



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



DEMOGRAFÍA DE *Rhinoptera steindachneri*  
(Evermann & Jenkins, 1891) Y *Narcine*  
*entemedor* (Jordan & Starks, 1985); EN BAHÍA  
DE LA PAZ, BCS, MÉXICO

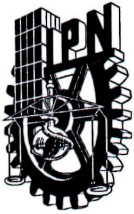
TESIS

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

PRESENTA

YUTZIN AIMEEÉ JIMÉNEZ GARCÍA

LA PAZ, BCS, ENERO DE 2020



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

## SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

### ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de  siendo las  horas del día  del mes de  del  se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de:

para examinar la tesis titulada:  por el (la) alumno (a):


Apellido Paterno:	JIMÉNEZ	Apellido Materno:	GARCÍA	Nombre (s):	YUTZIN AIMEÉ
-------------------	---------	-------------------	--------	-------------	--------------

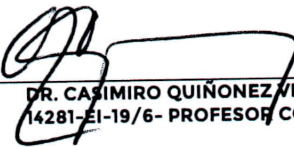
Número de registro:


Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

Después de la lectura y revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR**  **NO APROBAR**  la tesis, en virtud de los motivos siguientes: "SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

#### Comité tutorial

  
DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA  
(Director de Tesis)  
13269-EE-18 - PROFESOR COLEGIADO

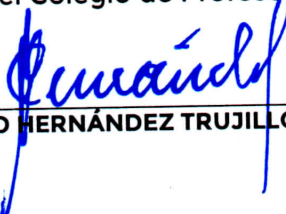
  
DR. CASIMIRO QUINONEZ VELÁZQUEZ  
14281-EI-19/6- PROFESOR COLEGIADO

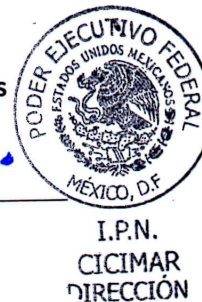
  
DRA. CLAUDIA JANETL HERNÁNDEZ  
CAMACHO  
13791-EF-18/3- PROFESOR COLEGIADO

  
DR. CARLOS ALBERTO SALOMÓN AGUILAR  
(2°. Director de Tesis)  
PROFESOR OTRA INSTITUCIÓN

  
DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ  
12368-EB-17 - PROFESOR COLEGIADO

Presidente del Colegio de Profesores

  
DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO





# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 12 del mes de Diciembre del año 2019

El (la) que suscribe BM. YUTZIN AIMEÉ JIMÉNEZ GARCÍA Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A180434 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA y DR. CARLOS ALBERTO SALOMÓN AGUILAR

y cede los derechos del trabajo titulado:

"DEMOGRAFÍA DE *Rhinoptera steindachneri* (Evermann & Jenkis, 1891) y

*Narcine entemedor* (Jordan & Starks, 1895) EN BAHÍA DE LA PAZ, BCS, MÉXICO"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: yutzinaimee@gmail.com - vicreshu@gmail.com - csalomon@uabcs.mx

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

BM. YUTZIN AIMEÉ JIMÉNES GARCÍA

*Nombre y firma del alumno*

A mi familia, por su apoyo incondicional,

Mi siempre eterno motor de vida.

A mis amigos, por su cariño, apoyo y por siempre estar.

¡Los amo!

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional por la formación de posgrado recibida, el uso de sus instalaciones, materiales y el apoyo brindado para la realización de mis estudios de maestría.

Al CONACyT por el apoyo designado para el desarrollo de mi posgrado y la manutención dentro del mismo; así como al proyecto SEP-CONACyT CB-2012/20180894 mediante el cual se desarrolló e integró esta investigación.

Al Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona, quien además de ser el encargado de este proyecto, fue mi director y tutor durante este posgrado. Le agradezco de sobremanera el haber confiado en mi trabajo y capacidad para llevar a cabo esta investigación y desarrollar este tema, su confianza, atención y asesoría fueron parte fundamental para mi desarrollo.

A mi segundo director de tesis, Dr. Carlos Alberto Salomón Aguilar, gracias por su confianza y asesoramiento durante el posgrado y previo al mismo, por su guía y por alentarme a ser y dar lo mejor de mí.

A la Dra. Claudia Hernández Camacho quien desde el principio confió en mi trabajo y en mi capacidad, me brindó su confianza y apoyo; fue de gran ayuda tanto académica como personalmente y por ello agradezco infinitamente todas sus observaciones, consejos y charlas, ¡es una gran persona e investigadora, le admiro mucho!

A los Doctores: Héctor Villalobos Ortiz y Casimiro Quiñonez Velázquez por su apoyo, comentarios y observaciones brindadas durante mi formación, siempre pertinentes, les agradezco mucho todo su apoyo.

Al Dr. Javier Tovar Ávila quien durante mi estancia en el CRIAP de Bahía Banderas me brindó sus asesorías, compartió sus conocimientos y fue de gran ayuda para el desarrollo del mi trabajo de investigación.

A mi familia, mi madre Amada Hortencia García Morales, por siempre estar pendiente de mí y apoyarme durante todo este tiempo, gracias infinitas por todo, mamá, ¡Te amo!

A mi padre, J. Carmen Jiménez Vera por continuar pendiente de mí y apoyarme en las decisiones que tomo, ¡Te amo, papá!

A mi hermano, Erick Adrián Jiménez García por siempre estar cuando lo necesito, por siempre tener una palabra de aliento y un consejo. ¡Te amo, chamaco!

A Angy y mis costales por siempre apoyarme y estar conmigo a pesar de la distancia, los quiero muchísimo.

A mis amigas y compañeras de aventuras por acompañarme en estos dos años, por estar a mi lado y soportarme, Vale y Tannia, gracias. La quiero infinito, chulas.

A Pitha Martínez, por convertirse en una amiga tan especial en estos dos años, por su apoyo y por todas las aventura juntas. Te quiero muchísimo, chula.

A Almudena, porque sin tu apoyo y el de Edgar al principio de la maestría, todo hubiese sido más complicado.

A Xchel, por siempre estar para resolverme dudas, gracias, bonita.

A Omar Mora que a pesar de los miles de kilómetros que nos separan siempre te has mantenido pendiente de mí y mi trabajo de maestría, gracias por todo.

A mi equipo de baloncesto, Búhos, son una parte muy importante de mi vida, mi familia. Los quiero.

A una persona que se volvió muy importante para mí, por soportarme y estar en las locuras, por traer mucho baile a mi vida y hacer que mi último año de maestría fuera relajado; por ello ¡Gracias, Valeria!

A Daniel Rico Cruz por llegar a mi vida y aportar un poquito más de felicidad a ella, por los momentos compartidos, las locuras, sonrisas y bailes, ¡gracias! significas mucho para mí.

## ÍNDICE GENERAL

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	II
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	VI
<b>LISTA DE TABLAS</b> .....	VII
<b>GLOSARIO</b> .....	VIII
<b>RESUMEN</b> .....	XIII
<b>ABSTRACT</b> .....	XIV
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>ANTECEDENTES</b> .....	4
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	7
<b>OBJETIVOS</b> .....	8
General.....	8
Particulares.....	9
<b>HIPÓTESIS</b> .....	9
<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	9
Área de estudio.....	9
Edad y Crecimiento .....	10
Biología reproductiva .....	11
Tablas de vida .....	11
Modelos demográficos.....	12
Parámetros poblacionales .....	13
Tasas de mortalidad y supervivencia .....	14
Análisis de elasticidad y sensibilidad .....	16
Potencial de recuperación .....	17
<b>RESULTADOS</b> .....	22
Edades .....	22
Mortalidad natural y sobrevivencia.....	22
Proyecciones de población .....	23
Elasticidad .....	27
Estimación de mortalidad total, mortalidad por pesca y tasas de explotación ...	29
Potencial de recuperación .....	32

<b>DISCUSIÓN</b> .....	33
Mortalidad natural y sobrevivencia.....	33
Análisis demográficos.....	35
Elasticidad y Sensibilidad .....	38
Potencial de recuperación .....	40
Mortalidad total y mortalidad por pesca .....	42
<b>CONCLUSIONES</b> .....	44
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	45



## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Especies de batoideos: a) <i>Rhinoptera steindachneri</i> b) <i>Narcine entemedor</i> (FAO, 1995) .....	2
<b>Figura 2.</b> Distribución geográfica de la raya tecolote <i>R. steindachneri</i> (Tomado de IUCN, 2006) .....	3
<b>Figura 3.</b> Distribución geográfica de la raya eléctrica gigante <i>N. entemedor</i> (tomado de IUCN, 2009) .....	4
<b>Figura 4.</b> Escenarios para determinar el potencial de recuperación de una población ( $r_{2M}$ ) basado en los cambios inducidos por la mortalidad sobre la tasa neta reproductiva ( $\Sigma l_x m_x$ ). b indica la fecundidad/2 promedio de una hembra (crías hembras/hembra adulta (Tomado de Smith <i>et al.</i> , 1998).....	21
<b>Figura 5.</b> Ciclo de vida de <i>N. entemedor</i> , obtenido a partir del modelo estructurado por edades, Modelo de Leslie. ....	25
<b>Figura 6.</b> Ciclo de vida de <i>R. steidachneri</i> , obtenido a partir del modelo estructurado por edades, Modelo de Leslie. ....	25
<b>Figura 7.</b> Predicción de la distribución estable por edades determinada a partir del método de Jensen (1996) para <i>N. entemedor</i> . ....	26
<b>Figura 8.</b> Predicción de la distribución estable por edades determinada a partir del método de Peterson & Wroblewski (1984) para <i>R. steindachneri</i> .....	27
<b>Figura 9.</b> Elasticidad que se presenta en las edades de <i>N. entemedor</i> , los juveniles se tomaron del año 1 al 5 y los adultos corresponden a las clases de edad de la 6 a la 14.....	28
<b>Figura 10.</b> Elasticidad que se presenta en las edades de <i>R. steindacneri</i> , los juveniles se tomaron del año 1 al 3 y los adultos corresponden a las clases de edad de 4 a 10 años. ....	29

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla I.</b> Características de historia de vida de <i>R. steindachneri</i> y <i>N. entemedor</i> a partir de las cuales se desarrollaron modelos determinísticos en tablas de vida. Datos tomados de Pabón-Aldana (2016); Chávez-García (2017); Mora-Zamacona (2017); Burgos-Vázquez <i>et al.</i> , (2017; 2018).....	12
<b>Tabla II.</b> Métodos y ecuaciones utilizadas para calcular través de 6 métodos indirectos, las mortalidades naturales ( $M$ ) aplicados en ambas especies de estudio. ....	14
<b>Tabla III.</b> Mortalidad natural ( $M$ ) estimada para <i>Narcine entemedor</i> y <i>Rhinoptera steindachneri</i> basada en 6 métodos indirectos.....	23
<b>Tabla IV.</b> Parámetros poblacionales estimados. Tasa neta reproductiva ( $R_0$ ), tiempo generacional ( $G$ ), tasa de incremento poblacional ( $r$ ), tiempo de duplicación de la población ( $tx2$ ) y tasa finita de incremento poblacional ( $\lambda$ ). ....	24
<b>Tabla V.</b> Valores de los patrones de elasticidad donde se evidencian los estadios más sensibles en <i>N. entemedor</i> y <i>R. steindachneri</i> .....	29
<b>Tabla VI.</b> Estimaciones de mortalidad total a partir de tres métodos.....	30
<b>Tabla VII.</b> Estimaciones de mortalidad por pesca ( $F$ ) y estimación de la tasa de explotación ( $E$ ) para <i>N. entemedor</i> y <i>R. steindachneri</i> . ....	31
<b>Tabla VIII.</b> Cálculo del potencial de recuperación para <i>N. entemedor</i> y <i>R. steindachneri</i> .....	32

## GLOSARIO

**Análisis de Elasticidad:** cuantifica el cambio proporcional esperado en la tasa finita de incremento poblacional ( $\lambda$ ) como resultado de un cambio proporcional en cada parámetro demográfico (de Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 2001).

**Análisis de Sensibilidad:** permite determinar el impacto de pequeñas variaciones en la tasa de fecundidad de la población de cierto organismo. (Argote-Cusi, 2014).

**Ancho de disco asintótico:** valor teórico que limita la curva de crecimiento (Barr *et al.*, 2008).

**Coefficiente de crecimiento individual ( $k$ ):** tasa de crecimiento promedio a la que los organismos de una población, alcanzan su longitud máxima (o tamaño) a partir de su longitud al nacer (Goldman, 2004).

**Demografía:** estudio estadístico de las poblaciones según su estado y distribución en un momento determinado o según su evolución histórica (RAE, 2019; Ortiz-Lazcano *et al.*, 2011).

**Distribución estable por edades:** es la estructura de la población clasificada de acuerdo a su edad y sexo (Caswell, 2001)

**Estructura de edades:** Existe una regla de agrupamiento óptima, propuesta por Aghevli y Mehran (1981), consiste en seleccionar edades límite para grupos de manera que las diferencias de edad sean mínimas dentro de cada grupo y máximas entre grupos. La representación basada en el grupo de edad resultante es óptima, ya que ofrece la mejor representación de la distribución inicial (D'Albis & Collard, 2013).

**Estructura poblacional:** es la cantidad de individuos que hay en cada edad; permite hacer inferencias respecto a la viabilidad de una población, es decir, permite conocer algunos de los factores que limitan la reproducción y la supervivencia individual y que afectan la capacidad de regeneración de las poblaciones (Elzinga *et al.*, 2001).

**Fecundidad:** en peces, es la estimación de la cantidad de ovocitos que una hembra podría expulsar en un desove, siendo uno de los indicadores más utilizados para evaluar el potencial reproductivo de una especie (Villamil-Moreno & Arias-Castillo, 2010).

**Fertilidad:** Número promedio de crías hembra que serán producidas por hembra a determinada edad. Asimismo, se refiere a la capacidad de un organismo de edad  $x$ , de producir hembras vivas, se utiliza como estimador fiable para ver el crecimiento de la población (Pérez-Díaz, 2007).

**Historia de vida:** patrón de supervivencia y reproducción, junto con los rasgos que afectan directamente la supervivencia y el momento o la cantidad de reproducción (Fox & Messina, 2013).

**Longevidad:** es la duración de la vida de un organismo y se mide mediante el concepto de esperanza de vida (INEGI, 2019).

**Madurez:** nos señala el fenómeno de la supervivencia mínima necesaria para completar la fase adulta de la vida; consiste en que la mayor parte de los integrantes de una cohorte de nacimientos (generación) sobreviva al menos hasta su edad adulta (Pérez-Díaz, 2002).

**Modelo determinístico:** donde se supone que los datos de entrada se conocen con certeza, es decir se tiene disponible toda la información necesaria para la toma de decisiones (Moya-Navaro, 2003).

**Modelos estocásticos:** son aquellos donde algún elemento de entrada no se conoce con anticipación y se debe incorporar la incertidumbre (Caswell, 2001).

**Modelos matriciales:** los modelos matriciales son aquellos en los que se aprovechan las particularidades del álgebra de matrices para establecer modelos matemáticos. Principalmente se han usado en modelos en los que se considera la posibilidad de paso de un estadio poblacional al siguiente, de ahí que en ocasiones reciban el nombre de modelos de progresión. Los modelos poblacionales matriciales son técnicas poderosas y útiles para el estudio de

dinámicas poblacionales, con aplicaciones en la ecología, epidemiología y demografía. (Caswell, 2001).

**Pesca artesanal:** es la pesca tradicional que la que participan directamente los familiares de pescadores (en contraste con las empresas comerciales), utilizando cantidades relativamente pequeñas de capital y energía, realizan salidas cortas que se llevan a cabo cerca de la costa, los productos son utilizados principalmente para el consumo local. (FAO, 2001).

**Potencial de recuperación:** es una medida que se relaciona con la resistencia de cierta especie y es útil como complemento para comprender y evaluar el estado de las poblaciones explotadas (Smith *et al.*, 1998).

**Rasgos de historia de vida:** los rasgos de historia de vida incluyen las tasas de crecimiento, edad, fecundidad, tallas de madurez sexual, el número proporción sexual de los embriones al nacer, tasas de mortalidad, patrones de latencia y dispersión (Fox & Messina, 2013).

**Resiliencia:** se refiere a la persistencia de las relaciones dentro de un sistema (Holling, 1973).

**Sobreexplotación:** explotación de un recurso natural de manera excesiva o que sobrepasa a lo necesario o recomendable (RAE, 2019).

**Sostenibilidad:** especialmente en ecología y economía, que se puede mantener durante largo tiempo sin agotar los recursos o causar grave daño al medio ambiente (RAE, 2019).

**Tablas de vida:** síntesis de los rasgos de historia de vida (fecundidad, mortalidad, supervivencia) de cierta población, arreglada en grupos de edad que describe la extinción por muerte de una cohorte real o ficticia de recién nacidos. Se conocen tres tipos de tabla de vida: a) Cohorte (horizontal); b) estática (temporal o vertical) y c) fertilidad (Livi-Bacci, 1993; Lazcano *et al.*, 2011).

**Edad de maternidad:** edad promedio a la que las hembras en etapa reproductiva tienen crías

**Tasa anual de supervivencia:** tasa media de supervivencia de los individuos de una cohorte durante un año en relación al número inicial (FAO, 2003).

**Tasa de explotación ( $E$ ):** Relación entre el número de individuos capturados y el número de individuos que mueren, en un cierto período de tiempo (Gulland, 1971a; FAO, 1983, FAO, 2003).

**Tasa de mortalidad natural ( $M$ ):** proporción de individuos de un stock que mueren por unidad de tiempo, debido a causas naturales (envejecimiento, depredación, factores fisicoquímicos extremos y fuera de los límites de tolerancia de la especie, enfermedad). Ejemplo: una tasa instantánea de mortalidad natural de  $0.35 \text{ año}^{-1}$  indica que el 35% de la población de cierta especie muere al año por causas distintas de la pesca (Sparre & Venema, 1998; FAO, 2001).

**Tasa de mortalidad por pesca ( $F$ ):** expresión matemática de la tasa de mortalidad de peces como consecuencia de la pesca (FAO, 2001).

**Tasa de mortalidad total ( $Z$ ):** se refiere al efecto combinado de todas las causas de mortalidad que actúan en una población de organismos. Suele expresarse como tasa de mortalidad instantánea ya que se refiere simplemente a la suma de la tasa instantánea de mortalidad por pesca y la tasa instantánea de mortalidad natural (FAO, 2001).

**Tasa intrínseca de crecimiento poblacional  $r$ :** corresponde al número de recién nacidos de una población cerrada con tasas vitales independientes del tiempo, lo que se traduce en una tasa de crecimiento continuo de la población; está dada según la teoría clásica de la población estable (Dublin & Lotka, 1925; Keyfitz & Caswell 2005; Inaba, 2009).

**Tasa neta reproductiva ( $R_0$ ):** la tasa neta reproductiva o tasa de reproducción neta es denotada por  $R_0$ , y es uno de los índices más importantes en la demografía. Se define como el número esperado de hembras recién nacidas producidas por una hembra durante toda su vida. El concepto fue establecido en 1925 por Dublin y Lotka (Dublín y Lotka 1925; Hinaba, 2009).

**Tiempo de duplicación poblacional:** tiempo necesario para que la población se duplique (Caswell, 2001).

**Tiempo generacional:** tiempo promedio que se requiere en la población, para que dos generaciones existan (Caswell, 2001).

**Vulnerabilidad:** se define con base en la fragilidad biológica de los organismos. En términos de ordenamientos pesqueros, es la relación entre la fragilidad y la presión pesquera, que denota la capacidad que tiene la especie para resistir y/o recuperarse ante un posible evento de sobreexplotación (Musick, 1999).

## RESUMEN

Los rasgos de historia de vida (crecimiento, supervivencia y fecundidad) varían entre especies y poblaciones de elasmobranquios, *Rhinoptera steindachneri* y *Narcine entemedor* son dos especies de batoideos con rasgos de historia de vida distintos, por lo que resulta importante comparar el estado de sus poblaciones, a partir de la estructura de edades y de sus atributos poblacionales para evaluar la capacidad de respuesta y vulnerabilidad; mediante modelos demográficos. A través de estos, es posible entender su capacidad de respuesta ante diferentes intensidades de mortalidad ya sea natural ( $M$ ) o por pesca ( $F$ ). Para ello, se estimó la mortalidad natural ( $M$ ) a partir de seis métodos, en *N. entemedor* los valores oscilaron entre  $0.117 \text{ año}^{-1}$  y  $0.528 \text{ año}^{-1}$ , para *R. steindachneri* entre  $0.189 \text{ año}^{-1}$  y  $0.461 \text{ año}^{-1}$ . A partir de la talla media de captura, se obtuvieron los valores de mortalidad total ( $Z$ ) siendo  $Z= 0.09 \text{ año}^{-1}$  para *R. steindachneri* y  $Z= 0.146 \text{ año}^{-1}$  para *N. entemedor*. Se utilizaron los parámetros de entrada más “optimistas” en un modelo determinístico, para estimar la tasa intrínseca de crecimiento de la población ( $r$ ) y la tasa finita de incremento poblacional ( $\lambda$ ) para ambas especies, en *R. steindachneri* fueron  $r= 0.000384 \text{ año}^{-1}$  y  $\lambda= 1.00038$  y en *N. entemedor*  $r= 0.1871 \text{ año}^{-1}$  y  $\lambda= 1.205$ . Además, se obtuvo el potencial de recuperación para cada especie, el cual osciló entre 0.05 y 0.07 en *N. entemedor* y entre 0.06 y 0.7 en *R. steindachneri*. Con base en todas las estimaciones anteriores, se propone que la población de *N. entemedor* aumenta en ~20%, mientras que la población de *R. steindachneri* se mantiene sin aparentes cambios (~0.03%). Los cambios en la supervivencia y reproducción de las especies evidencian los trueques (*trades-offs*) que llevan a cabo las especies en sus rasgos de historia de vida. Lo que resulta en: muchas crías de pequeño tamaño o una cría de gran tamaño; mortalidades altas o bajas de acuerdo a su estadio de vida, estas características son importantes para determinar la capacidad de resiliencia de las especies.

**Palabras clave:** batoideos, vulnerabilidad, resiliencia, raya tecolote, raya eléctrica



## ABSTRACT

Life history (growth, survival and fertility) change among species and populations of elasmobranchs, *Rhinoptera steindachneri* and *Narcine entemedor* are two species of batoids with different life history, so it is important to compare the status of their populations, based on the age structure and its population attributes to assess response capacity and vulnerability; through demographic models. Through these, it is possible to understand their ability to respond to different intensities of mortality either natural (M) or fishing (F). For this, natural mortality (M) was estimated from six different methods, in *N. entemedor* the values ranged between 0.117 year<sup>-1</sup> and 0.528 year<sup>-1</sup>, for *R. steindachneri* between 0.189 year<sup>-1</sup> and 0.461 year<sup>-1</sup>. From the average capture size, the total mortality values (Z) were obtained, Z = 0.09 year<sup>-1</sup> for *R. steindachneri* and Z = 0.146 year<sup>-1</sup> for *N. entemedor*. The most “optimistic” input parameters were used in a deterministic model, to estimate the intrinsic population growth rate (r) and the finite population increase rate ( $\lambda$ ) for both species, in *R. steindachneri* were r = 0.000384 year<sup>-1</sup> and  $\lambda$  = 1,00038 and in *N. entemedor* r = 0.1871 year<sup>-1</sup> and  $\lambda$  = 1,205. In addition, the potential for recovery was obtained for each species, which ranged between 0.05 and 0.07 in *N. entemedor* and between 0.06 and 0.7 in *R. steindachneri*. Based on all the previous estimates, it is proposed that the population of *N. entemedor* increases by ~ 20%, while the population of *R. steindachneri* remains unchanged (~ 0.03%). The changes in the survival and reproduction of the species show the trades-offs that the species carry out in their life history. Which results in: numerous and small offspring; high or low mortality according to their stage of life these characteristics are important to determine the resilience of the species.

**Key words:** batoids, vulnerability, resilience, cownose ray, giant electric ray

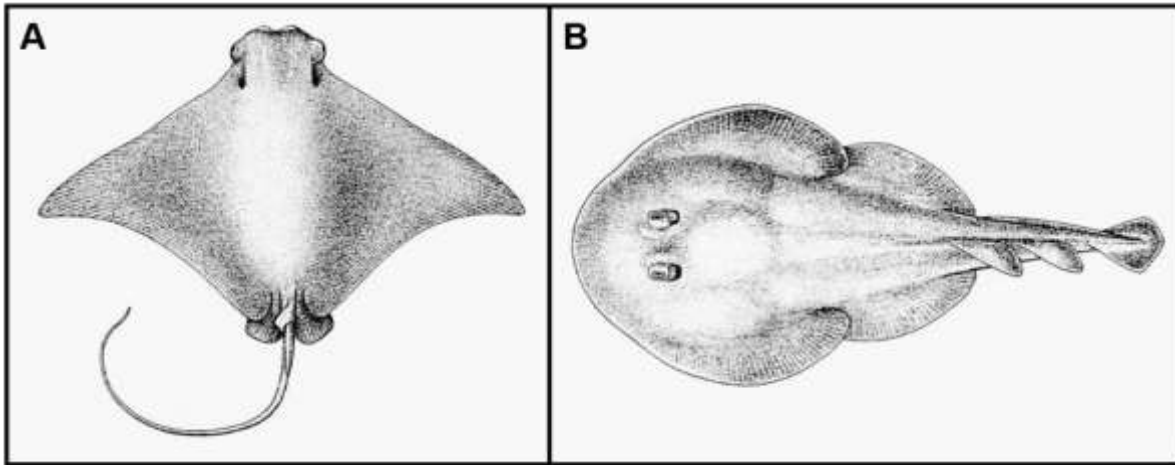
## INTRODUCCIÓN

Los estudios demográficos han vinculado los rasgos de historia de vida (edad, crecimiento y reproducción) con el estado de poblaciones de elasmobranquios en riesgo de sobreexplotación e incluso de extinción (Cortés *et al.*, 2012). Los rasgos de historia de vida varían entre especies y poblaciones, por lo que es necesario realizar estudios que nos permitan evaluar la respuesta y vulnerabilidad de cada especie bajo diferentes escenarios de pesca; incluso cuando la captura sea incidental ya que las especies no comerciales pueden ser vulnerables, tanto o más que las especies objetivo, esto sumado al rol ecológico que desempeñan en los ecosistemas en los que habitan (Mejía-Falla *et al.*, 2012).

De manera general, los batoideos se caracterizan por tener crecimiento lento ( $K < 0.10 \text{ año}^{-1}$ ), madurez tardía, fecundidad baja, ciclos reproductivos largos (extensos periodos de gestación en algunos Myliobatiformes), y una longevidad prolongada (Holden, 1974; Villavicencio-Garayzar, 1996; Walker, 1998; Santana-Morales *et al.*, 2004; Salomón-Aguilar, 2015). Estas características en conjunto con la explotación de sus poblaciones y la pérdida y degradación de sus hábitats, inciden directamente en la reducción de sus poblaciones a nivel mundial (Camhi *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 2009; Cortés *et al.*, 2012).

Las poblaciones mundiales de elasmobranquios (tiburones, rayas y quimeras) están siendo pescadas en sus niveles más altos (~810,000 t; FAO 1999; Smith *et al.*, 2009; Worm *et al.*, 2013). A pesar de esto, se desconoce la situación de dichas poblaciones, por lo que, pese a la falta de información cuantitativa detallada cómo la composición de las capturas específicas, ciclos de vida de las especies sujetas a explotación y otros aspectos, ya se han clasificado como especies vulnerables y de limitada resiliencia (Smith *et al.*, 2008; Bejarano-Álvarez, 2011).

*Rhinoptera steindachneri* Everman & Jenkins, 1891 (Fig. 1a) y *Narcine entemedor* Jordan & Starks, 1895 (Fig. 1b) son especies de batoideos con características biológicas distintas (rangos de tallas, estructura de edades, estrategias reproductivas, parámetros de crecimiento, entre otras).



**Figura 1.** Especies de batoideos: a) *Rhinoptera steindachneri* b) *Narcine entemedor* (FAO, 1995)

La raya tecolote *R. steindachneri*, se distribuye en el Pacífico Oriental desde Bahía Sebastián Vizcaíno, en Baja California, incluyendo el Golfo de California, y hasta las costas de Colombia (McEachran & Notarbartolodi-Sciara, 1995; Acero & Franke, 1995; Fig. 2). Es una de las especies más frecuente en la captura artesanal de elasmobranquios del Golfo de California y del sur de la costa Pacífico de la península de Baja California en México. Debido a que es una especie migratoria que habita en aguas poco profundas, es probable que sea componente importante de la pesca artesanal no sólo en esta zona sino en toda su área de distribución (Smith & Bizzarro, 2006).



**Figura 2.** Distribución geográfica de la raya tecolote *R. steindachneri* (Tomado de IUCN, 2006)

Por otra parte, la raya eléctrica gigante *N. entemedor* es una especie que se encuentra cercana a la costa y habita hasta los 100 m de profundidad. Se distribuye desde Laguna Ojo de Liebre en la costa central del Pacífico de la península de Baja California, incluyendo el Golfo de California y llegando hasta las costas de Perú (Villavicencio-Garayzar & Bizzarro, 2009; Robertson & Allen, 2015). Es uno de los componentes principales de la pesca artesanal en el complejo lagunar Bahía Magdalena y en Sonora durante el verano. Sin embargo, no se cuenta con registros históricos sobre sus capturas en estos sitios (Villavicencio-Garayzar & Bizzarro, 2009).



**Figura 3.** Distribución geográfica de la raya eléctrica gigante *N. entemedor* (tomado de IUCN, 2009)

Pese a la importancia de estas dos especies objetivo en la pesquería ribereña del Noroeste mexicano, se desconoce su dinámica poblacional y el impacto de la pesquería sobre sus poblaciones (Villavicencio-Garayzar, 1996; Bizzarro *et al.*, 2007; Villavicencio & Bizzarro, 2009). Por ello es necesario contar con información sobre su demografía, basada en la estructura de edades y estadios de desarrollo (tomando en cuenta su fecundidad, longevidad y madurez), que permita mostrar el comportamiento del crecimiento poblacional, la respuesta de la población a la mortalidad por pesca (resiliencia) y los estadios que resultan vulnerables hacia la sobreexplotación (McAuley *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2008)

## **ANTECEDENTES**

A partir de la década de los setenta, los tiburones fueron aprovechados potencialmente como un recurso que formaba parte de los platillos provenientes del

mar. Sumado a la pesca recreativa que también tuvo auge en ese mismo periodo, principalmente en las costas de California (Ristori, 1987; Holts, 1988).

El rápido incremento en los volúmenes de captura, comenzó a ejercer una presión sobre los tiburones, haciendo necesaria la generación de información biológica que contribuye a un manejo mejor dirigido, sobre todo, con las especies de interés. El tipo de información requerida iba desde conocer la estructura poblacional, mortalidad y las tasas de recuperación de las especies, hasta la diferenciación de stocks poblacionales. La preocupación sobre este recurso surge debido a que los elasmobranquios son particularmente vulnerables debido a sus características de historia de vida, como fueron descritos por Holden (1977), con crecimiento lento, madurez tardía, fecundidad baja, y periodos largos de gestación. Los cuales en su conjunto definen su estrategia de vida tipo K, situación que los hace mayormente sensibles a la presión pesquera (Smith, 1990).

A partir de la década de los noventa, información sobre aspectos como la edad y el crecimiento en elasmobranquios, sirvieron como insumos en la determinación del estado de las poblaciones a partir de estudios demográficos, (Smart *et al.*, 2017).

Entre los más sobresalientes de la década, destacan:

Caillet (1992) desarrolló modelos demográficos para la población del tiburón leopardo *Triakis semifasciata*, en aguas de California central, a partir de la edad máxima y talla asintótica publicados en la literatura. Las mortalidades también fueron estimadas a partir de estudios previos. Obtuvieron una tasa neta reproductiva ( $R_0$ ) de 4.467, un tiempo generacional ( $G$ ) de 22.35 años y una tasa instantánea de crecimiento ( $r$ ) de 0.067, y a partir de estos resultados concluyeron que, de ser sometido a una mayor explotación, el tiburón leopardo, su población mostraría signos de disminución.

Au & Smith (1997), utilizaron modelos demográficos para estimar la productividad y el rendimiento por recluta del tiburón leopardo, utilizando una función de densidad poblacional con compensación.

En 1998, Márquez-Farías *et al.*, realizaron estimaciones demográficas en el sureste del Golfo de México para el cazón de pech *Sphyrna tiburo*, una especie altamente capturada en esta zona. Los datos utilizados sobre sus aspectos de historia de vida fueron obtenidos a partir de estudios previos. Asimismo, los autores realizaron simulaciones variando la edad de primera captura e incorporando diferentes valores de mortalidad por pesca, para poder estimar la razón de cambio de la tasa neta reproductiva ( $R_0$ ), la variación del tiempo generacional ( $G_x$ ), la tasa intrínseca de incremento poblacional y el tiempo de duplicidad poblacional. De esta manera, los resultados indicaron que el cazón de pech, tenía un mayor potencial reproductivo que el registrado para otras especies de tiburones.

Para el 2002, los estudios demográficos en elasmobranquios, buscaron ser más precisos incorporando incertidumbre a los modelos. A partir de tablas de vida estructuradas por edades y modelos de Leslie, incorporaron incertidumbre en los caracteres demográficos (Cortés, 2002). Mediante la simulación de Monte Carlo calcularon estadísticas y estimaron las elasticidades poblacionales. Realizaron análisis de correlación para identificar los caracteres demográficos que explicaran la mayoría de la variación en las tasas de crecimiento poblacional. Lo anterior se realizó para 41 poblaciones correspondientes a 38 especies de tiburones.

En la región noroeste de México, destaca el estudio realizado por Smith *et al.* (2008) para la raya diamante *Hypanus dipterurus*, en donde realizaron las estimaciones demográficas así como análisis de elasticidad sobre la especie utilizándolos como parámetros de incertidumbre ante la resiliencia provocada por la presión pesquera.

Uno de los estudios más recientes sobre demografía en batoideos, es el de Barnett *et al.* (2013) quienes hicieron una comparación sobre especies de la familia Rajidae a partir de la construcción de modelos demográficos estructurados por edades, basado principalmente en estimaciones empíricas de la longevidad y madurez en 5 especies de rayas de profundidad del mar de Bering. Estos autores incorporaron la incertidumbre a partir de simulaciones de Monte Carlo y con ello pudieron estimar tasas de crecimiento desde 1.045 a 1.129 años<sup>-1</sup> fueron consideradas tasas bajas, comparadas con las de otras rayas de Alaska y en general de la mayoría de los

condictios. Los análisis de elasticidad indicaron que la supervivencia juvenil y adulta tuvo mayores efectos por unidad en las tasas de crecimiento de la población que la supervivencia o fecundidad de los adultos.

## JUSTIFICACIÓN

*Rhinoptera steindachneri* y *Narcine entemedor* son especies objetivo en la pesquería ribereña del noroeste de México y como fauna de acompañamiento en la pesca comercial de otras especies (Villavicencio-Garayzar 2000; Márquez Farías, 2002; DOF, 2010; DOF, 2012). Asimismo, ambas especies se encuentran enlistadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como una especie “Casi amenazada” en el caso de *R. steindachneri* y con “Datos deficientes” para *N. entemedor*.

Para el área de Bahía Almejas, Villavicencio-Garayzar (1995) reporta que *R. steindachneri* ocupa el sexto lugar de las rayas que se capturan en la zona con un 3.9% de la captura. Durante 1998 y 1999 se ubicó entre las cinco especies más capturadas en la categoría de rayas para la zona de Baja California Sur (Bizzarro *et al.*, 2009). Por su parte, *N. entemedor* es la segunda especie más capturada en Bahía Almejas para agosto, y la tercera especie, en junio. Mientras que en Sonora, los volúmenes de pesca artesanal registrados, la ubican en el quinto lugar (Márquez-Farías, 2002; Bizzarro *et al.*, 2007).

Para *R. steindachneri* se tienen registros de talla máxima de 104 cm de ancho de disco (AD), madurez sexual tardía (aproximadamente al 70% de su talla máxima), baja fecundidad (una cría por año) y la talla de nacimiento oscila entre los 38 y 45 cm AD (Villavicencio-Garayzar, 1996; Bizarro *et al.*, 2009; Burgos-Vázquez *et al.*, 2018) y presenta un comportamiento de tipo migratorio y gregario, mismo que se cree que está asociado a los cambios estacionales y a la actividad reproductiva (Collins *et al.*, 2007; Frisk, 2010). Asimismo, Salomón-Aguilar (2015) determinó a partir de análisis de productividad biológica que *R. steindachneri* presenta una fragilidad biológica muy alta en la costa occidental de Baja California Sur y alta en



el Golfo de California. Por lo que es de importancia el estudio de su población en la zona.

*N. entemedor* presenta tallas de madurez a los 58.5 cm de longitud total (LT) y presenta una fecundidad relativamente alta (1-20 crías). Un análisis multiespecífico que evaluó la productividad biológica, indica que la fragilidad de esta especie es baja, por lo que se cree que tiene una mayor resistencia y una mejor capacidad de respuesta ante regímenes de pesca intensos y prolongados (Salomón-Aguilar, 2015; Burgos-Vázquez *et al.*, 2017). Sin embargo, debido a que las pesquerías artesanales mexicanas capturan con mayor frecuencia hembras grávidas, puede ser que la especie sea vulnerable a la sobreexplotación (Villavicencio-Garayzar & Bizzarro, 2009).

Aunque en México se cuenta con el Plan de Acción para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines (CONAPESCA-INP, 2004) así como con la NOM-029-2006, y un periodo de veda anual (del 1 de mayo al 31 de julio) para elasmobranquios (DOF, 2010; 2012), no se han implementado planes de manejo formales y específicos, por lo que es necesario determinar el grado de vulnerabilidad de *R. steindachneri* y *N. entemedor* con la finalidad de conocer el estado actual de sus poblaciones y así mantenerlas en niveles óptimos mediante la generación de medidas para una explotación sustentable.

## **OBJETIVOS**

### **General**

Comparar el estado de las poblaciones de *R. steindachneri* y *N. entemedor* a partir de la estructura de edades y de sus atributos poblacionales para evaluar la capacidad de respuesta y vulnerabilidad a los efectos de la pesca.

## **Particulares**

- Construir las tablas de vida (de tipo estática) correspondientes para las especies sujetas a estudio.
- Estimar los parámetros demográficos de *R. steindachneri* y *N. entemedor* a partir de los rasgos de historia de vida de las hembras de cada especie.
- Construir los modelos demográficos para determinar el crecimiento poblacional en ambas especies.
- Identificar la edad, el estado de desarrollo y las tallas más importantes para la sostenibilidad de las poblaciones de *R. steindachneri* y *N. entemedor*.
- Determinar las tasas instantáneas de mortalidad por pesca ( $F$ ) y tasa total ( $Z$ )
- Evaluar la vulnerabilidad de las poblaciones de las especies en cuestión, mediante aproximaciones metodológicas como el potencial de recuperación.

## **HIPÓTESIS**

Considerando que las especies sujetas a estudio cuentan con atributos de historia de vida relativamente diferentes, llámese: longevidad, edad de madurez, tallas de madurez y número de embriones; se espera que a través de tablas de vida y modelos demográficos se evidencie la diferencia en su capacidad para recuperar sus poblaciones ante presión por pesca o presiones ambientales, siendo relativamente más limitada en *R. steindachneri* que en *N. entemedor*, pero ambas susceptibles a sobreexplotación.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

La Bahía de La Paz, BCS, es el cuerpo de agua costero más grande y profundo del Golfo California, ubicado en la zona suroeste del mismo. Presenta aproximadamente 80 km de largo y 35 km de ancho, con una extensión aproximada de 2000 km<sup>2</sup>. La Bahía de la Paz se encuentra separada del Golfo por una proyección peninsular al norte y por el complejo insular Espíritu Santo-La Partida.

La comunicación de la Bahía con el Golfo ocurre a través de la boca Norte, parte más profunda y amplia localizada al norte, mientras que la parte sur se conecta por medio del Canal de San Lorenzo, el cual es más somero y estrecho. La bahía tiene un gradiente batimétrico con zonas someras al sur (de hasta 10 m) y más profundo al norte, alcanzando los 450 m en la Cuenca Alfonso (Martínez-Flores *et al.*, 2006; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). Los niveles interanuales de temperatura muestran dos estaciones: durante invierno-primavera (diciembre-mayo) ocurre el enfriamiento de las aguas superficiales con temperaturas de 21 a 22°C, mientras que las más elevadas se presentan en verano-otoño (junio-noviembre) y van de 27 a 31°C (Martínez-Flores *et al.*, 2006).

La boca del Canal de San Lorenzo es la zona donde se presenta un flujo y refluo de corrientes bien definido y constante (Obeso-Nieblas, 1993). Además, se ha documentado una circulación ciclónica generada por el agua entrando a la bahía a lo largo de la costa este de la península (frente a Cabeza de Mechudo) y saliendo de la misma por el lado oriental, del lado del complejo insular Espíritu Santo-La Partida (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). De acuerdo con Avilés-Agúndez (2004) la productividad primaria en la Bahía de La Paz se ve influenciada por procesos como vientos, mareas, corrientes y afloramientos, y es relativamente baja de septiembre a febrero y alta de marzo a agosto). Dentro de la Bahía de la Paz, se encuentran “campo Rodríguez” ubicado al sur de la bahía (24°11'32.25"N, 110°30'09.42"W) y el “El Morrito” ubicado al sur del complejo insular Espíritu Santo (24°24'54.53"N, 110°10'47.92"W), los cuales corresponden a los lugares de muestreo de este estudio.

### **Edad y Crecimiento**

La información relativa a la edad y crecimiento para *R. steindachneri* y *N. entemedor* derivan de los trabajos de Pabón-Aldana (2016) y Mora-Zamacona (2017) respectivamente, mismos que se realizaron a partir del análisis de vértebras de organismos capturados en la zona. Algunos de los rasgos de historia de vida que se utilizaron a partir de estos estudios son: coeficiente de crecimiento (K), edad máxima, ancho de disco asintótico ( $AD_{\infty}$ ), relación peso-longitud y talla a la edad  $x$ .

Partiendo de estos datos se estimaron las edades de madurez y maternidad para ambas especies, mediante la ecuación inversa de von Bertalanffy.

$$t(L) = t_0 - \frac{1}{K} \ln\left(1 - \frac{L}{L_\infty}\right)$$

### **Biología reproductiva**

La biología reproductiva fue estimada a partir del establecimiento de escalas de madurez para ambas especies. Se cuentan también con las tallas de madurez y maternidad,  $L_{50}$  a partir de la elaboración de curvas logísticas; así como el ciclo reproductivo establecido en la zona tanto para *R. steindachneri* (Chávez-García, 2017, Burgos-Vázquez *et al.*, 2018) así como para *N. entemedor* (Burgos-Vázquez *et al.*, 2017). Los rasgos de historia de vida utilizados a partir de estos estudios fueron: talla media de madurez, talla media de maternidad, fecundidad y proporción de sexos al nacer.

### **Tablas de vida**

Se construyeron tablas de vida de tipo estático o vertical, para esto, fue necesario contar con los parámetros de historia de vida (Tabla I), previamente obtenidos a partir de las estimaciones de edades (Pabón-Aldana, 2016; Chávez-García, 2017; Mora-Zamacona, 2017; Burgos-Vázquez *et al.*, 2018). La edad máxima determinada para *R. steindachneri* es de 10 años, mientras que para *N. entemedor* es de 14 años (Pabón-Aldana, 2016; Mora-Zamacona, 2017).

**Tabla I.** Características de historia de vida de *R. steindachneri* y *N. entemedor* a partir de las cuales se desarrollaron modelos determinísticos en tablas de vida. Datos tomados de Pabón-Aldana (2016); Chávez-García (2017); Mora-Zamacona (2017); Burgos-Vázquez *et al.*, (2017; 2018).

Parámetro	Símbolo	Estimación	
		<i>R. steindachneri</i>	<i>N. entemedor</i>
Edad de madurez	$\alpha$	3 años	5 años
Fecundidad	$m_x$	1	6.6
Edad máxima observada	$\omega$	10 años	14 años
Longitud infinita/Ancho de disco infinito	$AD_\infty$ $LT_\infty$	95.34 cm AD	82.09 cm LT
Coefficiente de crecimiento	$k$	0.208	0.17
Edad hipotética cuando el ancho de disco es 0	$t_0$	-3.14	-1.99
Longitud de madurez en hembras		71.8 cm AD	57.4 cm LT

Estos datos fueron utilizados para estimar los parámetros de entrada necesarios en la construcción de las tablas de vida, en donde se tienen columnas con las edades correspondientes (hasta la edad máxima  $\omega$ ) para cada especie, se estima la sobrevivencia ( $l_x$ ) a cada edad, y a partir de la fecundidad ( $m_x$ ), se obtiene la tasa reproductiva a la edad específica ( $l_x m_x$ ) y la distribución estable por edades ( $C_x$ ). De esta manera, con ayuda del complemento informático PopTools del Software Excel (2013), los datos se procesaron y se obtuvieron los parámetros poblacionales.

### Modelos demográficos

Los modelos demográficos fueron construidos a partir de rasgos de historia de vida de las especies sujetas a estudio, entre ellos: edad máxima teórica y observada, edad media de madurez y maternidad, fecundidad a la edad, proporción sexual de los embriones al nacer, supervivencia a las edades ( $P_x$ ).

Los modelos matriciales de poblaciones son técnicas numéricas empleadas en el estudio de las poblaciones y se utilizan para calcular una tasa de crecimiento

poblacional finita asintótica (denotado por  $\lambda$ ) y el tiempo de generación. De esta manera, estas dos piezas de información (la supervivencia y la reproducción) se pueden utilizar para determinar el estado de las poblaciones de diferentes especies (Fujiwara & Díaz-López, 2017). Estos modelos se pueden clasificar en modelos estructurados por edad (Matriz de Leslie; Leslie, 1945) donde se agrupan a los organismos por grupos de edad. Estos se desarrollaron utilizando estimaciones empíricas de fecundidad, longevidad y madurez para proyectar parámetros de crecimiento de la población y posibles respuestas a la mortalidad por pesca.

El modelo matricial de población estructurado por edades (Matriz de Leslie) está dado por:

$$A = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & \dots & f_{(n)} & f_{(1)} \\ P_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & P_{(n)} & 0 \end{bmatrix}$$

Donde:  $P_x$  representa la supervivencia específica a la edad y  $f_x$  representa la fertilidad anual a la edad.

### Parámetros poblacionales

Se estimaron los parámetros poblacionales correspondientes a la tasa neta reproductiva ( $R_0 = \sum_{x=0}^w l_x m_x$ , número de crías hembra que tiene una hembra a lo largo de su vida); tiempo de generación ( $T = \frac{\ln(R_0)}{r}$ , en años; tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas); la tasa intrínseca de crecimiento poblacional basada en la ecuación de Euler-Lotka ( $\sum_{x=0}^w l_x m_x e^{-rx} = 1$ ), o bien con la ecuación en función de la tasa neta reproductiva ( $r = \frac{\ln R_0}{T}$ , en años<sup>-1</sup>); la tasa finita o anual de incremento ( $\lambda = e^r$ ); tasa de duplicación poblacional ( $t \times 2 = \frac{\ln 2}{r}$ , en años; que se refiere al tiempo necesario para que la población se duplique); distribución de edades estable ( $Cx = \frac{e^{-rx} l_x}{\sum_{x=1}^w e^{-rx} l_x}$ ; alcanzada cuando la proporción de individuos en diferentes edades se mantiene constante); esperanza media de vida para hembras a la edad  $x$  ( $e_x$ , en años); así como el valor reproductivo para hembras a la edad  $x$

( $Vx = \frac{e^{rx}}{l_x} \sum_{y=x}^w e^{-ry} l_y m_y = m_x + \frac{V_{x+1} P_x}{e^r}$ , número de hembras que quedan por nacer a cada hembra a la edad  $x$ ).

### Tasas de mortalidad y supervivencia

Se calcularon tasas de mortalidad natural ( $M$ ) a través de seis métodos diferentes, entre los que se incluyen versiones independientes de la edad (Hoenig, 1983; Jensen, 1996), así como dependientes de la edad (Peterson & Wroblewsky, 1984; Chen & Watanabe, 1989). Cabe aclarar que en el caso del método de Hoenig (1983), se utilizó la relación desarrollada a partir de la combinación de los métodos empleados para cetáceos, moluscos y peces teleósteos. Asimismo, las probabilidades de supervivencia por edad ( $l_x$ ) se determinaron de manera indirecta a partir de los métodos mencionados para la mortalidad natural ( $M$ ) (Simpfendorfer, 2004b; Smith *et al.*, 2008; Tabla II).

**Tabla II.** Métodos y ecuaciones utilizadas para calcular través de 6 métodos indirectos, las mortalidades naturales ( $M$ ) aplicados en ambas especies de estudio.

<b>Método</b>	
<b>Independientes de la edad</b>	
Hoenig (1983)	$\ln Z = 1.44 - 0.982 \ln t_{max}$
Jensen (1996)	$M = 1.65/\omega_m$
	$M = 1.5k$
	$M = 1.60k$
<b>Dependientes de la edad</b>	
Peterson & Wroblewsky (1984)	$M_w = 1.92w^{-.025}$
Chen & Watanabe (1989)	$M(t) = \frac{k}{1 - e^{-k(t-t_0)}}, t \leq t_m$
	$M(t) = \frac{k}{a_0 + a_1(t - t_m) + a_2(t - t_m)^2}, t \geq t_m$

Donde  $t_{max}$  corresponde a la edad máxima observada;  $\omega_m$  a la edad de madurez,  $K$  al parámetro de von Bertalanffy;  $w$  al peso de los organismos.

Las tasas de mortalidad total ( $Z$ ) se calcularon mediante tres métodos diferentes, empleando la propuesta de Beverton & Holt (1956), por medio de la ecuación que incluye la composición de edades:

$$Z = \frac{1}{\bar{t} - t'},$$

Donde,  $\bar{t}$  corresponde a la edad promedio y  $t'$  a la edad menor que con la que se cuenta registro. Asimismo, si se tiene un elevado número de datos de frecuencia por clases de longitud de cierto recurso, con un cierto arte de pesca,  $Z$  puede ser estimada a partir de la talla media de las capturas, donde  $L_\infty$  y  $k$  son parámetros de la ecuación de von Bertalanffy;  $\tilde{L}$  es la longitud media de la captura estimada a partir de tallas mayores;  $L'$  se refiere a la longitud de los organismos más pequeños que están relativamente bien representados en las capturas.

$$Z = \frac{K(L_\infty - \tilde{L})}{\tilde{L} - L'}$$

El método de Heincke (1913), estima la supervivencia a partir de las abundancias de las capturas, en este caso las abundancias fueron tomadas de los grupos de edad, la sumatoria de ellas deriva en la supervivencia y aplicando logaritmo natural se obtiene la mortalidad total  $Z$

$$S = \frac{\sum N - N}{\sum N}; \quad Z = -\ln S$$

Representa una ventaja tener las tasas instantáneas de mortalidad total ( $Z$ ) y natural ( $M$ ) ya que estas pueden ser sumadas o restadas. Lo cual quiere decir que tenemos:

$$Z = M + F \text{ (Sparre & Venema, 1998),}$$

donde  $F$  es la tasa instantánea de mortalidad por pesca;

por lo cual al tener  $M$  y  $Z$ ,  $F$  puede ser estimada como  $F = Z - M$ .

Finalmente, una vez que se dispone de los valores de  $M$  y  $F$ , se puede obtener la tasa de explotación ( $E$ ), que se calcula a partir de la siguiente ecuación

$$E = \frac{F}{F + M}$$



Misma que permite tener una estimación a grandes rasgos acerca de si el recurso es objeto de sobrepesca o no. El valor óptimo de E, es aproximadamente igual a 0.5, este se basa en el acierto según el cual el rendimiento sostenible se encuentra optimizado cuando  $F \approx M$  (Gulland, 1971).

Todos estos datos fueron procesados en hojas de Excel (2003) para realizar los cálculos correspondientes.

### **Análisis de elasticidad y sensibilidad**

Los análisis de elasticidad se realizaron para evaluar la contribución proporcional de los cambios en la supervivencia y la reproducción de las especies, en la tasa de crecimiento de sus poblaciones,  $\lambda$  (Caswell, 2001). A partir de las tablas de vida, y con ayuda del complemento PopTools en Excel (2013), se incorporaron los elementos necesarios para obtener las elasticidades individuales ( $e_{ij}$ ) y se calcularon de acuerdo con lo establecido por Kroon *et al.*, (1986) y Ebert (1990).

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{v_i w_j}{(w, v)}$$

Donde  $a_{ij}$  es el elemento que corresponde a la fila  $i$  de la columna  $j$  (esto refiere a la notación de la matriz y tabla de vida);  $\lambda$  corresponde a la tasa finita de incremento poblacional,  $v_i$  es el valor de la fila  $i$  en la columna de valor reproductivo ( $Vx$ ),  $w_j$  es el valor de la fila  $j$  en la columna de distribución de edad estable ( $Cx$ ) y  $(w, v)$  es el producto escalar de elementos en las distribuciones  $Cx$  y  $Vx$ . Los valores de elasticidad referentes a la fertilidad se calcularon a partir de la suma de las columnas de fertilidad (que corresponden también a la fila de fertilidad en la notación de la tabla de vida). Debido a que se utilizó un censo de tipo *pre-breeding*, la suma se refiere al producto de fecundidad específica a la edad  $x$  y a la supervivencia de edad 0 (Caswell, 2001). Las elasticidades de la supervivencia juvenil y adulta se resumieron en todas las clases de edad y se realizó un ajuste que evidenciara que ambas etapas están relacionadas en la edad promedio de reproducción (Heppel *et al.*, 1999; Cortés, 2002; Smith *et al.*, 2008).

Caswell (1978) considera la sensibilidad del crecimiento poblacional a pequeños cambios en las probabilidades de nacimiento, supervivencia y migración para una clasificación poblacional arbitraria (sea por edad, estadio o tamaño). Los parámetros del ciclo de vida específico de la etapa se expresan en un sistema de tiempo discreto de ecuaciones diferenciales lineales, cuyo autovalor (“*eigenvalue*”) dominante define la tasa de crecimiento de la población. La sensibilidad de este “*eigenvalue*” a la producción de clase *i* por individuos de la clase *j* es proporcional al producto del valor reproductivo de la etapa *i*, y a la abundancia de la etapa *j* en la distribución estable de la etapa.

### **Potencial de recuperación**

El potencial de recuperación se calculó a partir de las mortalidades obtenidas para cada una de nuestras especies de estudio. Es una medida que se relaciona con la capacidad de resiliencia de cierta especie y es útil como complemento para comprender y evaluar el estado de las poblaciones explotadas.

Se utiliza un procedimiento de tres pasos, donde se aproxima un nivel de presión de pesca similar al rendimiento máximo sostenible (RMS), elegido en este método, como el doble de la tasa de mortalidad natural, o como la reducción a aproximadamente la mitad del tamaño de la población virgen) y de esta manera, se puede estimar el efecto de dicha mortalidad en las productividades intrínsecas de ambas especies, cada una de estas, imitadas propiamente por la combinación de tres variables básicas de su historia de vida (fecundidad media, edad de madurez y edad máxima; Smith *et al.*, 1998).

El procedimiento, se deriva a partir de la ecuación de Euler Lotka

$$\sum_{x=\alpha}^w l_x e^{-rx} m_x = 1 \quad (1)$$

El potencial de recuperación se calcula para una mortalidad dada y es necesario conocer la edad de madurez de la especie y la mortalidad natural (*M*). Para poder estimar dicho potencial Smith *et al.*, (1998) propusieron tres escenarios:

*Escenario 1.* La tasa neta reproductiva  $R_0$  es descrita para una población donde no hay pesca, hablando en términos de supervivencia a la edad promedio de madurez. La tasa neta reproductiva se representa en los volúmenes descritos en la Fig. 4. Referente a  $l_x$  es descrita en términos de supervivencia a la edad de madurez  $\alpha$  ( $l_\alpha$ )

$$l_x = l_\alpha(l_x/l_\alpha) = l_\alpha e^{-M(x-\alpha)},$$

para  $x \geq \alpha$  y donde  $M$  es la mortalidad natural instantánea. A partir de las edades máximas estimadas, en nuestro caso, estas edades están dadas por los estudios previos de edad y crecimiento (Aldana, 2016; Mora-Zamacona, 2017), la ecuación (1) ahora se representa de la siguiente forma

$$l_\alpha = \sum_{z=\alpha}^w e^{-M(x-\alpha)} e^{-rx} m_x = 1 \quad (2)$$

En los estudios comunes de demografía,  $m_x$  combina la proporción de crías hembras a la edad  $x$  con las hembras jóvenes producidas por una hembra a esa edad. Sin embargo, es difícil conocer estos datos con certeza en organismos como los elasmobranchios y en otras especies, por esta razón,  $m_x$  se sustituye por una constante  $b$  que representa el valor promedio de embriones (hembra) que tiene una hembra, asimismo, se asume que todas las hembras son igual o mayores que  $\alpha$ , la edad al 50% de madurez, por lo tanto, la ecuación 2 toma la siguiente forma:

$$l_\alpha b \sum_{x=\alpha}^w e^{-M(x-\alpha)} e^{-rx} = l_\alpha b e^{M\alpha} \sum_{x=\alpha}^w e^{-(M+r)x} = 1$$

Simplificado, esto se convierte en

$$e^{-(M+r)\alpha} + l_\alpha b e^{r\alpha} [1 - e^{-(M+r)(w-\alpha+1)}] = 1 \quad (3)$$

La ecuación (3) es una forma simplificada de la ecuación de Lotka a partir de la cual  $r$  puede ser estimada utilizando los cinco parámetros de la historia de vida, que son: la edad en la madurez  $\alpha$ , edad máxima  $\omega$ , mortalidad natural instantánea del adulto  $M$ , promedio de crías hembras por hembra adulta  $b$ , y supervivencia hasta la edad a madurez  $l_\alpha$ .

*Escenario 2.* En el segundo escenario se determina la supervivencia de los pre-adultos cuando estos tienen una mortalidad  $Z=F+M$  en todas las edades por encima de  $a$ , en este caso se agrega la mortalidad por pesca  $F=M$ . Esto se hace para crear una aproximación de la población en su rendimiento máximo sostenible (*RMS*), es decir aproximadamente a la mitad del tamaño del stock virgen (Gulland, 1970).

Dicho esto, en el presente modelo, la compensación se produce únicamente en la supervivencia pre-adulta. Cuando la mortalidad por pesca ( $F$ ) se aplica a una población, la mortalidad adulta total aumenta de  $M$  a  $Z$ , y esto disminuye el tamaño de la población adulta y por ende, la producción reproductiva.

Entonces, la disminución esperada en la tasa intrínseca de crecimiento de la población ( $r$ ) se compensa en parte por un aumento en el que afecta el nivel realmente alcanzado de  $r$ . Si se conociera este nivel  $r$  real, el aumento del nivel  $l_\alpha$  (designado  $l_{\alpha,z}$ ) podría encontrarse a partir de la ecuación de Lotka, que debe mantenerse a largo plazo.

Podemos resolver para  $l_{\alpha,z}$  estableciendo  $r = 0$ , es decir, asumimos que la mortalidad  $Z$  (incluida la mortalidad por pesca  $F$ ) es sostenible. Así podemos encontrar la supervivencia pre-adulta necesaria para que la población esté en equilibrio estacionario (ni aumentando ni disminuyendo a través del tiempo). Por lo tanto, la ecuación (3) con  $r = 0$ , mortalidad  $Z$ , y  $l_\alpha = l_{\alpha,z}$  se convierte en:

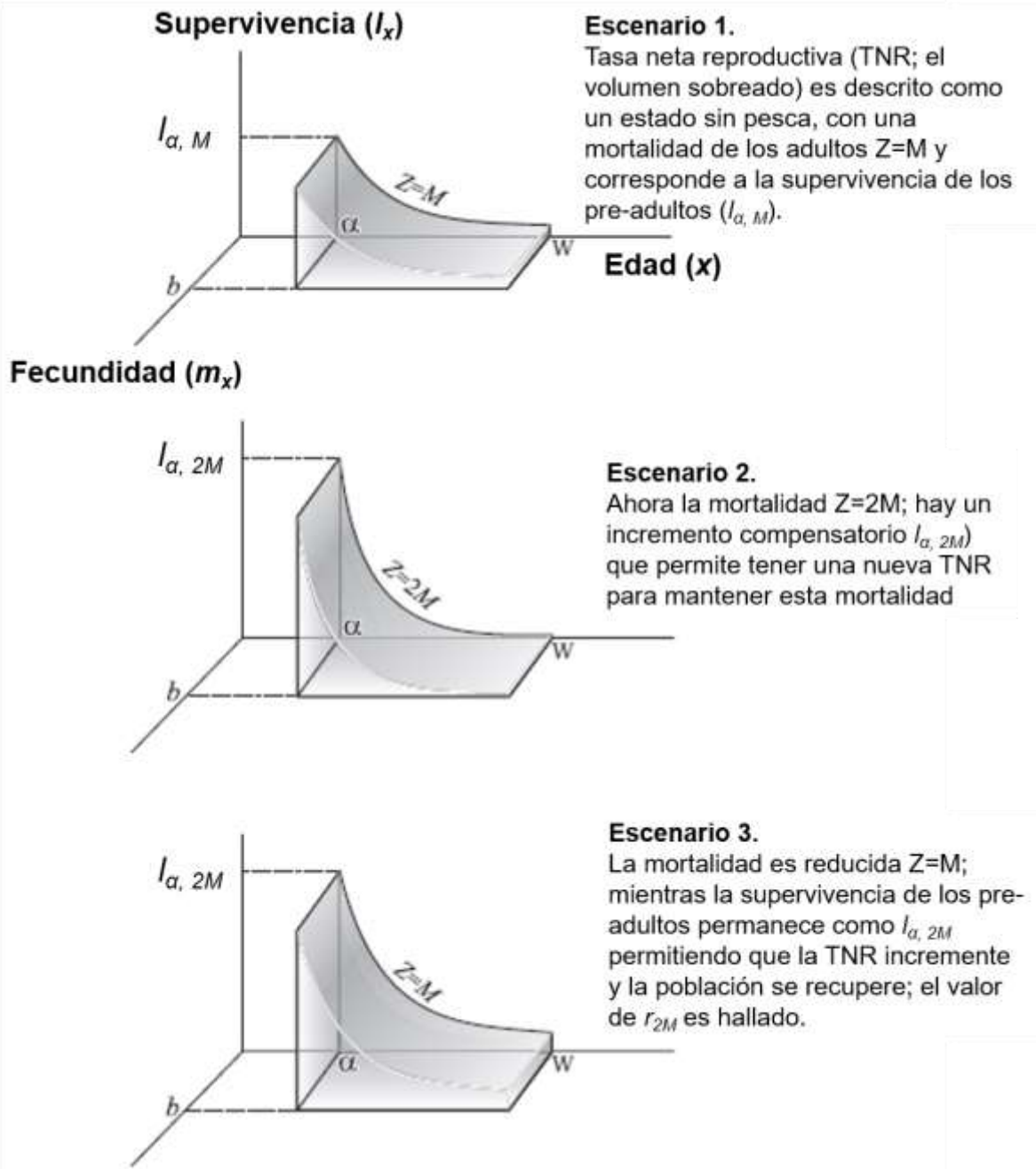
$$e^{-Z} + l_{\alpha,z} b [1 - e^{-Z(w-\alpha+1)}] = 1 \quad (4)$$

Para cada  $l_{\alpha,z}$  se puede determinar, mediante una solución directa, un nivel conocido de  $Z$ . Se debe tener cuidado en el valor de  $Z$  elegido, éste debe ser una estimación viable de un nivel sostenible de la población. Además, se debe considerar que  $l_{\alpha,z}$  ya incluirá la compensación necesaria por cualquier mortalidad por pesca  $F$  que sufran los pre-adultos.

*Escenario 3.* El potencial de recuperación del aumento de la población (que depende del conjunto de las características únicas para cada especie) es determinado removiendo la mortalidad por pesca.

La población reducida en  $Z$  con supervivencia pre-adulta compensada  $l_{\alpha,Z}$  puede permanecer estacionaria y mantener la mortalidad por pesca  $F$  ya que posee cierto potencial inherente y mejorado para aumentar  $r$ , debido al aumento en  $l_{\alpha}$ . Se puede encontrar ésta tasa eliminando  $F$ , de modo que  $Z$  vuelva a ser igual a la mortalidad natural  $M$  y luego se determina qué tan rápido crece la población. Entonces, el crecimiento adquiriría una tasa  $r$  (designada como  $r_Z$ ) en la medida en que  $l_{\alpha,Z}$  y los demás parámetros permanezcan constantes (esto es posible si todo el crecimiento excedente se desvía a otra parte, por ejemplo, a una pesquería, de modo que la densidad de población no se vea afectada, es decir, no aumente). Se debe considerar que la tasa de aumento obtenida hace referencia al crecimiento en números más que al crecimiento en biomasa. La  $r_Z$  actual actúa como una medida de productividad potencial en cuanto al tamaño de la población, misma que es determinada por  $Z$  y se puede encontrar  $r_Z$  a partir de la ecuación 3, después de sustituir la estimación de  $l_{\alpha,Z}$  para  $l_{\alpha}$  (en donde  $Z=2M$ ) encontrada a partir de la ecuación 4. Así, se determina el potencial intrínseco de recuperación  $r_{2M}$ , que es una medida fundamental e integradora del potencial de crecimiento de una población, y se puede utilizar para comparar especies.

A continuación, se muestran de manera esquemática los tres escenarios para calcular el potencial intrínseco de recuperación (Fig. 4).



**Figura 4.** Escenarios para determinar el potencial de recuperación de una población ( $r_{2M}$ ) basado en los cambios inducidos por la mortalidad sobre la tasa neta reproductiva ( $\sum I_x m_x$ ).  $b$  indica la fecundidad/2 promedio de una hembra (crías hembras/hembra adulta). (Tomado de Smith *et al.*, 1998).

## RESULTADOS

### Edades

La edad de madurez y maternidad para *Narcine entemedor* fueron estimadas en 5.07 años y 6.62 años, mientras que para *Rhinoptera steindachneri* fueron 3.57 años y 7.02 años; respectivamente.

### Mortalidad natural y sobrevivencia

Los valores estimados de mortalidad natural para *N. entemedor* oscilaron entre 0.117 y 0.528 año<sup>-1</sup> (Tabla III). El valor de mortalidad natural estimado más alto para *N. entemedor* fue el obtenido a través del método de Peterson & Wroblewski (1984), mientras que el valor más bajo fue estimado con el método de Jensen (1996). En el caso de *R. steindachneri* los valores de mortalidad natural estimados oscilaron entre 0.189 y 0.461 año<sup>-1</sup>, el valor más alto corresponde a la mortalidad estimada a través del método de Jensen (1996), el valor de mortalidad estimado más bajo fue con el método de Peterson & Wroblewski (1984). Las estimaciones de supervivencia específicas a la edad, fueron dadas por los valores derivados de los métodos de Peterson & Wroblewski (1984) y Jensen (1996). Las tasas de supervivencia  $S_x$  en *N. entemedor* variaron desde 0.039 hasta 0.922 año<sup>-1</sup> y para *R. steindachneri* de 0.0055 año<sup>-1</sup> hasta 0.232 año<sup>-1</sup>.

**Tabla III.** Mortalidad natural ( $M$ ) estimada para *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri* basada en 6 métodos indirectos.

Método	M (año <sup>-1</sup> )	
	<i>N. entemedor</i>	<i>R. steindachneri</i>
<b>Independientes de la edad</b>		
Hoening (1983)	0.316	0.4505
Jensen (1996)	0.117	0.461
	0.255	0.312
	0.272	0.332
<b>Dependientes de la edad (edad específica)</b>		
Peterson & Wroblewski (1984)	(0.231-0.528)	(0.189-0.323)
Chen & Watanabe (1989)	(0.198-0.426)	(0.274-0.453)

### Proyecciones de población

El modelo determinístico proyectó un crecimiento de la población ( $\lambda$ ) para *N. entemedor* de ~20% ( $\lambda=1.205$  año<sup>-1</sup>) anualmente; y para *R. steindachneri* un crecimiento poblacional de 0.03% ( $\lambda=1.00038$  año<sup>-1</sup>), lo anterior, con base en los parámetros de entrada más conservadores (Tabla I,II). A continuación, se muestran los parámetros poblacionales obtenidos (Tabla IV) a partir de los valores de mortalidad estimados con cada uno de los diferentes métodos de mortalidad utilizados. En el caso de *N. entemedor* los resultados más realistas, en cuanto a sus características de historia de vida corresponden aquellos donde la mortalidad fue estimada por el método de Jensen (1986), para *R. steindachneri* el valor de mortalidad utilizado para la estimación de los parámetros poblacionales fue el obtenido a través del método de Peterson y Wroblewski (1984); en ambos casos los valores de mortalidad utilizados corresponden al límite inferior estimado.

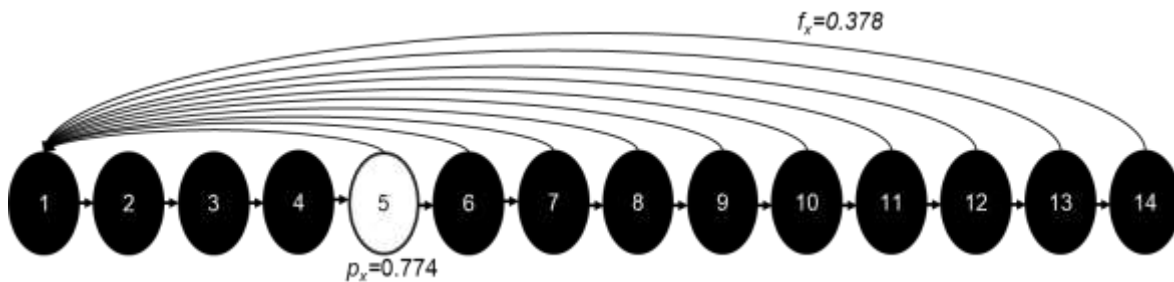


**Tabla IV.** Parámetros poblacionales estimados. Tasa neta reproductiva ( $R_0$ ), tiempo generacional ( $G$ ), tasa de incremento poblacional ( $r$ ), tiempo de duplicación de la población ( $tx2$ ) y tasa finita de incremento poblacional ( $\lambda$ ).

Método	$R_0$	$G$	$r$	$tx2$	$\lambda$
<b><i>Narcine entemedor</i></b>					
Hoening (1983)	2.3997	7.2470	0.1260	5.5	1.1343
Jensen (1996)	3.7769	7.5958	0.1871	3.7033	1.2058
Peterson & Wroblewski (1984)	2.4664	7.6280	0.1241	5.5839	1.1321
Chen & Watanabe (1989)	3.8255	7.7694	0.1847	3.7528	1.2028
<b><i>Rhinoptera steindachneri</i></b>					
Hoening (1983)	0.3470	4.5332	-0.2334	-3.2147	0.8060
Jensen (1996)	0.6709	5.0121	-0.0796	-8.9817	0.9257
Peterson & Wroblewski (1984)	1.0021	5.4763	0.000384	1802.18	1.00038
Chen & Watanabe (1989)	0.5384	5.0391	-0.1228	-5.9294	0.8896

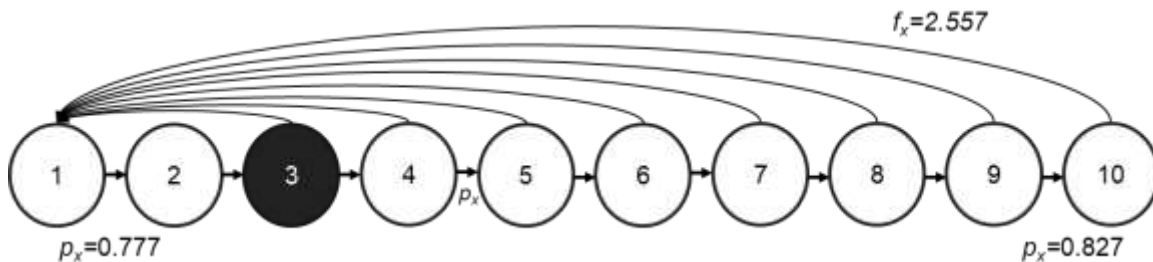
Los modelos demográficos desarrollados tanto para *N. entemedor* como para *R. steindachneri* permiten visualizar de forma sintética las edades en que las hembras maduras comienzan a contribuir con nuevos individuos a la población durante su permanencia en esta etapa. Enseguida, se muestran los ciclos de vida para ambas especies. En el caso de *N. entemedor*, de acuerdo con la edad de madurez estimada (~5 años), se puede observar que a partir de esa edad las hembras comienzan a aportar organismos a la población, contribuyendo hasta la edad máxima reportada (14 años). Los valores de fertilidad prácticamente no cambian a través de la ontogenia de la especie ( $f_x=2.557$ ), asumiendo que durante todos los

años van a aportar la misma cantidad de hembras a la población, mientras que los valores de supervivencia específica se mantienen en  $p_x=0.774$  (Fig. 5).



**Figura 5.** Ciclo de vida de *N. entemedor*, obtenido a partir del modelo estructurado por edades, Modelo de Leslie.

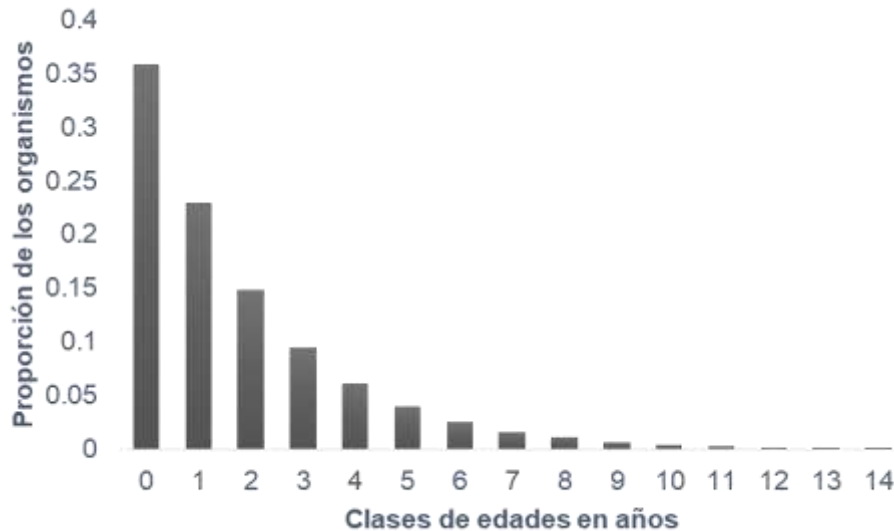
Para *R. steindachneri*, el ciclo de vida nos muestra, que, a partir de la edad de madurez estimada (3 años), las hembras comienzan a aportar organismos a la población, permaneciendo así hasta su edad máxima reportada (10 años). Los valores de fertilidad ( $f_x$ ) se mantuvieron en 0.378, mientras que los de supervivencia específica ( $p_x$ ) oscilaron entre 0.777 y 0.8270.



**Figura 6.** Ciclo de vida de *R. steidachneri*, obtenido a partir del modelo estructurado por edades, Modelo de Leslie.

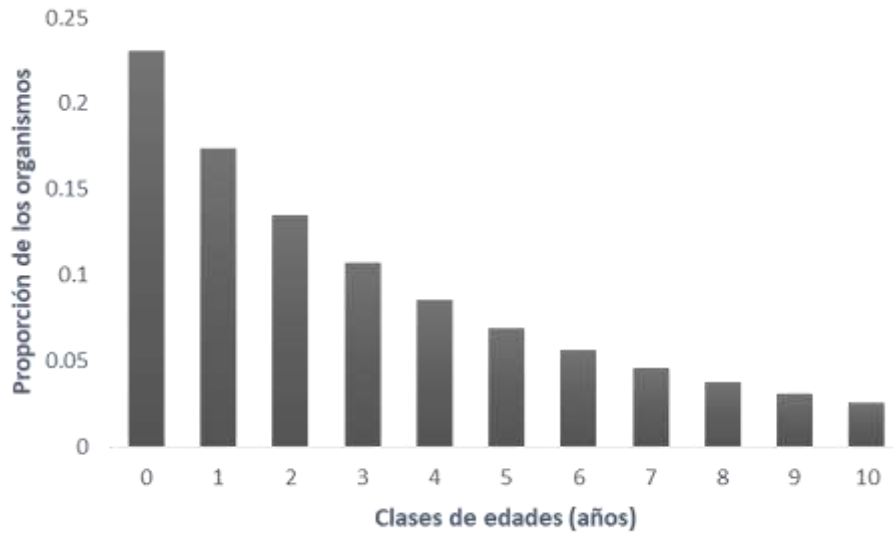
Asimismo, los modelos demográficos nos permiten visualizar a grandes rasgos, la distribución estable por edades. En términos generales, los modelos demográficos muestran la progresión de organismos de un determinado grupo de edad a grupos de edades posteriores lo largo de su vida. En las Figuras 7 y 8 se muestran distribuciones de edades estables obtenidas para *N. entemedor* y *R. steindachneri* a partir de los modelos más conservadores.

En la predicción estable por edades para *N. entemedor*, se puede observar que la proporción de organismos comienza en aproximadamente 0.35 y en el primer año desciende hasta aproximadamente 0.23, a partir de esta clase de edad, la reducción es paulatina y la disminuye más lento a partir de las clases de edad 4 y 5, básicamente podemos ver como la proporción de organismos juveniles es mayor que la de organismos adultos (Fig. 7).



**Figura 7.** Predicción de la distribución estable por edades determinada a partir del método de Jensen (1996) para *N. entemedor*.

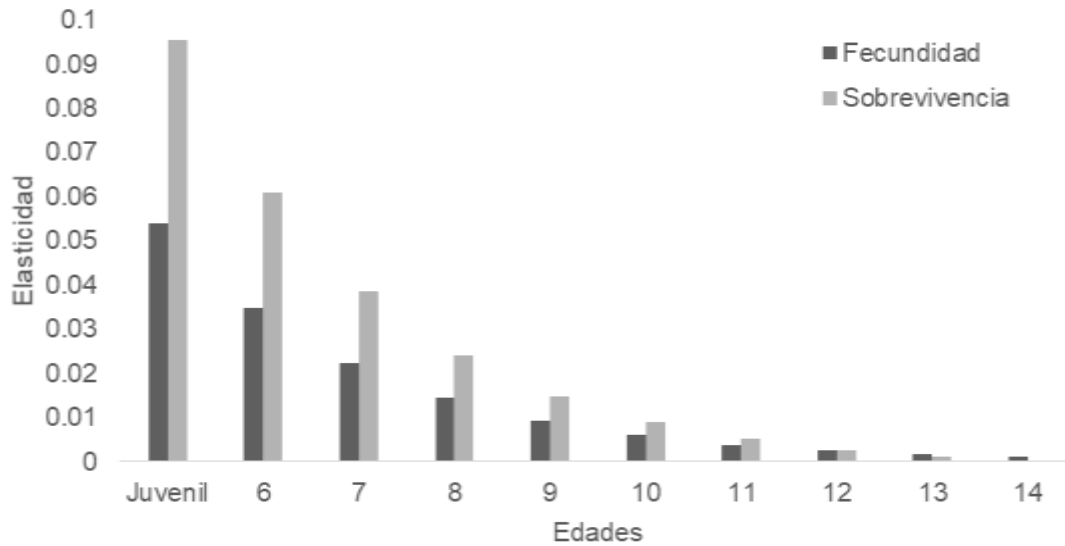
La estructura de edades estable de *R. steindachneri* comienza con una proporción del 20% del grupo de edad 0, misma que va disminuyendo de forma paulatina en los grupos de edades posteriores, hasta llegar a aproximadamente el 5% en el grupo de edad 5, posterior a esta clase de edad, las proporciones de individuos en clases siguientes, disminuyen gradualmente. Se puede ver que existen individuos de todas las clases de edad representados (Fig. 8).



**Figura 8.** Predicción de la distribución estable por edades determinada a partir del método de Peterson & Wroblewski (1984) para *R. steindachneri*

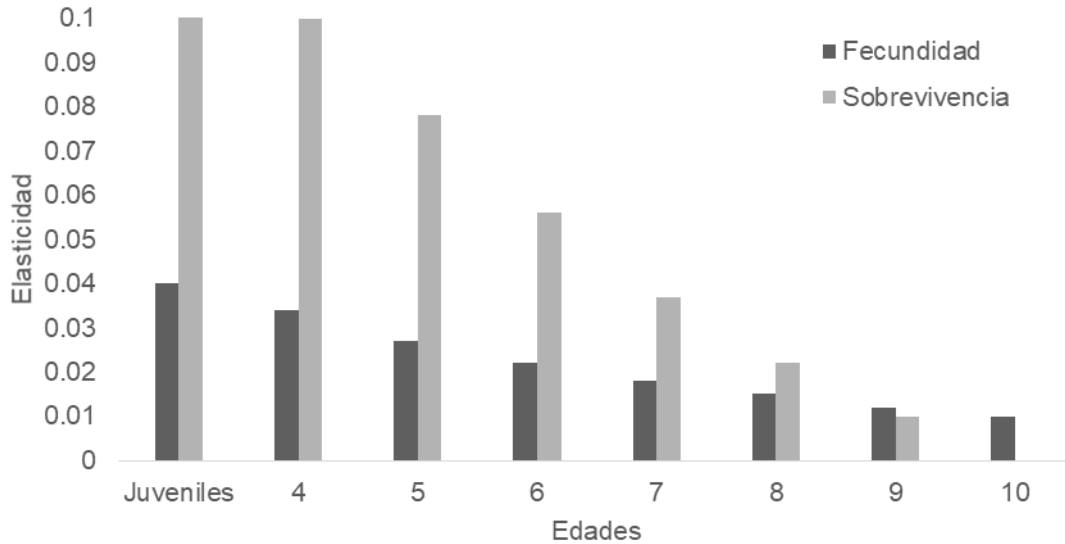
### Elasticidad

Las estimaciones de elasticidad indican que las tasas de crecimiento de la población de *N. entemedor*, es más sensible a cambios en la supervivencia de las etapas juveniles (edades de 1-5;  $S_x=0.599$ ) que la de los adultos (6-14  $S_x=0.25$ ); o incluso que los cambios en la fertilidad (0.149; Fig. 9; Tabla V).



**Figura 9.** Elasticidad que se presenta en las edades de *N. entemedor*, los juveniles se tomaron del año 1 al 5 y los adultos corresponden a las clases de edad de la 6 a la 14.

Por otra parte, las estimaciones de elasticidad en *R. steindachneri* mostraron que el crecimiento de la población está influenciado en mayor medida por la supervivencia de los estadios adultos ( $S_x=0.45$ ) que de los juveniles ( $S_x=0.36$ ) y que la fertilidad ( $S_x=0.18$ ; Fig. 10; Tabla V), es decir que la tasa de crecimiento de la población también es sensible a cambios en la tasa de supervivencia de juveniles, menos que en adultos (entre 4 y años)



**Figura 10.** Elasticidad que se presenta en las edades de *R. steindachneri*, los juveniles se tomaron del año 1 al 3 y los adultos corresponden a las clases de edad de 4 a 10 años.

Las elasticidades calculadas pueden ser sintetizadas en dos grandes grupos: juveniles y adultos, mediante de la sumatoria de las elasticidades de las clases de edad, estos valores se muestran en la Tabla IV.

**Tabla V.** Valores de los patrones de elasticidad donde se evidencian los estadios más sensibles en *N. entemedor* y *R. steindachneri*.

Elasticidades	<i>N. entemedor</i>	<i>R. steindachneri</i>
Juveniles	0.599	0.365
Adultos	0.251	0.452
Fertilidad	0.149	0.182

### Estimación de mortalidad total, mortalidad por pesca y tasas de explotación

Al emplear los tres métodos para calcular la mortalidad total (Z), se obtuvieron valores relativamente bajos oscilando desde -0.008 hasta 0.17 para *N. entemedor* y entre -0.007 hasta 0.5 en el caso de *R. steindachneri* (Tabla VI).

**Tabla VI.** Estimaciones de mortalidad total a partir de tres métodos

<b>Método</b>	<b><i>N. entemedor</i></b>	<b><i>R. steidachneri</i></b>
Beverton & Holt (1956) Composición por edades	0.17	0.5
Beveron & Holt (1956) Composición por tallas	0.14	0.1
Heincke (1913)	-0.008/-0.19	-0.007/-0.0284

A partir de dichas estimaciones y contando con estimaciones de la mortalidad natural ( $M$ ) para cada especie, fue posible estimar la mortalidad por pesca, obteniendo mortalidades muy bajas o incluso negativas. Derivado de esto tenemos que las tasas de explotación son sumamente bajas o incluso negativas (Tabla VII).

**Tabla VII.** Estimaciones de mortalidad por pesca ( $F$ ) y estimación de la tasa de explotación ( $E$ ) para *N. entemedor* y *R. steindachneri*.

	Método (M)	F		E	
		Z=0.14	Z=0.17	Z=0.14	Z=0.17
<b><i>Narcine entemedor</i></b>		0.02867	0.0525	0.1956	0.308
	Jensen (1996)	-0.1084	-0.084	-0.7402	-0.496
		-0.1254	-0.101	-0.8563	-0.596
	Hoening (1983)	-0.1696	-0.145	-1.1575	-0.855
	Peterson &		-0.35/-		-2.10/-
	Wroblewski (1984)	-0.084/-0.38	0.006	-2.60/-0.09	0.386
	Chen & Watanabe (1989)	-0.28/-0.05	-0.174/-- 0.25	0.35/-1.91	- 1.504/- 0.16
		Z=0.1	Z=0.5	Z=0.1	Z=0.5
<b><i>Rhinoptera steindachneri</i></b>		-0.3670	0.038	-3.8732	0.076
	Jensen (1996)	-0.2173	0.187	-2.2932	0.375
		-0.2381	0.167	-2.5128	0.334
	Hoening (1983)	-0.3557	0.04	-3.7541	0.09
	Peterson &	-0.095/ -	0.17-	-1.004/-	0.35-
	Wroblewski (1984)	0.22	0.31	2.41	0.62
	Chen & Watanabe (1989)	-0.17/ -0.35	0.14- 0.21	-1.89/-3.78	0.09- 0.43



## Potencial de recuperación

Para *R. steindachneri*, se obtuvieron estimaciones desde 0.06–0.74, es nuevamente con la mortalidad estimada a partir del método de Peterson & Wroblewski el mejor  $r_{2M}$ , mientras que para *N. entemedor*, todas las estimaciones tuvieron valores muy parecidos entre si oscilando entre 0.59-0.70.

Tabla VIII. Cálculo del potencial de recuperación para *N. entemedor* y *R. steindachneri*.

<b>Método</b>	<b>1</b> <b>r1</b>	<b>2</b> <b><math>I_{\alpha 2M}</math></b>	<b>3</b> <b><math>r_{2M}</math></b>
<b><i>N. entemedor</i></b>			
Hoening (1983)	0.1246	0.1422	0.0707
Jensen (1996)	0.1849	0.1218	0.0666
Peterson & Wroblewski (1984)	0.1158	0.1319	0.0689
Chen & Watanabe (1989)	0.1856	0.1012	0.0598
<b><i>R. steindachneri</i></b>			
Hoening (1983)	-0.1908	-2.9305	0.7442
Jensen (1996)	-0.0749	-1.7588	0.5228
Peterson & Wroblewski (1984)	-0.0194	-0.7778	0.0670
Chen & Watanabe (1989)	-0.222	-1.8505	0.5448

## DISCUSIÓN

### *Mortalidad natural y sobrevivencia*

La tasa instantánea de mortalidad  $M$  es un parámetro importante de calcular en elasmobranquios para su manejo y conservación, ya que, junto a  $F$  y  $Z$  puede contribuir a la obtención de tasas de explotación y sustentar cuotas de captura. Sin embargo, su estimación de forma directa es muy complicada (Simperdorffer *et al.*, 2004b). La mayoría de las estimaciones de mortalidad indirectas, se basan en los parámetros de historia de vida usualmente conocidos, mismos que incorporan parámetros del modelo de crecimiento de von Bertalanffy que describe cambios en el crecimiento asociados a la maduración de los organismos (Simperdorffer, 1999a; Simperdorffer *et al.*, 2004b), de esta manera se pudieron utilizar parámetros de historia de vida para ser incorporados en el presente estudio, en donde los mejores modelos que describen el comportamiento de dichos parámetros tanto para *N. entemedor* como para *R. steindachneri*, son precisamente, la versión del modelo de von Bertalanffy de 3 parámetros (Pabón-Aldana, 2016; Mora-Zamacona, 2017).

La intención de obtener estimaciones precisas de mortalidad natural a través de métodos indirectos resulta complicado en poblaciones de organismos marinos, debido a la poca disponibilidad de este tipo de datos (Vetter, 1988; Simperdorffer *et al.*, 2004b). Desde la década de los años ochenta se ha puesto a prueba la certeza de las medidas de mortalidad basadas en las características de historia de vida de los elasmobranquios. Por ejemplo, las ecuaciones de regresión presentadas por Hoenig (1983) producen estimaciones de mortalidad relativamente bajas, en comparación con otras estimadas a partir de otros métodos como las curvas de captura. Se han reportado que métodos como el de Hoenig (1983) y Jensen (1996), así como otros indirectos, estiman mortalidades dentro de cierto intervalo que se apega a la realidad (Heupel & Simperdorffer, 2002), tal fue el caso de *Carcharhinus limbatus*, y *Negaprion brevirostris* (Gruber *et al.*, 2001) y en el presente estudio, para *N. entemedor*.

Hay poca información disponible sobre datos reales de la mortalidad de batoideos, por lo que se utilizan ese tipo de aproximaciones a partir de datos conocidos para tener un panorama de cómo se comportan las tasas de mortalidad y supervivencia en estos organismos (Matta & Gunderson, 2007).

Aunque las técnicas comúnmente aplicadas de estimaciones indirectas de mortalidad no necesariamente reflejan las estimaciones reales en estas especies, la alta variabilidad en las tasas de mortalidad resalta la importancia de calcular múltiples estimaciones de mortalidad, es decir, con varios métodos, y además incorporar procedimientos estocásticos para simular la incertidumbre y la variabilidad en estas tasas y poder tener ciertos intervalos que nos permitan ser más conservadores con nuestras estimaciones (Cortés, 1995; Cortés, 2002; Smith *et al.*, 2008)

Es complicado que un valor constante calculado a partir de diversas técnicas pueda incorporar adecuadamente la variabilidad que la tasa de mortalidad natural puede adoptar desde las etapas neonatales, juveniles y adultas. Las estimaciones a partir del método de Peterson & Wroblewski (1984), fueron relativamente más específicas por edad y difirieron de otros como el de Chen y Watanabe (1989), que aunque también incluye ciertos grupos de edad, no es tan puntual como el primero que incorpora pesos a la edad. Gracias a esto fue posible contar con las estimaciones de mortalidad más bajas y supervivencias altas en todos los grupos de edad en *R. steindachneri*. Smith *et al.*, (2008) sugiere que los métodos a edades específicas, proporcionan un buen ajuste y predicen acertadamente las tasas de mortalidad no solo para elasmobranquios, sino también para otros grupos de organismos, sin embargo, en elasmobranquios se ha debatido el empleo del mismo (Lorenze, 1996; Molet & Cailliet, 2002)

Los dos métodos específicos de la edad empleados en el presente estudio, generaron mayores estimaciones de supervivencia con la edad, incluso alcanzando valores relativamente constantes después de la edad de madurez para ambas especies. Los resultados evidencian, que en las clases de mayor edad la

supervivencia empieza a disminuir justo como ha sido reportado en batoideos como *H. dipterurus* (Smith *et al.*, 2008).

Sabemos que es necesario el conocimiento empírico para evaluar la precisión de cada una de las estimaciones indirectas de la mortalidad. Para el caso de *R. steindachneri* las tasas de mortalidad más bajas y cercanas a la realidad fueron estimadas con el método de Peterson y Wroblewski (1984). Dichas tasas, pueden indicar que al ser basadas en las relaciones de especies pelágicas (semipelágicas), pueden tener una aplicabilidad limitada en elasmobranquios bentónicos, como es el caso de *N. entemedor* lo que puede explicar que las mortalidades para esta última especie hayan sido mejor estimadas con el método de Jensen (1996).

Se cree que el uso de distribuciones de probabilidad alterada o los métodos de estimación de mortalidad indirecta pueden proporcionar mejores estimaciones de simulaciones demográficas ya que los métodos indirectos (determinísticos), generalmente subestiman las tasas de mortalidad real y crean una supervivencia “demasiado” optimista. Estos aspectos, junto con el crecimiento de la población resultaría mejor con estimaciones probabilísticas o métodos estocásticos (Smith, *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2008).

#### *Análisis demográficos*

En el primer escenario, donde no hay mortalidad por pesca, el crecimiento demográfico anual fue positivo (20%) para *Narcine entemedor*, basado en el modelo determinista con base en la “*supervivencia más optimista*” (Smith *et al.*, 2008). La tasa de crecimiento poblacional es considerada relativamente baja. Sin embargo, en el caso de los elasmobranquios se considera alta ya que se trata de grupos de especies con estrategias de vida tipo K (Smith *et al.*, 2008).

Para *R. steindachneri* la población se encuentra “estable” (Caswell, 2001); es considerado como un crecimiento nulo resulta preocupante que una población no crezca.

La longevidad, tiempo generacional y fecundidad difirió entre ambas especies y de estimaciones previas en otras especies, tanto del orden de los Myliobatiformes

como del orden de los Rajiformes (Barnett *et al.*, 2013). Sin embargo, pueden servir de antecedente para los batoideos en general. Tal es el caso de *H. dipterurus* donde los modelos deterministas proyectaron un crecimiento poblacional positivo (Smith, *et al.*, 2008). La tasa de crecimiento de *R. steindachneri* es comparable con la obtenida por Dulvy, *et al.*, (2014) para especies del género *Mobula*, cabe aclarar, que estas especies y *R. steindachneri*, tienen rasgos de historia de vida muy parecidos, puesto que tienen tallas grandes de madurez, una sola cría por temporada reproductiva, y longevidades relativamente prolongadas (Bizarro & Smith, 2006; DOF, 2015; Marshall *et al.*, 2018).

En cuanto al tiempo generacional, para el caso de *N. entemedor* en todos los métodos estimados el tiempo osciló dentro de los 7 años, mientras que para *R. steindachneri* entre los 4 y 5 años, ambos más cortos en comparación con otros batoideos. Por ejemplo; *H. dipterurus* tiene un tiempo generacional de aproximadamente 14 años (estimado a partir de un modelo determinístico), para algunas especies la familia Rajidae) se tienen registros desde los 1.1 años hasta los 2.7 años. La diferencia de los menores tiempos generacionales entre rájidos (*e.g.*, *Raja clavata*; Wiegand *et al.*, 2011), Myliobatiformes (*R. steindachneri*) y Torpediniformes (*N. entemedor*) puede deberse principalmente a las estrategias reproductivas que cada grupo presenta (Hamlett, 2005), el tipo de desarrollo embrionario que tienen, en Rajiformes (Rajidae; Braccini & Chiaramonte, 2002) es más rápido, lo que permite existan generaciones sucesivas de manera continua. Mientras que, con algunos Myliobatiformes, tienen desarrollo intrauterino, alimentación por medio de histótrofo, y características que comparten con *N. entemedor* (Burgos-Vázquez, 2017) los periodos de gestación suelen ser más largos y el tiempo de madurez más prolongado (Hamlett, 2005).

El valor reproductivo es uno de los aspectos más importantes para la población ya que es básicamente el potencial biológico, Fisher (1929), desarrolló este concepto con fundamento en una teoría como parte de la selección natural. El valor reproductivo de manera gruesa, corresponde al número de nacimientos en cierta

población, los nacimientos son inversiones en vidas o individuos, el crecimiento de las poblaciones radica en la cantidad de estas inversiones (Willekens, 1977).

Para *N. entemedor*, se estimó una fecundidad de 1-24 embriones por hembra en Bahía de La Paz (Burgos-Vázquez *et al.* 2017). Esos valores son similares a las fecundidades reportadas en otros estudios (4-20 embriones; Villavicencio-Garayzar, 2000; Bizarro, 2005), No obstante, es necesario tener en cuenta que las proyecciones poblacionales se realizaron con base en el potencial biológico, tomando en cuenta únicamente a las hembras (Caswell, 2001; Smith *et al.*, 2008). De acuerdo con el promedio determinado para esta especie (6.6 embriones; Burgos-Vázquez *et al.* 2017) y con base en el supuesto de que la proporción de sexos al nacer es 1:1, suponemos que las hembras tienen en promedio 3 embriones hembra por cada hembra (lo anterior para ingresar nuestros insumos en las tablas de vida). De acuerdo con esto, el valor reproductivo obtenido en nuestros modelos fue muy apegado a nuestros parámetros de entrada, obteniendo valores desde 2.33 (método de Hoenig, 1983) hasta 3.82 (con el método de Chen & Watanabe, 1989). Según nuestro modelo más conservador, le corresponde un valor reproductivo de 3.77 (Jensen, 1996), con lo que podemos decir que el potencial biológico de la raya eléctrica corresponde a 3.77 y corresponde al número de embriones hembra que aporta una hembra a la población.

En el caso de *R. steindachneri* se ha reportado una fecundidad de 1 embrión (Smith & Bizarro, 2006; Burgos-Vázquez, 2018). En algunas especies del mismo género como *R. bonasus*, se han registrado hasta 2 embriones y en *R. javanica* de 1 a 6, pero con mayor probabilidad de que haya de 1-2 embriones (Dudley *et al.*, 2006; Baldassin *et al.*, 2008; Jones & Driggers, 2015). De acuerdo con el resultado de nuestro modelo determinístico y teniendo en cuenta que se debe trabajar con base en la población de embriones hembra que deja una hembra; el dato de fecundidad para esta especie corresponde a 0.5 embriones. Podemos ver que todos los modelos presentaron valores muy cercanos a dicho valor desde 0.347 (con el método de Hoenig, 1983), pasando por 0.538 (Chen & Watanabe), 0.6709 (Jensen, 1996) y 1.002 (con el método de Peterson & Wroblewski, 1989) donde, recordemos

que este último fue elegido como el modelo más optimista para representar las características de la población de *R. steidachneri*.

### *Elasticidad y Sensibilidad*

La supervivencia y las fertilidades se miden en diferentes escalas por lo que es complicado compararlas. Esto ha llevado a considerar los resultados a perturbaciones de manera proporcional en lugar de absolutas. La respuesta proporcional a una perturbación, es conocida como elasticidad en economía. En las tasas vitales se introdujo el término para obtener el valor proporcional en los cambios en dichas tasas, de esta manera es más sencillo hacer comparaciones, puesto que la diferencia entre perturbaciones proporcionales y absolutas puede resultar en implicaciones importantes sobre toma de decisiones para un recurso (Caswell, 1984; Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 2001).

Asimismo, los análisis de elasticidad en demografía nos permiten estimar y comparar los efectos de los cambios de supervivencia, crecimiento y reproducción en los diferentes estadios y cómo contribuyen a los diferentes aspectos del ciclo de vida de las especies para el crecimiento poblacional (Hepperl *et al.*, 2000).

Los análisis de elasticidad derivaron en diferentes escenarios para las dos especies de estudio, que en el caso de *N. entemedor* cualquier cambio en la supervivencia o fecundidad de los **juveniles**, será el que tenga una mayor repercusión en la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ). Mientras que para *R. steidachneri* la tasa de crecimiento es más sensible a cambios en la supervivencia de juveniles y adultos jóvenes. Esto debe estar ligado a muchas características propias de cada especie, por ejemplo, las tallas a las que nacen, las tallas y edades a las que alcanzan su madurez, o incluso las tallas a las que están siendo capturadas (Holden, 1974; Villavicencio-Garayzar & Bizzarro, 2009; Smith & Bizzarro, 2006).

La talla de nacimiento de *N. entemedor* es de aproximadamente 12.4-14.5 cm LT (Burgos-Vázquez *et al.*, 2017) por lo que podría pensarse que esos individuos no se ven afectados por la pesca ribereña debido a que el tamaño de luz de malla empleado para este recurso es de entre 6" y 10" (DOF, 2015). Si bien, es

complicado que los organismos queden enmallados con tallas por debajo de los 58 cm LT (organismos juveniles), sin embargo los organismos aparecen frecuentemente dentro de las capturas artesanales (Burgos-Vázquez *et al.*, 2017; Villavicencio-Garayzar & Bizzarro, 2009). Además, existen zonas donde no solo están siendo capturados organismos de tallas juveniles, también se están extrayendo hembras grávidas por la pesca artesanal, puesto que estas migran hacia aguas poco profundas para poder dar a luz y son más susceptibles a la pesca, principalmente a mediados de abril (Villavicencio-Garayzar & Bizzarro, 2009). Por tal motivo, es fundamental poner atención en los estadios de juveniles, como lo arrojó los análisis de elasticidad, para asegurar su supervivencia a estadios adultos y no estar capturando organismos en su mayoría inmaduros. De no ser así, las poblaciones podría verse disminuir (DOF, 2015).

Por otra parte, *R. steidachneri* presentó tallas más grandes de nacimiento debido a su estrategia reproductiva. Las tallas de nacimiento reportadas para esta especie son de 38.1 cm – 43 cm AD (Smith & Bizzarro 2006; Burgos-Vázquez *et al.*, 2018), y tanto hembras como machos alcanzan la madurez sexual a aproximadamente el 70% de sus tallas máximas. Esto, sugiere que esta especie presenta una madurez tardía, alcanzando dichas tallas a los 3 años de edad, después del primer tercio de su esperanza de vida (Holden, 1974; Smith & Bizarro 2006; Pabón-Aldana, 2016). Desde las tallas neonatales estos organismos pueden caer en las redes de enmalle debido al tamaño que presentan al nacer, si comparamos neonatos de *N. entemedor* (tallas de entre 14 y 16 cm LT) con neonatos de *R. steidachneri* (con tallas de 38-45 cm AD), la probabilidad de que un neonato de esta segunda especie quede enmallado es mayor ya que ya es vulnerable por el tamaño de luz de malla empleado (DOF, 2015). Es probable que las tallas adultas sean las que, de verse afectadas, provoquen un mayor cambio en la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ); teniendo en cuenta las características de fecundidad (1 embrión) y tiempo de gestación que presentan (10-12 meses) las poblaciones se vayan a colapso por no tener particular cuidado sobre esta especie en ese estadio que parece ser fundamental para que su población se siga manteniendo (Smith & Bizarro 2006; Kroon *et al.*, 2000; Burgos-



Vázquez, 2018). Sumado a lo anterior, estos organismos siguen teniendo depredadores naturales en todas las etapas de su vida.

### *Potencial de recuperación*

El potencial de recuperación, utilizado como una variación de la técnica demográfica común para comparar la productividad, fue empleado en las dos especies de batoideos del presente estudio, exponiéndolas a mortalidades de pesca hipotéticas. Entre otros usos, estos valores de productividad pueden servir como una medida útil de la capacidad relativa de organismos como batoideos o tiburones para recuperarse de la presión por pesca (Smith *et al.*, 1998).

Se considera como un potencial intrínseco porque sería el de la población si alcanzara el equilibrio dinámico con nuevas tasas vitales sin pesca y, si esas tasas se mantuvieran sin cambios (Au *et al.*, 2015). La estadística de potencial de rebote puede ser muy útil, ya que se enfoca en los parámetros de vida más importantes y se ve su influencia combinada en la dinámica de la población de cierta especie (Au *et al.*, 2015).

Generalmente, el potencial de rebote es fácilmente comparable entre especies mediante curvas isopletas, cuando se tienen muchas especies en estudio, sin embargo, por tener únicamente dos puntos en un gráfico, se utilizarán comparativamente los valores obtenidos.

Smith *et al.* (1998) estimaron potenciales de recuperación para diferentes especies de tiburones y no encontraron patrones obvios por categorías taxonómicas, no obstante, si revelaron un patrón interesante en cuanto a sus tallas adultas y rasgos muy particulares de su historia de vida. Existe una tendencia a que las especies de menor tamaño maduren antes, tengan periodos de vida relativamente más cortos y presenten mayores tasas de aumento de  $r_{2M}$  que especies más grandes. Los tiburones con mayores potenciales de recuperación ( $r_{2M} > 0.08$ ) correspondieron principalmente a especies costeras más pequeñas, con madurez temprana y con periodos de vida relativamente cortos. Enseguida se encuentran aquellos tiburones que presentan tallas de medianas a grandes con afinidades costeras, crecimiento

lento y madurez tardía como fue descrito por Pratt & Cassey (1990). Finalmente, la última categoría engloba a aquellos tiburones con valores de  $r_{2M}$  entre 0.04-0.07, correspondientes a organismos de tallas mayores (>250 cm de talla máxima), especies pelágicas y con relativo crecimiento rápido (Branstetter, 1990; Pratt & Cassey, 1990; Smith *et al.*, 1998)

De acuerdo con lo anterior, es complicado establecer un patrón para estas dos especies, sin embargo, las podemos incluir en la última categoría que mencionan Smith *et al.*, (1998) de acuerdo con su valor de  $r_{2M}$  obtenido, el cual, fue muy similar en ambas especies ( $r_{2M}= 0.066$  en *N. entemedor* y  $r_{2M}=0.067$  en *R. steindachneri*). *N. entemedor* alcanza tallas relativamente grandes, si lo comparamos con otros batoideos del orden de los Torpediniformes (talla máxima reportada de 93 cm LT; Villavicencio-Garayzar, 2000). Mientras que *R. steindachneri*, alcanza una talla que se puede considerar de mediana a grande en el contexto de otros Myliobatiformes, sobre todo, comparado con especies de la familia Myliobatidae; su talla máxima reportada es de 104 cm AD (Smith & Bizzarro, 2006). En cuanto a la longevidad, la raya eléctrica alcanza una longevidad mayor (~14-15 años; Villavicencio-Garayzar, 2000; Mora-Zamacona, 2017) que la raya tecolote (~10 años: Pabón-Aldana, 2017) y madura a edades más tardías (5 años *N. entemedor*; 3 años *R. steindachneri*).

Las características de tiburones y rayas difieren en el contexto de su respuesta a la explotación. *N. entemedor* es una especie de aguas costeras, asociada al bentos, presenta una madurez relativamente tardía, (Branstetter, 1990) ya que madura aproximadamente al 70% de su longitud total, lo mismo que ocurre para *R. steindachneri*, confirmando el intervalo encontrado por Holden (1974) para elasmobranquios (entre el 60 y 90%) sin embargo, esta última presenta hábitos semipelágicos, y pasa más tiempo en la columna de agua que asociada al bentos.

Finalmente, de acuerdo a su potencial de recuperación (Au *et al.*, 2015), podemos esperar que de acuerdo a sus características sean más resilientes ante eventos desfavorables para sus poblaciones, siendo una resiliencia mayor en *N. entemedor* que en *R. steindachneri*.

Aún quedan estudios por realizar sobre el potencial de recuperación en batoideos, donde se incluyan especies de más familias y órdenes, con diferentes tallas máximas, edades de madurez y diferentes hábitos, para ver el patrón que se forma en estos organismos, que, a pesar de ser del grupo de los Condrictios, su capacidad de respuesta (potencial de recuperación) es diferente al de su taxón hermano, los tiburones.

#### *Mortalidad total y mortalidad por pesca*

Los tiburones, rayas y quimeras son capturados como especies objetivo, pero también como fauna de acompañamiento (“*bycatch*”) en pesquerías de otros recursos (Lamilla-Gómez, 2005). En muchos lugares, incluido México generalizan dentro del término “tiburón y cazón” para la captura de tiburones y “raya” para todas las especies de rayas y mantarrayas de las capturas; algunas veces suelen identificarse por sus nombres comunes, sin embargo, no existen registros por especie lo que complica las labores de manejo y regulación pesquera (DOF, 2012).

La captura incidental de tiburones y rayas produce una mortalidad por pesca altamente significativa. En el caso de la rayas, probablemente la pesquería más nociva para las rayas bentónicas sea la pesquería de arrastre pero también se ven afectadas en las pesquería de otros recursos con redes agalleras, redes de fondo para lenguados y redes fijas, entre otras (Lamilla-Gómez, 2005).

Nuestras estimaciones de mortalidad total ( $Z$ ) y mortalidad por pesca ( $F$ ) fueron determinadas mediante métodos indirectos, esto, debido a que no se contaba con datos reales sobre qué tanto se está pescando en la zona, puesto que la flota ribereña para pesca de este recurso es relativamente pequeña y no se cuentan con registros y números oficiales de desembarque.

De acuerdo con los métodos empleados como el de Beverton & Holt (1959) el resultado depende en gran medida de la composición de tallas, llámese: tamaño de muestra, representatividad de tallas, talla de primera captura o talla más pequeña capturada, así como los meses que se tengan muestreados. Lo anterior es debido a que en el método especifica que, mientras menor sea la talla de captura, mayor

será el valor de  $F$  (Beverton & Holt, 1959; FAO, 2001). Sin embargo, nuestro promedio de tallas de captura para *R. steidachneri* fue de 77.58 cm AD, mientras que la talla de madurez oscila entre los 71.8 cm AD (Smith & Bizarro, 2006; Burgos-Vázquez, 2018), esta razón podría explicar los relativos valores bajos de  $F$ , no obstante, es complejo dar una explicación a los valores negativos que fueron obtenidos.

El mismo escenario ocurre para *N. entemedor*, las tallas promedio están ligeramente por encima de la talla de madurez, lo cual explica en gran parte los valores bajos de  $F$  para esta especie. Suponiendo que  $M$  es constante, esta misma conclusión, sobre valores bajos, aplica también para la mortalidad total ( $Z$ ) (Beverton & Holt, 1959; FAO, 2001).

Aún queda por hacer estimaciones más certeras sobre las mortalidades totales ( $Z$ ) y por pesca ( $F$ ) para las especies de batoideos de la zona en general, mismos que podrán emplearse para hacer futuras simulaciones de escenarios para hacer diferentes proyecciones de población bajo diferentes regímenes de pesca, lo cual tendría impacto en la regulación del esfuerzo pesquero (e.g., delimitación de cuotas de captura y ajuste en el número de permisos), lo que serviría de complemento para la veda (mayo-julio), así como para los cinco refugios pesqueros para elasmobranquios, establecidos en el Pacífico Mexicano.

## CONCLUSIONES

- De acuerdo a las proyecciones de población más optimistas: la población de *N. entemedor* en La Bahía de La Paz aumenta a una tasa de ~20%, mientras que la población de *R. steindachneri* se encuentra estable ( $\lambda \approx -0.03\%$ ), sin embargo, dicho valor también indica que la población se encuentra estable.
- *Rhinoptera steindachneri* parece ser una especie más vulnerable debido a sus características de historia de vida, sin embargo, presenta gran resiliencia, ya que, al madurar a edades relativamente cortas, se beneficia de una mayor probabilidad de que su progenie (con tallas de nacimiento relativamente grandes) pueda sobrevivir para alcanzar la madurez y comenzar a reproducirse
- *Narcine entemedor* es una especie resiliente que se ve beneficiada también por la edad a la que madura, el número de crías que tiene y la longevidad que alcanza.
- El potencial de recuperación en *N. entemedor* y *R. steidachneri* está relacionado con las características y hábitos de las especies, y difiere en gran medida de las características que presentan los tiburones con ese mismo rango de valores ( $r_{2M} = 0.04-0.07$ ).
- Las tasas de mortalidad total ( $Z$ ) y las tasas de mortalidad por pesca ( $F$ ) son muy bajas, este comportamiento está relacionado principalmente con la composición de tallas sumado a la carencia de datos de pesca de rayas (a nivel de especie) que se tiene en la región.

## LITERATURA CITADA

- Acero A, Franke R. 1995. Nuevos registros sobre peces cartilaginosos del Parque Nacional Gorgona (Pacífico colombiano). II. Rayas y la descripción de una nueva especie. *Trianea*, 11:19-21.
- Aghevli BB. & Mehran, F. 1981. Optimal grouping of income distribution data. *Journal of the American Statistical Association* 76(373): 22–26.
- Argote-Cusi ML. 2014. Análisis de sensibilidad de proyecciones de población. *Papeles de población*. 21(84):1405-7425
- Au DW, Smith SE, Show C. 2015. New abbreviated calculation for measuring intrinsic rebound potential in exploited fish populations – example for sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 72: 767–773
- Au DW, Smith SE. 1997. A demographic method with population density compensation for estimating productivity and yield per recruit of the leopardshark (*Triakis semifasciata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 415–420, <http://dx.doi.org/10.1139/f96-288>.
- Avilés-Agúndez G. 2004. Productividad primaria estimada por fluorescencia natural durante otoño-invierno en La Bahía de La Paz, B.C.S, México. Tesis de Maestría. Baja California Sur, México. 92pp.
- Baldassin P, Gallo H, Azevedo VG. 2008. Reproduction of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus* Mitchell, 1815 (Elasmobranchii, Rhinopteridae) in captivity and newborn care. *Brazilian Journal of Biology*. 68(4):905-906
- Barnett LAK, Winton MV, Ainsley SM, Cailliet GM, Ebert DA. 2013 Comparative Demography of Skates: Life history Correlates of Productivity and implications for management. *Plos One* 8(5): 1-13
- Barr EE, González-Vega A, Santana-Hernández H, González-Vega H. 2008. *Manual de Biología Pesquera*. Instituto Nacional de la Pesca. 117 pp.
- Bejarano-Álvarez OM. 2011. Morfología funcional de los modos reproductivos en elasmobranchios del pacífico mexicano. CICIMAR-IPN. TESIS DE DOCTORADO. 159 pp.
- Bizzarro JJ, Smith WD, Márquez-Farías JF, Hueter RE. 2007. Artisanal fisheries & reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann & Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fishery Research*. 84: 137–146.

- Bizzarro JJ. 2005. Diet and ecomorphology of the dominant species in the Bahía Almejas ray fishery. M.Sc thesis. Moss Landing Marine Labs.
- Bizzarro JJ, Smith WD, Márquez-Farías JF, Tyminski J, Hueter RE. 2009. Temporal variation in the artisanal elasmobranch fishery of Sonora, Mexico. *Fisheries Research*. 97 (1): 103-117.
- Bonfil R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 341. Elasmobranch Society 12th Annual Meeting, June 13-19, 1996 New Orleans, Louisiana, U.S.A
- Burgos-Vázquez MI, Chávez-García VE, Cruz-Escalona VH, Navia AF, Mejía-Falla PA. 2018. Reproductive strategy of the Pacific cownose ray *Rhinoptera steindachneri* in the southern Gulf of California. *Marine and Freshwater Research*. **70**: 93-106.
- Burgos-Vázquez MI, Mejía-Falla PA, Cruz-Escalona VH, Brown-Peterson N. 2017. Reproductive strategies of the giant electric ray *Narcine entemedor*: evidence of embryonic diapause and limited histrotrophy *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 9(1): 577-596
- Cadima EL. FAO. 2003. Manual de evaluación de recursos pesqueros *FAO Documento Técnico de Pesca*. No. 393. Roma. 162p.
- Cailliet GM, Mollet HF, Pittenger GG, Bedford D, Natanson LJ. 1992. Growth and demography of the Pacific angel shark (*Squatina californica*), based upon tag returns off California. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43, 1313–30.
- Caswell H, Brault S, Read AJ, Smith TD. 1998. Harbor porpoise and fisheries: an uncertainty analysis of incidental mortality. *Ecological Applications* 8, 1226–38.
- Caswell H. 2001. Matrix population models. Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc. John Wiley & Sons, Ltd. 722 pp.
- Caswell H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts
- Chávez García VE. 2017. Aspectos reproductivos de la raya tecolote, *Rhinoptera steindachneri* (Evermann & Jenkins, 1892), en Bahía de La Paz, BCS, México. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca, México
- Cochran ME, Ellner S. 1992. Simple methods for calculating age-based life-history parameters for stage-structured populations. *Ecological Monographs* 62:345–364.

- Collins AB, Heupel MR, Motta PJ. 2007. Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a south-west Florida estuary. *J Fish Biol* 71: 1159–1178.
- Cortés E, Brooks EN, Gedamke T. 2012. Population dynamics, demography, and stock assessment. In: *Biology of Sharks and Their Relatives*. 453-86.
- Cortés E, Brooks EN, Scott G. 2002. Stock Assessment of Large Coastal Sharks in the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. Sustainable Fisheries Division Contribution SFD-02/03-177. National Oceanographic and Atmospheric Administration, Panama City, FL.
- D’Albis H, Collard F. 2013. Age groups and the measure of population aging. *Demographic research*. 29:617-640
- de Kroon H, Groenendael JV, Ehrlén J. 2000. Elasticities: A review of Methods and model limitations. *Ecology*. 81(3):607-618
- de Kroon H, Plaisier A, van Groenendael J, Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67(5), 1427–1431.
- DOF. 2010. Acuerdo mediante el cual se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. *Diario Oficial de la Federación*. 2 de diciembre de 2010
- DOF. 2012. Acuerdo por el que se modifica el aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994 para establecer los periodos de veda de pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, jaiba en Sonora y Sinaloa, tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México. *Diario Oficial de la Federación*. México. 11 de junio de 2012.
- DOF. 2015. Proyecto de Modificación a la Norma Oficial Mexicana nom-029-pesc-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. *Diario Oficial de la Federación*. México. 11 de febrero de 2015
- Dublin LI, Lotka AJ. 1925. “On the true rate of natural increase.” *Journal of the American Statistical Association New Series* 150(20): 305-339
- Dudley SFJ, Kyne, PM, White WT. 2006. *Rhinoptera javanica*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2006: e.T60129A12310446. Consultado el 06 de octubre de 2019
- Elzinga CL, Salzer DW, Willoughby JW, Gibbs JP. 2001. Monitoring plant and



- animal populations. Blackwell Science, London. 360 p
- FAO. 2001. Directrices para la recopilación sistemática de datos relativos a la pesca de captura. Documento técnico. Documento preparado por la consulta de expertos FAO/DANIDA. Bangkok, Tailandia, 18-30 de mayo de 1998. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma.
- Fox CW, Messina FJ. 2013. Life History.
- Frisk MG. 2010. Life history strategies of batoids. In: Sharks and their Relatives II: Biodiversity, adaptive physiology, and conservation. CRC Press, Boca Raton, Florida. 283-318.
- Goldman KJ. Age and growth of elasmobranch fishes. 2004. In: Musick, JA, Bonfil R. (Eds.), Elasmobranch Fisheries Management Techniques. APEC Secretariat, Singapore, 76–102 pp.
- Gruber SH, de Marignac JRC, Hoenig JM. 2001. Survival of juvenile lemon sharks at Bimini, Bahamas, estimated by mark-depletion experiments. *Transactions of the American Fisheries Society* 130, 376– 384.
- Gulland JA. 1971a The fish resources of the oceans. West Byfleet, Surrey, Fishing News (Books) Ltd., for FAO, 255 p.
- Heppel S, Peister C, de Kroon H. 2000. Elasticity in Population Biology: Methods and Applications. *Ecology*. 81(3)
- Heppell SS, Crowder LB, Menzel TR. 1999. Life table analysis of long-lived marine species with implications for conservation and management. In 'Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-lived Marine Animals. Proceedings of American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, MD'. (Ed. J. A. Musick.) pp. 137–148.
- Heupel MR, Simpfendorfer CA. 2002. Estimation of mortality of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus* within a nursery area using telemetry data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 624–632.
- Hoenig JM. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fish. Bull.*, 82: 898–903.
- Holden M. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. En: FR Harden-Jones (ed.). *Sea Fisheries Research*. J. Willey & Sons. New York, pp: 117-137
- Holling CS. 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4:1-23

- Holts DB. 1988. Review of U.S. west coast commercial shark fisheries. *Marine Fisheries Review* 50, 1–8.
- Inaba H. 2009. The net reproduction rate and the type-reproduction number in multiregional demography. *Vienna Yearbook of population research*. 197-215 pp.
- Jones CM, Driggers WB. 2015 Clarification of the Fecundity of *Rinoptera bonasus* (Mitchill). *Notes of the Southeastern Naturalist* 14(1):16-20
- Keyfitz N, Caswell H. 2005. *Applied Mathematical Demography*. 3rd Edition, New York, Springer.
- Leslie PH. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183–212
- Livi-Bacci M. Introducción a la demografía. Barcelona: Ed Ariel; 1993.
- Marquez-Farías JF, Castillo Geniz JL, Rodríguez de la Cruz MaC. 1998. Demografía del cazón pech, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), en el sureste del Golfo de México. *Ciencias Marinas*. 24: 13-34
- Márquez-Farías JF. 2002. The artisanal ray fishery in the Gulf of California: development, fisheries research and management issues. *Shark News* 14:12–13.
- Marshall A, Bennett MB, Kodja G, Hinojosa-Alvarez S, Galvan-Magana, F, Harding, M, Stevens G, Kashiwagi T. 2018. *Mobula birostris* (amended version of 2011 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2018:
- Martínez-Flores G, Cervantes-Duarte R, González-Rodríguez E. 2006. Análisis de temperatura superficial de mar en La Bahía de La Paz, Baja California Sur. *Naturaleza y Desarrollo*. 4(2):26-34.
- McAuley RB, Simpfendorfer CA, Hall NG. 2007. A method for evaluating the impacts of fishing mortality and stochastic influences on the demography of two long-lived shark stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 64.
- McEachran JD. 1995. Narcinidae. Rayas eléctricas. p. 769-771. In: Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH. (Eds.), *Guía FAO para Identificación de Especies para los Fines de la Pesca*. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.
- McEachran JD, Notarbartolo-di-Sciara G. 1995. Peces Batoideos. In: Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH. (Eds.), *Guía FAO para Identificación de Especies para los Fines de la Pesca*. Volumen II:

- Vertebrados (Parte 1). FAO, Roma, Italia, pp. 745–792.
- McEachran JD, Notarbartolo di Sciara G. 1995. Rhinopteridae. Gavilanes. p. 782-783. In Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem V (eds.) Guía FAO para Identificación de Especies para los Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.
- Mejía-Falla PA, Navia AF, Cortés E. 2012. Reproductive variables of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): a species with a triannual reproductive cycle in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology* 80: 1246-1266
- Mejía-Falla PA. 2012. Historia de vida y demografía de la raya espinosa *Urotrygon rogersi* en dos áreas con distintos niveles de presión pesquera. Tesis de doctorado. Universidad del Valle; Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Colombia. 151p
- Mollet HF, Cailliet GM. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine and Freshwater Research* 53: 503-516
- Mora-Zamacona P. 2017. Estimación de la edad y el crecimiento de la raya eléctrica *Narcine entemedor* (Jordan & Starks, 1895) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Moya-Navarro MJ. 2003. Programa lineal/ Investigación de operaciones Fascículo No. 1. UNED. Costa Rica. 264p.
- Musick JA. 1999. Criteria to Define Extinction Risk in Marine Fishes. *The American Fisheries Society Initiative*. 24(12):6-14
- Obeso-Nieblas M, Jiménez-Illescas AR, Troyo-Diegues S. 1993. Modelación de la Marea en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Inv. Mar. CICIMAR*. 8(1):13-22.
- Obeso-Nieblas M, Shirasago-Germán B, Gaviño-Rodríguez J, Perez-Lezama E, Obeso-Huerta H, Jiménez-Illescas A. 2008. Variabilidad Hidrográfica en la Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 43(3):559-567.
- Ortiz-Lazcano AO, Serano-Avilés T, Vazquez-Sandrín G. 2011. Antología de Demografía y estudios de población. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Instituto de Ciencias Sociales y Humanidades, Pachuca de Soto, Hidalgo. 279 pp.
- Pabón Aldana KA. 2016. Edad y crecimiento de la raya *Rhinoptera steindachneri*

- Evermann & Jenkins, 1891 en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Pauly D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use for programmable calculators. *ICLARM stud. Rev*, 8: 325 p.
- Pauly D. FAO. **1983**. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO.Doc.Tec.Pesca, (234):49 p.
- Phipps MJ. 1996. TRAFFIC Report on shark fisheries and trade in the East Asian Region. In 'The World Trade in Sharks: A Compendium of TRAFFIC's Regional Studies'. 1:7–17. (Food and Agricultural Organization of the United Nations: Rome).
- Real Academia Española. 2019. Felipe IV, 4 - 28014 Madrid. Consultado el 1 de octubre de 2019.
- Robertson DR, Allen GR. 2015. Shorefishes of the eastern tropical Pacific online information system, version 2.0. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama. Available:
- Salomón-Aguilar CA. 2015. Zonas prioritarias de conservación de rayas y mantarrayas en el noroeste del Pacífico mexicano. *Ciencia Pesquera*. 23(2):11-99
- Santana Morales O, Castillo- Géniz JL, Sosa Nishizaki O, Rodríguez-Medrano C. 2004. Catálogo de Tiburones, Rayas y Quimeras (Chondrichthyes) que habitan en las Aguas del Norte del Golfo de California". Reporte técnico Laboratorio de Ecología Pesquera. CICESE. 119pp.
- Sparre P, Venema S. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1 Manual. FAO Fish Tech. Pap. 306/1 (Rev. 2). FAO. Italia. 407p
- Simpfendorfer CA. 2004b. Mortality estimation. In: Musick, JA, Bonfil R. (Eds.), Elasmobranch Fisheries Management Techniques. APEC Secretariat, Singapore, 165–186 pp.
- Simpfendorfer CA. 1999a. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. *Fishery Bulletin*, 97: 978–986.
- Simpfendorfer CA. 1999b. Demographic analysis of the dusky shark fishery in southwestern Australia. In J.A. Musick (ed.). *Life in the slow lane. Ecology and conservation of long-lived marine animals*, pp. 149–160. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Maryland.

- Smart JJ, Chin A, Tobin AJ, White WT, Kumasi B, Simpfendorfer CA. 2017. Stochastic demographic analyses of the silvertip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) and the common blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) from the Indo-Pacific. *Fisheries Research* 191:95-107.
- Smith SE, Abramson NJ. 1990. Leopard shark *Triakis semifasciata* distribution, mortality rate, yield, and stock replenishment estimates based on a tagging study in San Francisco Bay. *US National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin* 88, 371–81.
- Smith SE, Au DW, Show C. 1998. Intrinsic rebound potential of 26 species of Pacific sharks. *Marine Freshwater Research*. CSIRO. 49:663-678
- Smith WD, Bizzarro JJ. 2006. *Rhinoptera steindachneri*. The IUCN Red List of Threatened Species. Consultado en [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)
- Smith WD, Gregor ABD, Cailliet A, Cortés E. 2008. Demography and elasticity of the diamond stingray, *Dasyatis dipterura*: parameter uncertainty and resilience to fishing pressure. *Marine and Freshwater Research* 59(7) 575–586.
- Vetter EF. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. *Fishery Bulletin*, 86: 25–43
- Villamil-Moreno LP, Arias-Castillo JA. 2010. Fecundidad de *Otocinclus spectabilis*. *Orinoquia* 15(1):41-47
- Villavicencio-Garayzar CJ, Bizzarro JJ. 2009. *Narcine entemedor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.t161716A5487386. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T161716A5487386.en>.
- Villavicencio-Garayzar CJ. 1995. Distribución temporal y condición reproductiva de las rayas (Pisces: Batoidea) capturadas comercialmente en Bahía Almejas, Baja California Sur (México). *Rev. Inv. Cient. Ser. Mar. UABCS*. 6 (12): 1–12.
- Villavicencio-Garayzar CJ. 1996. Reproductive biology of the Pacific cownose, *Rhinoptera steindachneri*, in Baja California, México. Abstract. American
- Villavicencio-Garayzar CJ. 2000. Taxonomía, abundancia estacional, edad y crecimiento y biología reproductiva de *Narcine entemedor* Jordan y Starks (Chondrichthyes: Narcinidae), en Bahía Almejas, B.C.S., México. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Nuevo León, México.
- Walker TI. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research*. 49:553-572.