hembras, la diferencia de edades reportadas es de sólo un año, siendo posible que existan hembras más longevas en la población, pero su abundancia sea muy baja, por lo que no fueron representadas en las muestras del presente estudio. Con respecto a los machos, las diferencias en los grupos de edad entre ambos trabajos fueron muy evidentes (cinco grupos de edad), lo cual puede estar relacionado con diversos factores. Villavicencio-Garayzar (2000) reporta un esfuerzo dedicado exclusivamente a muestrear machos, con lo cual obtuvo individuos de tallas grandes (que se relaciona a mayores edades) y un mayor tamaño de muestra, lo cual mejoró la representación de la población de machos. Por otro lado, se ha observado que una especie puede presentar distinta longevidad debido a la temperatura de la zona, la cual influye en el metabolismo de los organismos, de manera que en zonas con temperaturas menores se presentan organismos de mayor edad (Keil *et al.*, 2015), lo cual coincide con las menores temperaturas presentes en Bahía Magdalena, en comparación a las condiciones de Bahía de La Paz. Además de esto, existe la posibilidad de que los machos de mayor edad se encuentren distribuidos en otra zona, es decir, que la segregación espacial por sexos (como se mencionó anteriormente), sea la causa de la ausencia de los machos de mayor edad en este trabajo.

8.4. Estimación del crecimiento individual

Existe divergencia de opiniones sobre el uso del enfoque multimodelo para describir el crecimiento de elasmobranquios, por un lado, se ha mencionado que determinados modelos de crecimiento presentan un mejor ajuste a los datos talla edad de ciertos elasmobranquios, sugiriendo su empleo para la descripción de su crecimiento (Kwang-Ming *et al.*, 2015); mientras que otros estudios han determinado que los modelos generalmente utilizados para describir el crecimiento de estos organismos tienen la misma probabilidad de proporcionar el mejor ajuste a los datos, concluyendo que es conveniente ajustar diferentes modelos candidatos (Smart *et al.*, 2016). Debido a esto, en el presente estudio se utilizó un enfoque multimodelo para evaluar el ajuste de diferentes modelos, en lugar de un enfoque de selección *a priori*.

Los modelos de crecimiento ajustados fueron seleccionados por ser los más comunes en estudios de edad y crecimiento de batoideos. El modelo de von Bertalanffy es el más ampliamente utilizado, incluyendo a *N. entemedor* (Villavicencio-Garayzar, 2000). Por otro lado, los modelos de crecimiento de Gompertz y logístico fueron considerados debido a que han demostrado ser alternativas adecuadas para describir el crecimiento en otros batoideos (Goldman, 2005; Kwang-Ming *et al.*, 2015), como en *T. californica* (Neer y Cailliet, 2001), *B. trachura* (Winton *et al.*, 2013) y *B. intercepta* (Ainsley *et al.*, 2014).

Nuestra estimación de $L_{\infty} = 82.1$ cm LT para las hembras de *N. entemedor* con el MCVB3P fue similar a la reportado por Villavicencio-Garayzar (2000) en Bahía Magdalena para hembras de la misma especie ($L_{\infty} = 82.6$ cm LT). Para los machos, a pesar de que el MCVB3P, el MCG3P y MCL3P mostraron buenos ajustes y soporte estadístico alto, se consideró que MCVB3P fue el modelo más adecuado debido a que los datos observados muestran una tendencia acorde al tipo de crecimiento que este modelo describe, es decir, una tasa de crecimiento que disminuye conforme aumenta la edad; mientras que los modelos de crecimiento logístico y de Gompertz describen curvas de crecimiento sigmoidales, cuya tendencia no se observó en los datos. Adicionalmente, la talla máxima observada (59 cm LT) fue similar a la L_{∞} estimada por el MCVB3P ($L_{\infty} = 62.29$ cm LT). Comparando con Villavicencio-Garayzar (2000), el autor reporta con MCVB3P una $L_{\infty} = 77$ cm LT, lo cual es mayor a nuestra estimación; sin embargo, menciona que MCVB2P representa un mejor ajuste, con $L_{\infty} = 61.2$ cm LT, mientras que en el presente estudio este modelo no mostró soporte estadístico y obtuvo un valor de $L_{\infty} = 53.9$ cm LT. Es posible que la diferencia del ajuste entre los trabajos se deba a que el autor analizó un número reducido o nulo de organismos de las edades 0, 1 y 2 años, por lo que su único dato conocido de organismos jóvenes para el ajuste de los modelos de crecimiento fue la talla de nacimiento ($L_0 = 15$ cm LT), mientras que en el presente estudio el análisis de retrocálculo brindó información de dichos grupos de edad escasos. Adicionalmente, la talla de nacimiento empleada en el presente estudio ($L_0 = 14.5$ cm LT) y en el trabajo de Villavicencio-Garayzar (2000; $L_0 = 15$ cm LT) fueron diferentes, lo cual pudo influir hasta cierto punto en los ajustes de los modelos de crecimiento.

Ha sido descrito que el parámetro L_{∞} equivale a la talla asintótica (Katsanevakis, 2006) o la talla máxima que alcanzarían los organismos si vivieran indefinidamente (von Bertalanffy, 1938) y que representa el promedio de la talla de los organismos de mayor tamaño (Villavicencio-Garayzar, 2000). Bajo esta consideración, la estimación de L_{∞} del presente estudio representa adecuadamente la muestra analizada, tanto en hembras como en machos.

Por otro lado, el coeficiente de crecimiento (k) se refiere a la velocidad promedio con que los organismos de una población alcanzan su talla máxima a partir de su talla de nacimiento (Goldman, 2005). En el presente estudio, se encontró para hembras un $k = 0.17 \text{ cm año}^{-1}$, en contraste con los 0.30 cm año^{-1} que reporta Villavicencio-Garayzar (2000). En cuanto a los machos, se estimó un valor de $k = 0.32 \text{ cm año}^{-1}$, lo cual es cercano al valor $k = 0.315 \text{ cm año}^{-1}$ reportado por el mismo autor.

Es interesante que los ajustes obtenidos en el presente estudio y en el de Villavicencio-Garayzar (2000) resultaron similares, a excepción del valor de k para las hembras. Goldman (2005) menciona que una muestra poco representativa de la población, principalmente de los organismos más pequeños o más grandes, puede ocasionar estimaciones pobres de los parámetros. De acuerdo a lo anterior, es posible que la diferencia entre valores del coeficiente de crecimiento se deba a un reducido tamaño de muestra de los organismos más jóvenes en el trabajo de Villavicencio-Garayzar (2000), lo cual en el presente estudio se subsanó con los datos retrocalculados.

En el presente estudio, las estimaciones de los parámetros L_{∞} y k demuestran que las hembras de *N. entemedor* alcanzan mayores tallas que los machos, pero estos últimos crecen más rápido, es decir, la velocidad a la que alcanzan su talla máxima es mayor. Esto ya ha sido reportado para la especie (Villavicencio-Garayzar, 2000), así como para otros Torpediniformes (Neer y Cailliet, 2001; Duman y Basusta, 2013) y batoideos de diferentes familias, entre ellas Rajidae (McPhie y Campana, 2009; Aversa *et al.*, 2011; Kadri *et al.*, 2014), Dasyatidae (Smith *et al.*, 2007; Dale y Holland, 2012; Carmona-Sánchez, 2017) y Myliobatidae (Aguirre-García, 2009; Utrera-López, 2015; Pabón-Aldana, 2016).

El parámetro t_0 de la ecuación MCVB ha sido descrito como el periodo de tiempo promedio que dura la gestación de los organismos de una población (Holden, 1974), o como el tiempo hipotético al que la talla es cero (von Bertalanffy, 1938; Katsanevakis, 2006). No obstante, otros autores han sugerido que este parámetro se relaciona con los datos disponibles y por lo tanto carece de un significado biológico, es decir, es un parámetro de ajuste del modelo (Goldman, 2005). Adicionalmente, se ha mencionado que el parámetro t_0 se encuentra relacionado con k y L_∞ , de manera que valores bajos de t_0 pueden estar relacionados con subestimaciones en la tasa de crecimiento y sobreestimaciones de la talla asintótica (Villavicencio-Garayzar, 2000). En el presente estudio se obtuvieron valores de $t_0 = -1.99$ para hembras y $t_0 = -1.59$ para machos, estimaciones dentro del intervalo reportado para varias especies de batoideos (*T. californica*, Neer y Cailliet, 2001; *D. trachyderma*, Licandeo *et al.*, 2007; *A. radiata* y *M. senta*, McPhie y Campana, 2009; *B. kincaidii*, Pérez *et al.*, 2010).

El MCVB describe una curva de tipo exponencial inversa, donde la tasa de crecimiento disminuye de manera lineal con la edad (White *et al.*, 2014; Smart *et al.*, 2016), lo cual explica el buen ajuste del modelo a los datos de talla edad utilizados para el presente estudio, ya que la tendencia que muestran estos datos sugiere un crecimiento de este tipo. Por otro lado, los modelos de crecimiento de Gompertz y logístico describen un tipo de curva sigmoidal, la cual se caracteriza por incluir un punto de inflexión que frecuentemente es relacionado con un evento biológico (reproducción, cambio de alimentación, migración, entre otros; Smart *et al.*, 2016). Estos modelos han resultado una alternativa exitosa al MCVB para describir el crecimiento de algunos batoideos, ya que, a diferencia de éste, describen un incremento en la tasa de crecimiento en los organismos más jóvenes, seguido por un cambio en el cual comienza a disminuir la misma, hasta llegar a una asíntota (White *et al.*, 2014; Kwang-Ming *et al.*, 2015). No obstante, en el presente estudio los modelos de Gompertz y logístico, no demostraron un ajuste adecuado a los datos talla edad de *N. entemedor*.

Recapitulando, en nuestro estudio el retrocálculo permitió tener información de los grupos de edad más jóvenes, ausentes en los muestreos, lo cual permitió ajustar modelos de crecimiento a datos talla edad que de otra manera no hubiera sido

posible obtener. El enfoque multimodelo permitió la exploración de diferentes tipos de curvas de crecimiento, sin la necesidad de seleccionar una *a priori*, resultando que el MCV3P mostró el mejor ajuste a los datos talla edad tanto de machos como de hembras. Por último, se comprobó la hipótesis de trabajo, confirmando que las hembras alcanzan tallas y edades mayores, pero una menor tasa de crecimiento que los machos, de manera similar a lo reportado en la mayoría de batoideos.

9. CONCLUSIONES

La mayor proporción de hembras de *Narcine entemedor* observada en la Bahía de La Paz pareciera un rasgo común de la especie, el cual pudiera estar relacionado con una segregación espacial posiblemente debida a preferencias alimentarias distintas o comportamiento reproductivo.

La estructura de tallas, pesos y tallas de *N. entemedor* en Bahía de La Paz, se ven influenciadas por el sexo.

Las relaciones peso-longitud y radio de la vértebra-talla de *N. entemedor* en la Bahía de La Paz se ven afectados por el sexo de los organismos.

Las marcas de crecimiento en las vértebras de *N. entemedor* tienen una periodicidad de formación anual, finalizando su depósito alrededor del mes de abril.

El modelo de von Bertalanffy de tres parámetros fue el más adecuado para describir el crecimiento de *N. entemedor* en la Bahía de La Paz, (hembras: $L_{\infty} = 82.09$ cm, $k = 0.17$ cm año⁻¹ y $t_0 = -1.99$ años. Machos: $L_{\infty} = 62.29$ cm LT, $k = 0.32$ cm año⁻¹ y $t_0 = -1.59$ años).

Las hembras de *N. entemedor* tienen un crecimiento más lento que los machos, pero alcanzan mayores tallas y edades.

10. LITERATURA CITADA

- Aguirre-García, B. 2009. Edad y crecimiento de la raya gavián *Myliobatis californica* en la parte norte del Golfo de California. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 84 p.
- Ainsley, S.M., D.A. Ebert, L.J. Natanson y G.M. Cailliet. 2014. A comparison of age and growth of the Bering skate, *Bathyraja interrupta* (Gill and Townsend, 1897), from two Alaskan large marine ecosystems. *Fisheries Research*, 154: 17–25.
- Aversa, M.I., S.L. Dans, N.A. García y E.A. Crespo. 2011. Modelos de crecimiento ajustados a datos de largo a la edad de *Dipturus chilensis* confirman un crecimiento en dos fases. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84: 33–49.
- Beamish, R.J. y D.A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 982-983.
- Bonfil, R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*, 341, Rome, 119 p.
- Bowker, A.H. 1948. A test for symmetry in contingency tables. *Journal of the American Statistical Association*, 43(244): 572-574.
- Branstetter, S., y J.A. Musick, J. A. 1994. Age and growth estimates for the sand tiger in the northwestern atlantic ocean. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123(2): 242–254.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach*. New York: Springer, 448 p.
- Cailliet, G.M. y K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. 399–447 pp. En: Carrier, J, J.A. MusicK y m. Heithaus. (eds.). *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Ratón, FL.
- Cailliet, G.M. 1987. Estimating Age and Growth in Sharks, 19-27 pp. En: Cook, S. (ed.) *Sharks an Inquiry into Biology, Behavior, Fisheries, and Use*. Proceedings

of the Conference Portland, Oregon USA. Portland: Oregon State University Extension Service.

Cailliet, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: An updated review, 157-165 pp. En: Pratt, H.L., S.H. Gruber y T. Taniuchi. (eds.). *Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report NMFS 90.

Cailliet, G.M. 1992. Demography of the central California population of leopard sharks (*Triakis semifasciata*). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 43 (1): 183-193.

Cailliet, G.M., L.K. Martin, D. Kusher, P. Wolf y B.A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranch. En: Price E.D. y L.M. Pulos (eds.). *Proceedings of the International Workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks*. NOAA Technical Report NMFS, 8: 157-165 p.

Cailliet, G.M. y S. Tanaka. 1990. Recommendations for research needed to better understand the age and growth of elasmobranch. En: Pratt, H.L., S.H. Gruber y T. Taniuchi. (eds.) *Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report NMFS 90.

Camhi, M., S. Fowler, J. Musick, A. Brautigam y S.Fordham. 1998. Sharks and their relatives: *Ecology and Conservation*. No. 20. IUCN.

Campana, S.E. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Aquatic Sciences*, 47: 2218–2227.

Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59: 197-242.

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

- Carmona-Sánchez, A. 2017. Edad y crecimiento de la raya látigo *Dasyatis dipterura* (Jordan y Gilbert, 1880) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, 62 p.
- Castanhari, G. y A. Tomás. 2012. Beak increment counts as a tool for growth studies on the common Octopus *Octopus vulgaris* in the southern Brazil. *Boletim do Instituto do Pesca*, Sao Paulo, 38(4): 323-331 p.
- Chang, Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 1208–1210.
- Casey, J.G., H.L. Pratt y C.E. Stillwell. 1985. Age and growth of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) from the northern Gulf of Mexico and the western north Atlantic ocean. *Canadian Journal of Aquatic Sciences*, 42: 963-975.
- CONAPESCA. 2013. Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca 2013. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, México, 295 p.
- da Silva-Junior, L.C., A.C. de Andrade, y M. Vianna. 2011. Length-weight relationships for elasmobranchs from southeastern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(6): 1408–1410.
- Dale, J.J. y K.N. Holland. 2012. Age, growth and maturity of the brown stingray (*Dasyatis lata*) around Oahu, Hawaii. *Marine and Freshwater Research*, 63(6): 475–484.
- Davis, C.D., G.M. Cailliet y D.A. Ebert. 2007. Age and growth of the rougtail skate *Bathyraja trachura* (Gilbert 1892) from the eastern North Pacific. *Environmental Biology of Fishes*, 80: 325–336.
- Diario Oficial de la Federación, 02/10/2010. Acuerdo mediante el cual se da a conocer la actualización de la carta nacional pesquera, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA).
- Diario Oficial de la Federación, 14/02/2007. Norma oficial mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su

aprovechamiento, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA).

Duman, O. y N. Basusta. 2013. Age and growth characteristics of marbled electric ray *Torpedo marmorata* (Risso, 1810) inhabiting Iskenderun Bay, North-eastern Mediterranean Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 13: 541-549.

Filiz, H., y S. Mater. 2000. A Preliminary Study on Length-Weight Relationships for Seven Elasmobranch Species from North Aegean Sea , Turkey. *Journal of Fisheries y Aquatic Sciences*, 19(3-4): 401-409.

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

Goldman, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En: Musick, JA y Bonfil, R. Management Techniques for Elasmobranch Fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*, 474: 76-102 p.

Goldman, K.J., S. Branstetter y J.A. Musick. 2006. A re-examination of the age and growth of sand tiger sharks, *Carcharias taurus*, in the western North Atlantic: The importance of ageing protocols and use of multiple back-calculation techniques. *Environmental Biology of Fishes*, 77(3-4): 241-252.

González-González, E. 2016. Evaluación de técnicas para la determinación de edad en la raya toques *Narcine entemedor* a partir de bandas vertebrales en la Bahía de La Paz, BCS. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico de Boca del Río, 59 p.

Hoenig, J.M. y S.H. Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications. 1-16 pp. En: Pratt, H.L., S.H. Gruber y T. Taniuchi. (eds.), *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*, NOAA Technical Report 90.

Holden, M.J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. En: F.R. Harden-Jones (ed.), *Sea Fisheries Research* (pp. 117-137). Londres. Elek Science.

- Ismen, A. 2003. Age, growth, reproduction and food of common stingray (*Dasyatis pastinaca* L., 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean. *Fisheries Research*, 60(1): 169–176.
- Kadri, H., S. Marouani, B. Saïdi, M.N. Bradai, A. Bouaïn, A. y E. Morize. 2014. Age, growth, sexual maturity and reproduction of the thornback ray, *Raja clavata* (L.), of the Gulf of Gabès (south-central Mediterranean Sea). *Marine Biology Research*, 10(4): 416–425.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research*, 81(2–3): 229–235.
- Kaya, G. y N. Basusta. 2016. A study on age and growth of juvenile and semi adult *Torpedo nobiliana* Bonaparte, 1835 inhabiting Iskenderun Bay, Northeastern Mediterranean Sea. *Acta Biológica Turcica*. 29(4): 143-149.
- Keil, G., E. Cummings y J.P. de Magalhaes. 2015. Being cool: how body temperature influences ageing and longevity. *Biogerontology*, 16(4): 383–397.
- Liu K, Wu C, Joung S, Tsai W. 2015 Selecting the best growth model for elasmobranchs. PeerJ PrePrints 3:e1550v1.
- Licandeo, R., F.T. Cerna, y R. Céspedes. 2007. Age, growth and reproduction of the roughskin skate, *Dipturus trachyderma*, from the southeastern Pacific. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 141–148.
- Matta, M.E. y 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(2–3): 309–323.
- McPhie, R.P. y 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(3), 546–560.
- Morales-Nin, B. 1992. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. *FAO Fisheries Technical Paper*, 322:58 p.

- Moreno, F., K. Acevedo, M. Grijalba-Bendeck, A. Acero y J. Paramo. 2010. Reproducción de la raya eléctrica *Narcine bancroftii* (Torpediniformes: Narcinidae) en Santa Marta, Caribe colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38(1), 27–36.
- Neer, J.A. y G.M Cailliet. 2001. Aspects of the Life History of the Pacific Electric Ray, *Torpedo californica*. *Copeia*, 842–847.
- O’Shea, O.R., M. Braccini, R. McAuley, C.W. Speed y M.G. Meekan. 2013. Growth of Tropical dasyatid Rays Estimated Using a Multi-Analytical Approach. *PLoS one*, 8(10): 1-8.
- Pabón-Aldana, K.A. 2016. Edad y crecimiento de la raya tecolote, *Rhinoptera steindachneri* Everman & Jenkins, 1891 en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marina, 68 p.
- Palma-Chávez, J. 2014. Biología reproductiva de las rayas mariposa *Gymnura marmorata* (Cooper, 1863) y torpedo *Narcine entemedor* (Jordan and Starks, 1895) desembarcados en Santa Rosa-Salinas. Tesis de licenciatura. Universidad laica “Eloy Alfaro” de Manabí. 89 p.
- Paul, H., A. J. Reginato y H. R. Schumacher. 1983. Alizarin red s staining as a screening test to detect calcium compounds in synovial fluid. *Arthritis & Rheumatism*, 26: 191–200.
- 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. Tesis de licenciatura. Universidad del Valle. 45 p.
- Pérez, C.R., G.M. Cailliet y D.A. Ebert. 2010. 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.
- 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.

- Rolim, F.A., M.M. Rotundo, y T. Vaske-Júnior. 2015a. Notes on the reproductive biology of the Brazilian electric ray *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Narcinidae). *Journal of Fish Biology*, 89(1), 1105–1111.
- Rolim, F.A., F. Caltabellotta, M. Rotundo y T. Vaske-Júnior. 2015. Sexual dimorphism based on body proportions and ontogenetic changes in the Brazilian electric ray *Narcine brasiliensis* (von Olfers, 1831) (Chondrichthyes: Narcinidae). *African Journal of Marine Science*, 37(2), 167–176.
- Sage, M., R.G. Jackson, W.L. Klesch y V.L. de Vlaming. 1972. Growth and seasonal distribution of the elasmobranch *Dasyatis sabina*. *Contributions to Marine Science*, 16: 71-74.
- Smart, J.J., A. Chin, A.J. Tobin y C.A. Simpfendorfer. 2016. Multimodel approaches in shark and ray growth studies: Strengths, weaknesses and the future. *Fish and Fisheries*, 17.
- Smith, W.D., G.M. Cailliet, y E.M. Melendez. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*, 58: 54–66.
- Smith, J.W. y J.V. Merriner. 1987. Age and growth, movements and distribution of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 10: 153–154.
- Smith, W.D., G.M. Cailliet y E.M. Melendez. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*, 58, 54–66.
- Sulikowski, J.A., S.B. Irvine, K.C. DeValerio y J.K. Carlson. 2007. Age, growth and maturity of the roundel skate, *Raja texana*, from the Gulf of Mexico, USA. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 41–53.
- Utrera-López, N. 2015. Estimación de la edad y crecimiento de la raya águila *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) en el sur del Golfo de México. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 77 p.

- Valadez-González, C., B. Aguilar-Palomino y S. Hernández-Vázquez. 2000. dieta de la raya (*Narcine entemedor*) en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, 34(1): 1–20.
- Villavicencio-Garayzar, C. y J.J. Bizarro. 2009. *Narcine entemedor*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3.
- Villavicencio-Garayzar, C.J. 2000. Taxonomía, abundancia estacional, edad y crecimiento y biología reproductiva de *Narcine entemedor* Jordan y Starks (Chondrichthyes; Narcinidae), en Bahía Almejas, BCS., México. Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Nuevo León, 138 p.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth lawas. II). *Wayne State University Press*. 10(2): 181-213.
- Wearmouth, V. y D. Sims. 2010. Sexual Segregation in Elasmobranchs. *Biologia Marina Mediterranea*, 17, 236–239.
- White, J., C.A. Simpfendorfer, A.J. Tobin y M.R. Heupel. 2014. Age and growth parameters of shark-like batoids. *Journal of Fish Biology*, 84(5), 1340–1353.
- Winton, M.V., L.J. Natanson, J. Kneebone, G.M. Cailliet y D.A. Ebert. 2013. Life history of *Bathyraja trachura* from the eastern Bering Sea, with evidence of latitudinal variation in a deep-sea skate species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(2), 411–422.
- Worm, B., B. Davis, L. Kettmer, C. Ward-Paige, D. Chapman, M.R. Heithaus y S.H. Gruber. 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy*, 40(1): 194–204.
- Yiğın, C.C. y A. Ismen. 2009. Length-weight relationships for seven rays from Saros Bay (North Aegean Sea). *Journal of Applied Ichthyology*, 25, 106–108.