



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



**VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA  
ABUNDANCIA, ESTRUCTURA DE TALLAS Y  
PROPORCIÓN SEXUAL DE *Urotrygon chilensis*  
Y *Urobatis pardalis* (FAMILIA:  
UROTRYGONIDAE) EN PUNTA DESCARTES,  
GOLFO DE SANTA ELENA, COSTA RICA.**

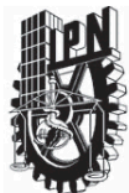
**TESIS**

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

**PRESENTA**

MARIA CAMILA TRILLOS PARRA

LA PAZ, B.C.S., JULIO 2021



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

## SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

### ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S. siendo las 12:00 horas del día 14 del mes de Junio del 2021 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS para examinar la tesis titulada:

"VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA, ESTRUCTURA DE TALLAS Y PROPORCIÓN SEXUAL DE *Urotrygon chilensis* Y *Urobatis pardalis* (FAMILIA: UROTRYGONIDAE) EN PUNTA DESCARTES, GOLFO DE SANTA ELENA, COSTA RICA" del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	TRILLOS	Apellido Materno:	PARRA	Nombre (s):	MARÍA CAMILA
-------------------	---------	-------------------	-------	-------------	--------------

Número de registro: B 1 9 0 5 3 5

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 6 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

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

#### **JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:**

El porcentaje de similitud esta adecuadamente referenciado a la fuente original.

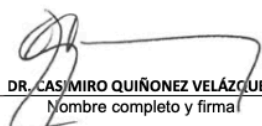
**\*\*Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

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

**"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"**

#### **COMISIÓN REVISORA DE TESIS**

  
DR. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA  
Director de Tesis  
Nombre completo y firma

  
DR. CASIMIRO QUIÑONEZ VELÁZQUEZ  
Nombre completo y firma

  
DR. FELIPE NERI MIELO BARRERA  
Nombre completo y firma

  
DRA. MARÍA ITZIGUERI BURGOS VÁZQUEZ  
Director de Tesis  
Nombre completo y firma

  
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA  
Nombre completo y firma

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



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

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 22 del mes de Junio del año 2021

El (la) que suscribe BIÓL. MARIA CAMILA TRILLOS PARRA Alumno (a) del Programa  
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B190535 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

Dr. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA Y DRA. MARÍA ITZIGUERI BURGOS VÁZQUEZ  
y cede los derechos del trabajo titulado:

“VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA, ESTRUCTURA DE TALLAS Y PROPORCIÓN SEXUAL DE *Urotrygon chilensis* Y *Urobotis pardalis* (FAMILIA: UROTRYGONIDAE) EN PUNTA DESCARTES, GOLFO DE SANTA ELENA, COSTA RICA”

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: camilatrillosp@gmail.com - jborges@ipn.mx -

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

BIÓL. MARIA CAMILA TRILLOS PARRA

*Nombre y firma del alumno*

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por la oportunidad y el apoyo académico en mi formación profesional como maestra en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. Así mismo, doy gracias a la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mi maestría; gracias, México.

De igual forma, extiendo mi agradecimiento a mis directores de tesis la Dr. María Itziguerí Burgos Vázquez y el Dr. José Manuel Borges Souza y a mi comité evaluador por su tiempo y conocimiento. De igual forma, un agradecimiento al Dr. Sebastián Hernández por confiar en mí y sobre todo por brindarme las herramientas para ser posible la realización de mi proyecto de tesis; especialmente quiero agradecer a Itzi por su dedicación, por creer y apostar en mí desde el primer momento y por el apoyo incondicional que me ha brindado específicamente en aspectos académicos, pero también personales durante estos dos años de maestría, GRACIAS.

Agradezco al profesor el Dr. Paco Nava por su amistad, asesoría y consejos y a mi primer director el Dr. Víctor Cruz por haber hecho parte en mi formación profesional durante la maestría.

Y por último y más importante agradecimiento, a DIOS (Josué 1:9) y a mi motor de vida, la persona que más amo: MI MADRE, ANA MARÍA PARRA ALBA por su incondicionalidad, apoyo, confianza, amor, sabiduría y por creer en mí e impulsarme a cumplir mis sueños y ser cada día mejor, este triunfo te lo dedico a ti mamita hermosa, sin ti nada de esto hubiese sido posible.

## ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS .....	VI
LISTA DE TABLAS.....	VIII
RESUMEN .....	X
ABSTRACT .....	XIII
INTRODUCCIÓN .....	1
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN .....	5
HIPÓTESIS .....	6
OBJETIVOS .....	7
<i>General</i> .....	7
<i>Específicos</i> .....	7
ÁREA DE ESTUDIO.....	8
METODOLOGÍA.....	10
TRATAMIENTO DE DATOS .....	11
<i>Análisis de abundancia</i> .....	11
<i>Proporción de sexos</i> .....	12
<i>Estructura de tallas</i> .....	12
<i>Datos preñez</i> .....	13
RESULTADOS.....	14
<i>Análisis de abundancia</i> .....	14
<i>Proporción de sexos</i> .....	17
Estructura de tallas .....	19
<i>Datos preñez</i> .....	25
DISCUSIÓN .....	27
CONCLUSIONES.....	33
LITERATURA CITADA.....	34
ANEXOS .....	47

## ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Área de estudio. (a) Área de Conservación de Guanacaste en Costa Rica (Tomado de Cortés, 2017) y (b) Vista satelital del área de estudio. Google. (s.f) [Mapa de Costa Rica en Google Earth Pro 7.3.3.7786]. Recuperado el 6 de julio de 2020. .. 9

**Figura 2.** CPUE promedio de *Urotrygon chilensis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. (a) Seca, 2017. (b) Lluvia, 2017, (c) Seca, 2018, y (d) Lluvia, 2018. .... 15

**Figura 3.** CPUE promedio de *Urobatris pardalis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. (a) Seca, 2017. (b) Lluvia, 2017, (c) Seca, 2018, y (d) Lluvia, 2018..... 16

**Figura 4.** Variaciones del AD para la especie *Urotrygon chilensis* para las localidades de Manzanillo, Playa El Jobo y Playa Raya en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica..... 20

**Figura 5.** Frecuencia de las clases de talla de *Urotrygon chilensis* para la localidad de Manzanillo durante las épocas seca (a) y de lluvia (b) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultos: A-M: machos adultos..... 22

**Figura 6.** Frecuencia de las clases de talla de *Urotrygon chilensis* para la localidad de Playa El Jobo durante las épocas seca (a) y de lluvia (b) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultos: A-M: machos adultos..... 22

**Figura 7.** Frecuencia de las clases de talla de *Urotrygon chilensis* para la localidad de Playa Raya durante las épocas seca (a) y de lluvia (b) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultos: A-M: machos adultos..... 23

**Figura 8.** Frecuencia de las clases de talla de *Urobatris pardalis* para las localidades de (a) Manzanillo, (b) Playa El Jobo y (c) Playa Raya en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultos: A-M: machos adultos..... 24

**Figura 9.** Abundancias totales de las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatris pardalis* en condición de preñez durante las épocas seca (a) y de lluvia (b) en el año 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica..... 25

**Figura 10.** Frecuencia mensual de hembras preñadas de *Urotrygon chilensis* (a) y *Urobatris pardalis* (b) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica para el año 2018. .... 26

**Figura A1.** Modelo lineal generalizado para la variabilidad de la CPUE para *Urotrygon chilensis*. Familia= Gamma, link = log. Las barras de error de mínimos cuadrados representan los intervalos de confianza del 95%. Las diferencias se reportan cuando son estadísticamente significativas a un  $\alpha = 0,05$  con la prueba post-hoc de Tukey-HSD..... 51

**Figura A2.** Modelo lineal generalizado para la variabilidad de la CPUE para *Urobatris pardalis*. Familia= Gamma, link = log. Las barras de error de mínimos cuadrados representan los intervalos de confianza del 95%. Las diferencias se reportan cuando son estadísticamente significativas a un  $\alpha = 0,05$  con la prueba post-hoc de Tukey-HSD..... 52

**Figura A3.** Regresión lineal para la variabilidad del AD en *Urobatris pardalis*. Las barras de error de mínimos cuadrados representan los intervalos de confianza del 95%. Las diferencias se reportan cuando son estadísticamente significativas a un  $\alpha = 0,05$  con la prueba post-hoc de Tukey-HSD..... 53

## ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 1.** Proporción sexual para hembras y machos de *Urotrygon chilensis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. Manzanillo: M; Playa El Jobo: PJ; Playa Raya: PR. \*Diferencias significativas. .... 18

**Tabla 2.** Proporción sexual para hembras y machos de *Urobatris pardalis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. Manzanillo: M; Playa El Jobo: PJ; Playa Raya: PR. \*Diferencias significativas. .... 19

**Tabla A1.** Selección de modelos para los GLM que describen la variabilidad de la CPUE para *Urotrygon chilensis*.  $dAICc$  se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el  $AICc$  más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla. .... 47

**Tabla A2.** Selección de modelos para los GLM que describen la variabilidad de la CPUE para *Urobatris pardalis*.  $dAICc$  se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el  $AICc$  más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla. .... 48

**Tabla A3.** Selección de modelos para las regresiones lineales que describen la variabilidad del AD para *Urotrygon chilensis*.  $dAICc$  se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el  $AICc$  más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla. .... 49

**Tabla A4.** Selección de modelos para las regresiones lineales que describen la variabilidad del AD para *Urobatris pardalis*.  $dAICc$  se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con



el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el AICc más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla. .... 50

## GLOSARIO

**Abundancia:** Representación relativa de una especie en un ecosistema particular (*Preston, 1948*).

**Ancho del disco:** Distancia entre los extremos de las aletas pectorales de los batomorfos.

**Captura por unidad de esfuerzo (CPUE):** Se definió como número de individuos por día de muestreo.

**Estructura de talla:** Descripción de las diferentes tallas que puede presentar una población.

**Longitud total:** Distancia desde el extremo anterior hasta el extremo posterior de un organismo.

**Población:** Conjunto de individuos de la misma especie que ocupan un lugar y espacio determinado.

**Proporción sexual:** El número de machos respecto al número de hembras en una población de organismos.

**Región climática del Pacífico central:** Se considera una zona de transición, y se ubica en el sur de Tvives hasta Quepos, presentando una precipitación promedio anual de 1637 – 2995 mm (*Soto & Jiménez, 1982*).

**Región climática del Pacífico norte:** Se encuentra ubicada desde la frontera con Nicaragua hasta el norte de la región de Tvives, y se caracteriza por presentar una precipitación promedio anual de 788 - 2000 mm (*Soto & Jiménez, 1982*).

**Región climática del Pacífico sur:** Se ubica en las planicies aluviales del margen oriental del Golfo Dulce, así mismo, la Península de Osa, la Cuenca del Térraba y la Costa Oriental del Golfo Dulce hacen parte de esta región. Los promedios de precipitación anual están por encima de los 5000 mm (*Soto & Jiménez, 1982*).

**Neonato:** Organismo recién nacido.

## RESUMEN

Basado en el análisis de dos años de muestreo (2017-2018) en tres localidades (Manzanillo, Playa El Jobo y Playa Raya) en las costas de Punta Descartes, Costa Rica, este estudio tuvo como objetivo evaluar la variación espacio-temporal de la abundancia, estructura de tallas y proporción sexual de las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis*. Para cada organismo se registró: ancho del disco (AD), longitud total (LT) y se diferenció el sexo (machos-M y hembras-H), y a las hembras se les determinó la presencia/ausencia de embriones (preñez). Se registró un total de 981 individuos, de los cuales el 55.35% correspondieron a *U. chilensis* y el 44.64% a *U. pardalis*. El factor que mejor describe la variabilidad de la CPUE fue el factor localidad tanto para *U. chilensis* como para *U. pardalis*. Se obtuvo una proporción sexual de 1.33H:1M para *U. chilensis*, mientras que para *U. pardalis* la proporción fue de 2.9H:1M. Con respecto al AD; se encontró que para *U. chilensis* este varió entre sexos, durante las épocas y entre las localidades evaluadas, y para *U. pardalis*, solo varió con respecto al sexo. Se encontraron 35 hembras preñadas para *U. chilensis* y 26 para *U. pardalis*. A pesar de coexistir en las localidades de estudio, se considera que las especies tuvieron asincronía espacial y temporal. La abundancia de *U. chilensis* no cambió significativamente a lo largo del año; a diferencia de *U. pardalis* donde la abundancia se vio influenciada por la época de lluvia. La raya *U. chilensis* presentó las mayores abundancias en Playa El Jobo y *U. pardalis* en Manzanillo. La especie *U. chilensis* presentó mayores tallas (50.1 cm LT-H y 47.5 cm LT-M) que *U. pardalis* (47 cm LT-H y 45.8 cm LT-M). En cuanto a los datos de preñez, se observaron dos picos de hembras preñadas para ambas especies, uno en marzo y el segundo en julio-agosto. El estudio demuestra la importancia de realizar estudios donde se evalúen las variaciones espacio-temporales ya que estos nos permitirán diseñar planes de manejo pesqueros, además de estrategias que permitan la conservación de hábitats esenciales para estas especies.

**Palabras clave:** Urotrygonidae, variación espacio-temporal, parámetros de historia de vida.

## ABSTRACT

Based on the analysis of two years of sampling (2017-2018) in three locations (Manzanillo, Playa El Jobo and Playa Raya) on the coast of Punta Descartes, Costa Rica, this study aimed to evaluate the spatio-temporal variation of the abundance, size structure and sex ratio of *Urotrygon chilensis* and *Urobatis pardalis* species. For each organism we measured: disc width (WD), total length (TL) and sex were differentiated (M-males and H-females), and the presence/absence of embryos (pregnancy) was determined for the females. A total of 981 individuals were registered, of which 55.35% corresponded to *U. chilensis* and 44.64% to *U. pardalis*. The factor that best describes the variability of CPUE was the locality factor for both *U. chilensis* and *U. pardalis*. A sexual ratio of 1.33F:1M is obtained for *U. chilensis*, while for *U. pardalis* the ratio was 2.9F:1M. With respect to DW; It was found that for *U. chilensis* this varied between sexes, during the seasons and between the evaluated localities, and for *U. pardalis*, it only varied with respect to sex. We found 35 pregnant females of *U. chilensis* and 26 for *U. pardalis*. Despite coexisting in the study locations, it is considered that the species had spatial and temporal asynchrony. The abundance of *U. chilensis* did not change significantly throughout the year; unlike *U. pardalis* where the abundance was influenced by the rainy season. The stingray *U. chilensis* presented the highest abundances in Playa El Jobo and *U. pardalis* in Manzanillo. The species *U. chilensis* presented larger sizes (50.1 cm TL-F and 47.5 cm TL-M) than *U. pardalis* (47 cm TL-F and 45.8 cm TL-M). Regarding the pregnancy data, two peaks of pregnant females were observed for both species, one in March and the second in July-August. The study demonstrates the importance of conducting studies where spatio-temporal variations are evaluated and that these will allow us to design fishing management plans, as well as strategies that allow the conservation of essential habitats for these species.

**Keywords:** Urotrygonidae, spatio-temporal variation, life history parameters.

## INTRODUCCIÓN

Estudiar la variación espacio-temporal de las especies marinas nos proporcionan puntos de referencia que permiten la detección de cambios que presenta una comunidad o población de organismos (*Underwood et al. 2000, Fourqurean et al., 2001*). Estas variaciones son influenciadas tanto por variables abióticas, como: temperatura, profundidad, salinidad, turbidez, entre otros (*Ward-Paige et al., 2010; White et al., 2013a; Henderson et al., 2018*), así como variables bióticas: presencia de especies competidoras, depredadoras, disponibilidad de presas, entre otros (*Knip et al., 2010; Vaudo & Heithaus, 2012; Yates et al., 2015a*). En el caso de los elasmobranquios, se ha demostrado que la temperatura influye en su distribución espacial y temporal (*Fahy, 2004; Elisio et al., 2019*).

En aguas costeras la variación de la salinidad y otros factores determina la distribución y el uso del hábitat, generando ventajas y desventajas que las especies explotan para su beneficio (*Knip et al., 2010*). Además, el análisis de estas variaciones provee una visión del uso y requerimientos de cada especie para la selección de hábitats (*Reese, 1978; Winter & Ross, 1982; Harris et al., 1990*).

Las especies de elasmobranquios reportadas para la región pacífico de Costa Rica representan un 58% (equivalente a 151 especies) del total de especies que se han descrito para este grupo en el Pacífico Oriental Tropical (POT) (*Espinoza et al., 2018*). Actualmente, las especies son asignadas bajo categorías relacionadas al estado de sus poblaciones; sin embargo, debido a la limitada información sobre las poblaciones de elasmobranquios, específicamente para el grupo de los batomorfos el número de especies asignadas a una categoría puede ser mayor o menor de lo que se reporta (*Espinoza et al., 2018*). Por ejemplo, según la Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) el 41% de las especies de elasmobranquios registradas en aguas costarricenses se encuentran en la categoría de “Datos insuficientes (DD)” (*Dulvy et al., 2017*). Esta

categoría comprende especies que podrían encontrarse en otro estatus de conservación (e.g En peligro (EN), Vulnerable (VU), Casi amenazado (NT), Preocupación Menor (LC)), y, por lo tanto, el porcentaje de especies así designadas en otras categorías puede contener errores importantes (*Espinoza et al., 2018*). Lo anterior, confiere gran importancia al estudio de las especies en categoría “DD”; además de especies que se encuentren en alguna categoría de vulnerabilidad, permitiendo así conocer el estado actual en que se encuentran estas poblaciones (*Espinoza et al., 2018*).

La mayoría de los estudios de elasmobranquios del Pacífico de Costa Rica (n= 87) se han realizado en la Isla de Cocos ubicada en la región climática del pacífico norte (n= 18) y en el Golfo de Nicoya ubicada en la región climática del pacífico central (n= 17); mientras que en la región del pacífico norte se ha estudiado en un 8% (n=5) (*Espinoza et al., 2018*). Estos estudios han seguido tres áreas de investigación: estudios en pesquerías, estudios taxonómicos y en patrones de distribución, mientras que los estudios donde se evalúa la ecología espacial, el turismo, entre otros representan menos del 8% de la investigación en este grupo (*Espinoza et al., 2018*). Además, gran parte del conocimiento actual de la ecología de los elasmobranquios, tanto para el POT como para otras regiones del mundo, proviene de la investigación de tiburones, específicamente en especies pertenecientes a los órdenes de los Carcharhiniformes y Lamniformes (*Sims et al., 2001; Heupel et al. 2009, 2014; Skomal et al., 2009; Vaudo & Heithaus, 2009; Speed et al. 2010; Gouraguine et al., 2012; Knip et al., 2010; White et al., 2013a; Yates et al., 2015, 2015a; Henderson et al., 2018*). Sin embargo, en cuanto a los batomorfos, son pocos los esfuerzos que se han dedicado al estudio de sus especies (a nivel global alrededor del ~ 43% de las especies se encuentran en “DD”); la mayoría de los estudios han abordado especies del orden de los Rajiformes (*Ebert & Silikowski, 2008*) y los Myliobatiformes (específicamente en las familias Hypnidae, Narcinidae, Rhinobatidae, Rhinopteridae, Dasyatidae), los cuales se han enfocado en la descripción de su distribución, ecología trófica, caracterización de áreas prioritarias

(como áreas de crianza o reproducción) y aspectos relacionados con la biología reproductiva (Vaudo & Lowe 2006; Collins et al., 2007, 2008; Vaudo & Heithaus, 2009, 2012; White et al., 2013, 2013a).

Dentro del grupo de los batomorfos se encuentra la familia Urotrygonidae, compuesta por 16 especies agrupadas en dos géneros: *Urobatis* y *Urotrygon* (Last et al., 2016), comúnmente denominadas “rayas redondas”. La mayoría de las especies se caracterizan por presentar tasas de fecundidad baja, tasas de madurez temprana, crecimiento rápido y periodos cortos de gestación (Cortés, 2004; Frisk et al., 2001, 2005; Mejía-Falla et al., 2012), presentando hasta tres picos reproductivos por año, es decir, presenta un ciclo reproductivo trianual. Además, suelen presentar un modo reproductivo de tipo vivíparo con histotrofia lipídica, en la cual el endometrio del útero presenta vellosidades denominadas trofonemata, capaces de generar histotrofo (o leche uterina) para la nutrición embrionaria (Musick & Ellies, 2005).

Se ha reportado que las rayas redondas, de acuerdo con la ubicación geográfica, hábitat y/o profundidad a la que se encuentren, presentan cambios en su dieta. Asimismo, utilizan diferentes hábitats de acuerdo con su talla, edad y sexo, comportamiento que suele ser determinante en la dinámica de sus poblaciones (Babel, 1997; Fahy, 2004; White & Sommerville, 2010; Espinoza et al., 2018).

La raya redonda chilena *Urotrygon chilensis* (Günther, 1872) alcanza un tamaño de 43 cm de longitud total (LT) y se distribuye a lo largo del Océano Pacífico Oriental desde el suroeste de Baja California y el Golfo de California hasta el norte de Chile, y suelen encontrarse en fondos blandos y arenosos sobre las plataformas continentales (Last et al., 2016). Por su parte, la raya redonda leoparda *Urobatis pardalis* (Moral-Flores, Angulo, López & Bussing, 2015), puede alcanzar tamaños de 38 cm LT, y se distribuye en el Océano Pacífico Central Oriental, en las costas de Costa Rica, en fondos blandos o arenosos (Last et al., 2016). El conocimiento



actual de la distribución, comportamiento y variación espacio-temporal de algunas especies de la familia Urotrygonidae para la región Pacífico de Costa Rica es escaso (e incluso nulo), tal es el caso de las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis*.

Costa Rica presenta once áreas de conservación, ubicándose una de ellas en las costas de la región norte del Pacífico costarricense, siendo esta el Área de Conservación Guanacaste (ACG), la cual comprende un área total de ~ 16.300 hectáreas, y se caracteriza por presentar diferentes tipos de ecosistemas costeros. Cortés (2017) reporta que la mayoría de los estudios realizados y publicados en esta área de conservación están enfocados en el grupo de los crustáceos, moluscos y cnidarios, los cuales representan un total de 426 especies de las 594 reportadas para el ACG; sin embargo, estudios direccionados a otros grupos como por ejemplo los elasmobranchios (3 especies reportadas) deja en evidencia la falta de investigaciones de sus ambientes marinos y costeros.

Con el fin de describir la variación espacio-temporal de la abundancia, estructura de tallas y proporción sexual de las especies de *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* ubicadas en Punta Descartes (ACG), para las épocas seca y lluvia en los años 2017 y 2018 se propone analizar la abundancia y estructura poblacional de estas especies en el Pacífico norte costarricense con el fin de comprender aspectos generales de la dinámica poblacional existente para estas especies de urotrygonidos, herramienta importante en el entendimiento de la función ecológica de los ecosistemas así como la identificación de áreas prioritarias para estos organismos facilitando el diseño de estrategias de conservación efectivas y planes de manejo pesqueros (Cortés, 2017); además, lo anterior permitirá seguir generando conocimiento que pueda contribuir a las evaluaciones del estatus de conservación realizados por la UICN para estas especies, además, de aportar conocimiento que contribuya a la generación de líneas base de especies marinas en el ACG y áreas adyacentes

## **PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

¿Por qué difiere temporalmente y espacialmente la estructura de tallas y proporción de sexos de las poblaciones de *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* en el Golfo de Santa Elena al noroeste en Costa Rica?

## HIPÓTESIS

Se ha reportado que las rayas redondas, de acuerdo con la ubicación geográfica, hábitat y/o profundidad a la que se encuentren, utilizan diferentes hábitats de acuerdo con su talla, edad y sexo, comportamiento que suele ser determinante en las dinámicas de sus poblaciones (*Babel, 1997; Fahy, 2004; White & Sommerville, 2010; Espinoza et al., 2018*), por lo tanto, se espera que la abundancia, estructura de tallas y proporción sexual de las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* presente diferencias tanto espaciales como temporales en Punta Descartes, Golfo de Santa Elena, Costa Rica.

## **OBJETIVOS**

### **General**

Describir la variación espacio-temporal de la abundancia, estructura de tallas y proporción sexual de las especies de *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* en Punta Descartes, Golfo de Santa Elena al noroeste de Costa Rica.

### **Específicos**

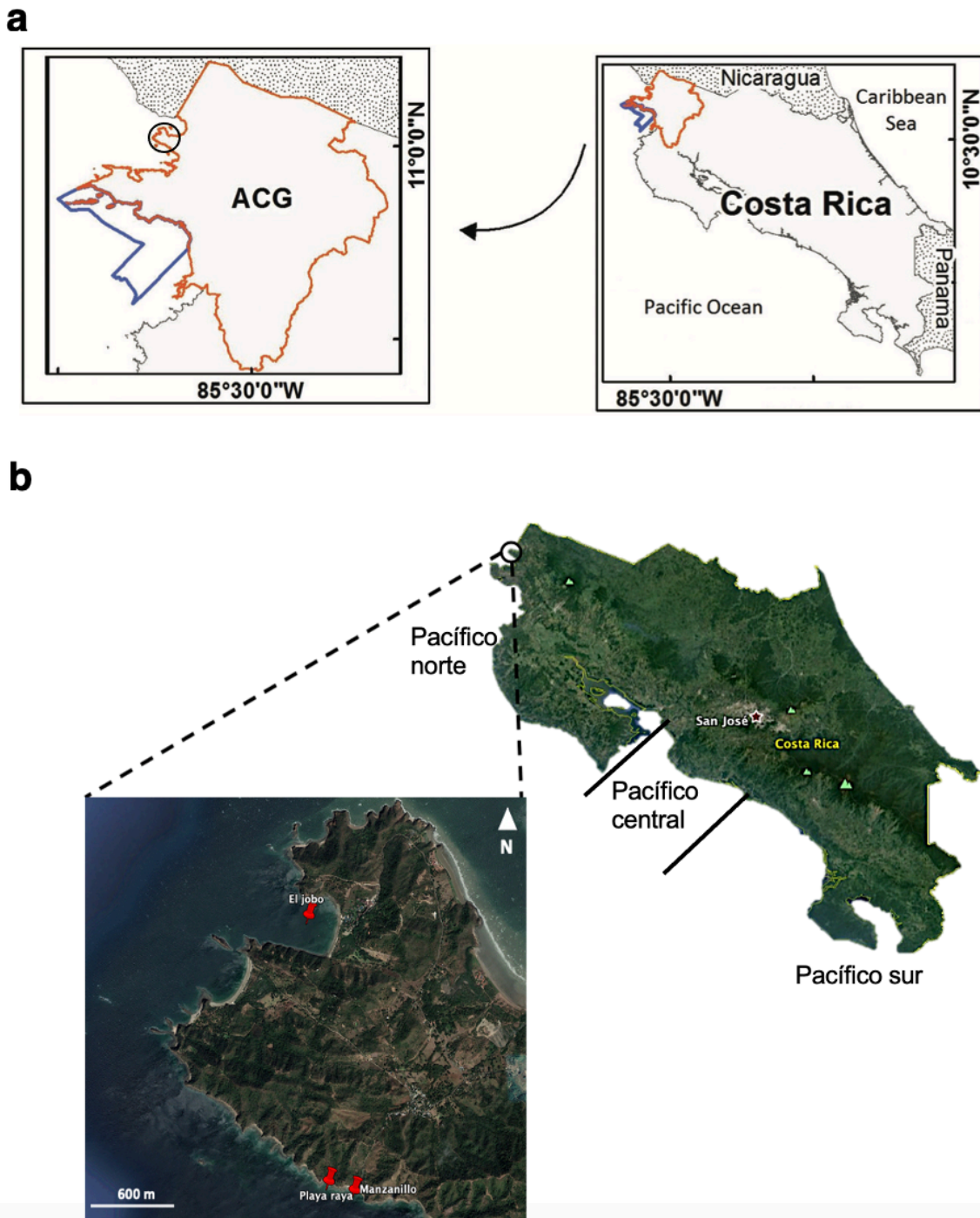
- Identificar las variaciones espacio-temporales de la abundancia de *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* en las tres localidades de Punta Descartes, Golfo de Santa Elena para las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018.
- Determinar la proporción sexual de *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* en tres localidades de Punta Descartes, Golfo de Santa Elena para las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018.
- Describir la estructura de tallas de *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* en las tres localidades de Punta Descartes, Golfo de Santa Elena para las épocas seca y de lluvia.

## ÁREA DE ESTUDIO

La costa Pacífico de Costa Rica abarca una superficie de 1.245 km, la cual se ha dividido en tres regiones climáticas con base en la intensidad y distribución de las lluvias: “Pacífico norte”, “Pacífico central” y “Pacífico sur” (Soto & Jiménez, 1985; Clarke et al., 2018).

Nuestra zona de muestreo se ubica en la región climática del “Pacífico norte” (11° 02 – 11° 00’ N y 85° 44’-85°43’ O), en el Golfo de Santa Elena. Esta región se extiende desde la frontera con Nicaragua hasta el norte de Tvives (en la provincia de Puntarenas) y se ubica dentro del Área de Conservación de Guanacaste (ACG) al noroeste en la provincia de Guanacaste (Figura 1a y b; Soto & Jiménez, 1985). El ACG comprende un área marina de 430 km<sup>2</sup> y se encuentra ubicada en una zona de afloramientos generados por la influencia de la Corriente de California y el Domo Térmico de América Central o también conocido como el Domo Térmico de Costa Rica (Fiedler 2002; Cortés, 2017).

La región climática del “Pacífico norte” se caracteriza por presentar una precipitación pluvial promedio anual de 788 - 2000 mm con temperaturas que varían entre 24 - 26.8 °C (Soto & Jiménez, 1985; Tejedas-Rivas, 2002). Presenta un ecosistema de bosque seco tropical con gran variedad de componentes geomorfológicos (litorales rocosos, playas, islas, golfos y bahías) y hábitats (e.g. manglares, estuarios; Denyer & Cárdenas 2000; Cortés & Jiménez 2003; Zamora-Trejos & Cortés, 2009), además, exhibe un patrón climático monomodal con una época seca de diciembre hasta abril y una época de lluvia de mayo a noviembre (Fiedler & Talley, 2006; Wehrtmann & Cortés, 2009).



**Figura 1.** Área de estudio. (a) Área de Conservación de Guanacaste en Costa Rica (Tomado de Cortés, 2017) y (b) Vista satelital del área de estudio. Google. (s.f) [Mapa de Costa Rica en Google Earth Pro 7.3.3.7786]. Recuperado el 6 de julio de 2020.

## METODOLOGÍA

Los datos empleados para este estudio fueron proporcionados por el proyecto “Diversidad y abundancia de rayas en el Golfo de Santa Elena, Punta Descartes, Bahía Salinas” durante 2017 y 2018, bajo la dirección del Equipo Tora Carey y el Laboratorio Biomolecular de la Universidad Veritas (Costa Rica). El objetivo del proyecto fue “determinar la diversidad, abundancia, y distribución a través de los movimientos de especies de rayas en el Golfo de Santa Elena, Punta Descartes, Bahía Salinas, para contribuir al conocimiento de la historia de vida de las especies de rayas en Costa Rica y América Latina, con número de licencia científica para recolecta: ACG-014-2018.

Se recolectaron individuos de las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* a profundidades menores o iguales a 15 m mediante buceo semi-aútonomo o apnea, utilizando como arte de pesca, redes de mano de manera activa con un promedio de dos horas en tres localidades en las costas de Punta Descartes: Manzanillo, Playa El Jobo y Playa Raya. Una vez capturados los individuos, se registraron medidas morfométricas como: ancho del disco (AD) y longitud total (LT). Posteriormente, se diferenció entre hembras y machos por la presencia/ausencia de mixopterigios (órgano reproductor masculino). A las hembras por medio de registros de distensión abdominal y ecografías se les determinó presencia/ ausencia de embriones (preñez) (Axmman, 2020), con el fin de evidenciar picos de hembras preñadas en ambas especies. Una vez registrados los datos, los individuos fueron liberados nuevamente.

Los datos mensuales de abundancia fueron organizados respecto a dos épocas (seca y lluvia) registradas en la región climática norte del Pacífico de Costa Rica (Fiedler & Talley, 2006; Wehrtmann & Cortés, 2009).

## TRATAMIENTO DE DATOS

Con el fin de cumplir los objetivos planteados en el presente estudio se realizaron los siguientes análisis de datos teniendo en cuenta como factores explicativos/predictores el año (2017, 2018), la época (seca y lluvia) y la localidad (Manzanillo, Playa El Jobo y Playa Raya).

### *Análisis de abundancia*

La abundancia total de las especies *U. chilensis* y *U. pardalis* fueron estandarizadas a captura por unidad de esfuerzo (CPUE), siendo definida como el número de individuos por día de muestreo.

En una matriz de datos se compiló las CPUE de las especies para cada una de las localidades de muestreo. Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) empleando las funciones incluidas en el paquete estadístico “MASS” (*Ripley et al., 2017*) para evaluar las diferencias en la CPUE en función de la localidad, año y época de muestreo, y de las posibles combinaciones de estos tres factores. Para todos los modelos se utilizó una distribución Gamma (log-link) (ver tabla de AICc en anexos) (*Venables & Dichmont, 2004; Hector, 2015; Bogotá-Gregory et al., 2020*), además se confirmó que las distribuciones de los residuales satisficieran los supuestos del modelo establecido (datos distribuidos independientemente, homogeneidad de varianzas y normalidad en los residuos).

El criterio para seleccionar el modelo que mejor describe la CPUE se realizó por medio del Criterio de Información de Akaike (AICc). Se calcularon los mínimos cuadrados y los intervalos de confianza del 95% asociados a cada factor utilizando el paquete estadístico “emmeans” (*Lenth et al., 2019*), probando las diferencias estadísticamente significativas con la prueba post-hoc de Tukey-HSD.



### *Proporción de sexos*

Para evaluar si la proporción sexual de las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatris pardalis* difirió o no de la relación de una hembra por cada macho (1H:1M) (Zar, 1996), a partir del número total de ejemplares recolectados para ambos sexos se realizó una prueba chi-cuadrada ( $X^2$ ) (Sokal & Rohlf, 1998). Este procedimiento se llevó a cabo para cada una de las especies por separado. Para cada especie se realizaron las respectivas combinaciones correspondientes a especie-año-época-localidad.

### *Estructura de tallas*

Para describir la estructura de tallas de cada especie, se realizaron gráficos de frecuencias del AD agrupándolas en las categorías neonatos, juveniles y adultos, tomando en consideración los factores época y localidad, así como el sexo de los organismos.

La asignación de las clases neonatos, juveniles y adultos para *U. chilensis* se estableció acorde con lo propuesto por Guzmán-Castellanos (2015), neonatos: 10 – 14.5 cm LT; hembras juveniles: 15 – 33.5 cm LT; macho juveniles: 15 – 27 cm LT; hembras adultas >34 cm y machos adultos >45 cm LT. Mientras que para *U. pardalis* se agruparon tomando como base lo reportado por Moral- Flores *et al.* (2015), con neonatos: 11 – 13.9 cm LT; y adultos > 30.4 cm LT.

Adicionalmente, para cada especie se realizaron regresiones lineales y regresiones lineales mixtas empleando las funciones incluidas en los paquetes estadísticos “stats” (R Core Team, 2020) y “lme4” (Bates *et al.*, 2015) en función de la localidad, época y sexo, y de las posibles combinaciones de estos tres factores. El criterio para seleccionar el modelo que mejor describe la variabilidad del AD se realizó por medio del AICc. Se calcularon los intervalos de confianza del 95%

asociados a cada factor utilizando el paquete estadístico “emmeans” (*Lenth et al., 2019*), probando las diferencias estadísticamente significativas con la prueba post-hoc de Tukey-HSD.

Todos los análisis se realizaron con un nivel de significancia de  $\alpha=0.05$  con el programa de licencia libre R, versión 1.2.5033 (*R Core Team, 2020*).

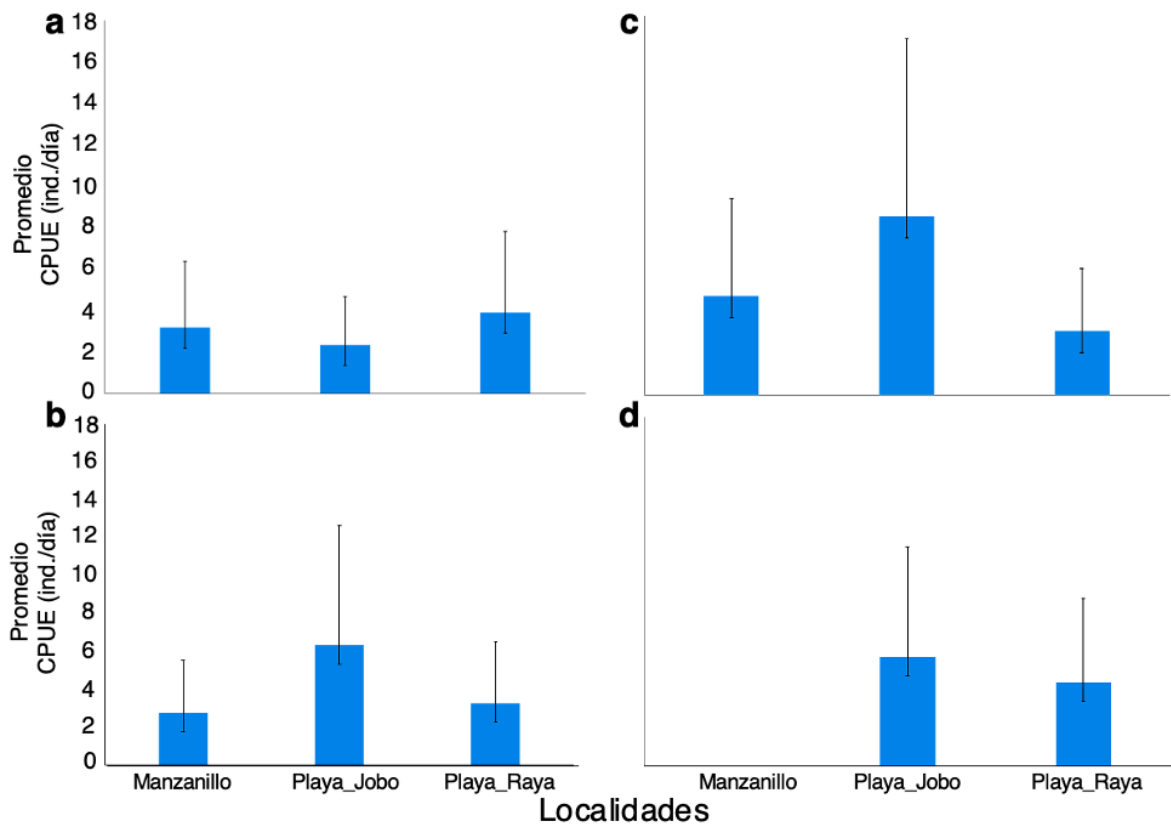
### *Datos preñez*

Los datos de preñez de las especies *U. chilensis* y *U. pardalis* fueron graficados teniendo en cuenta los datos de los meses de muestreo, agrupando las tres localidades en Punta Descartes, con el fin de poder evidenciar picos de hembras preñadas a lo largo de un ciclo anual.

## RESULTADOS

### *Análisis de abundancia*

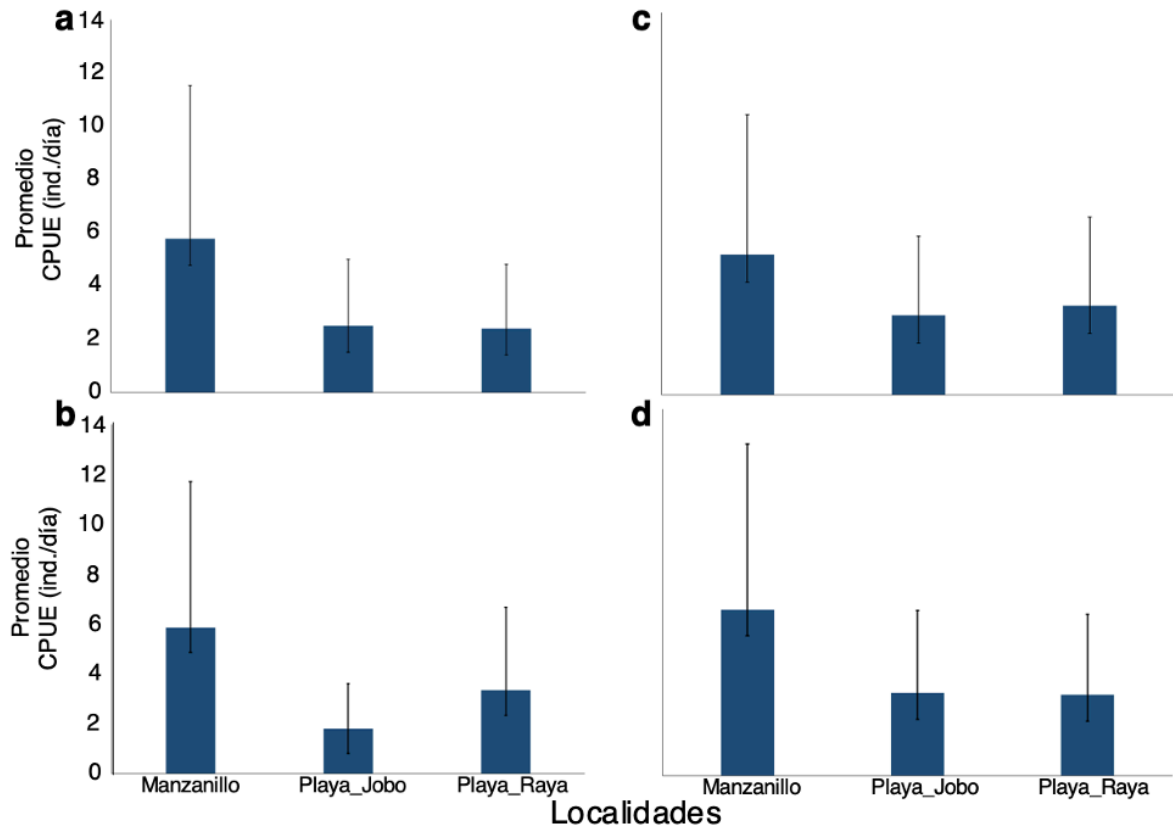
Se registraron 543 individuos en total de *Urotrygon chilensis*. Desde el punto de vista temporal para el año 2017, la época de lluvias presentó mayor cantidad de organismos (52.6 ind./día) que la época seca (31.4 ind./día); y para el año 2018 la época seca presentó la mayor cantidad de organismos (59.6 ind./día) que la época de lluvia (45.6 ind./día). De manera espacial para el año 2017, el mayor número de individuos se encontró en Playa El Jobo (32.3 ind./día) seguida por Playa Raya (28 ind./día) y la más baja en Manzanillo (23.7 ind./día); y para el año 2018, el mayor número de individuos se encontró en Playa El Jobo (64.9 ind./día) seguida por Playa Raya (26.3 ind./día) y la más baja en Manzanillo (14 ind./día). Al analizar la CPUE de manera espacio-temporal para el año 2017, la especie fue más abundante en Playa El Jobo durante la época lluvia (25.3 ind./día); y durante el año 2018 fue más abundante en Playa El Jobo durante la época seca (22.6 ind./día; Figura 2).



**Figura 2.** CPUE promedio de *Urotrygon chilensis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. (a) Seca, 2017. (b) Lluvia, 2017, (c) Seca, 2018, y (d) Lluvia, 2018.

Para la especie *Urobatris pardalis* se registraron 483 individuos en total. Desde el punto de vista temporal para el año 2017, la época de lluvia presentó mayor cantidad de organismos (53.6 ind./día) que la época seca (40.6) ind./día y para el año 2018 la época de lluvia presentó la mayor cantidad de organismos (43.9 ind./día) que la época seca (42.2 ind./día). De manera espacial para el año 2017, el mayor número de individuos se encontró en Manzanillo (58 ind./día) seguido por Playa El Jobo (19 ind./día) y la más baja en Playa Raya (17.2 ind./día); y para el año 2018, el mayor número de individuos se encontró en Manzanillo (39.5 ind./día) seguido por Playa Raya (25.3 ind./día) y la más baja en Playa El Jobo (21.3 ind./día).

Al analizar la abundancia de manera espacio-temporal para el año 2017 y 2018, la especie fue más abundante en Manzanillo durante la época lluvia (34.6 ind./día; 19 ind./día; Figura 3).



**Figura 3.** CPUE promedio de *Urobatis pardalis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. (a) Seca, 2017. (b) Lluvia, 2017, (c) Seca, 2018, y (d) Lluvia, 2018.

Según AICc el modelo que mejor describe la variabilidad de la abundancia para la especie *U. chilensis* fue aquel que incluyó los factores localidad y año ( $R^2$ : 22.57) (Anexo I; Tabla A1).

A pesar de que se observó un efecto del factor año, la localidad, fue el único factor en tener un efecto estadísticamente significativo ( $p=0.03$ ). Una vez

observadas estas diferencias, la prueba de comparación múltiple de Tukey-HSD mostró que las diferencias fueron en las localidades de Playa El Jobo y Playa Raya ( $p=0.0562$  Anexo II; Figura A1).

Mientras que para la especie *U. pardalis*, según AICc, el modelo que mejor describió la variabilidad de la abundancia es el factor localidad ( $R^2: 26.07$ ;  $p=3.8e-15$ ) (Anexo I; Tabla A2). Con respecto a la prueba de comparación múltiple de Tukey-HSD, mostró que las diferencias fueron en las localidades de Manzanillo y Playa El Jobo ( $p= 0.0003$ ; Anexo II; Figura A2).

#### *Proporción de sexos*

Para la especie *U. chilensis* se obtuvieron 310 hembras y 233 machos en total. Para la clase neonato se obtuvo una proporción sexual de 1.1H:1M; para los juveniles de 1.33H:1M y para los adultos de 2.33H:1M. Al realizar el análisis tomando en cuenta los factores año, época y localidad se encontraron diferencias en las combinaciones **2017:seca:Playa Raya** ( $p = 0.004$ ) y **2018:lluvia:Playa Jobo** ( $p = 0.033$ ; Tabla 1).

Para la especie *U. pardalis* se obtuvieron 328 hembras y 110 machos en total. Para la clase neonato se obtuvo una proporción sexual de 4H:1M; para los juveniles de 4.7H:1M y para los adultos de 2.8H:1M. Al realizar el análisis tomando en cuenta los factores año, época y localidad se encontraron diferencias en las combinaciones **2017:lluvia:Manzanillo** ( $p=0.05$ ), **2017:lluvia:Playa Jobo** ( $p=0.036$ ), **2018:seca:Playa Jobo** ( $p=0.049$ ) y **2018:lluvia:Playa Jobo** ( $p=0.05$ ; Tabla 2).

Tanto para *U. chilensis* como para *U. pardalis* se registraron mayores abundancias en las hembras que en los machos para las dos épocas (seca, lluvia) y en los dos años (2017, 2018) evaluados.

**Tabla 1.** Proporción sexual para hembras y machos de *Urotrygon chilensis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. Manzanillo: M; Playa El Jobo: PJ; Playa Raya: PR. \*Diferencias significativas.

Combinación	Año	Época	Localidad	Hembras	Machos	Proporción ♀ / ♂	<i>p</i>
1	2017	Seca	M	14	18	1.2:1	0.802
2		Lluvia	M	13	17	1.3:1	0.795
3		Seca	PJ	8	5	1.6:1	0.843
4		Lluvia	PJ	42	32	1.3:1	0.509
5		Seca	PR	35	8	4.3:1	0.004*
6		Lluvia	PR	16	16	1:1	1
7	2018	Seca	M	13	5	2.6:1	0.305
8		Lluvia	M	1	0	-	-
9		Seca	PJ	68	74	1.1:1	0.812
10		Lluvia	PJ	71	38	1.8:1	0.033*
11		Seca	PR	4	5	1.25:1	-
12		Lluvia	PR	25	15	1.6:1	0.367

**Tabla 2.** Proporción sexual para hembras y machos de *Urobatris pardalis* en tres localidades, durante las épocas seca y de lluvia en los años 2017 y 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. Manzanillo: M; Playa El Jobo: PJ; Playa Raya: PR. \*Diferencias significativas.

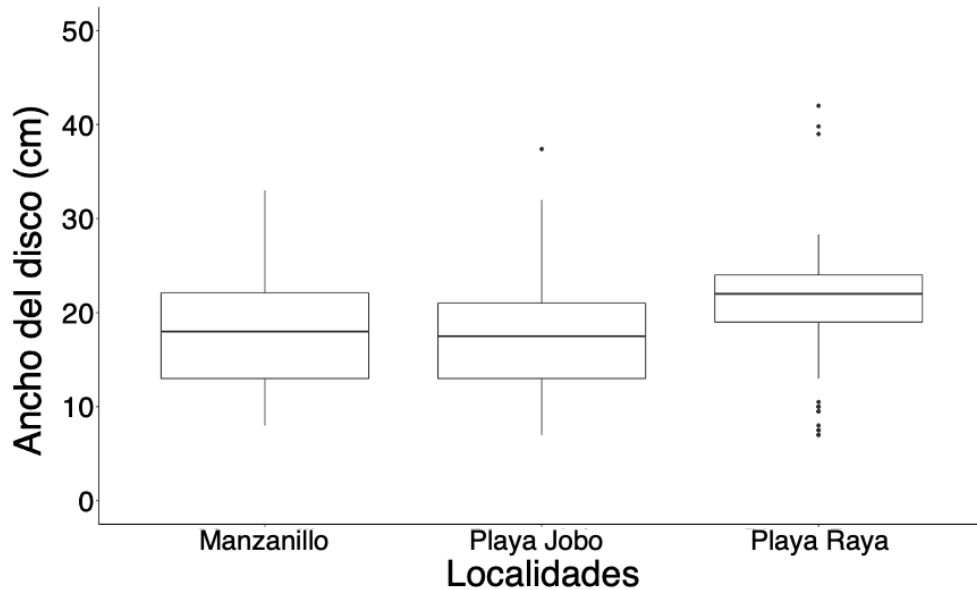
Combinación	Año	Época	Localidad	Hembras	Machos	Proporción ♀ / ♂	p
1	2017	Seca	M	16	15	1.06:1	-
2		Lluvia	M	94	13	7.2:1	5.398E-09*
3		Seca	PJ	4	6	1.5:1	-
4		Lluvia	PJ	13	1	13:1	0.036*
5		Seca	PR	14	9	1.5:1	0.656
6		Lluvia	PR	20	11	1.8:1	0.368
7	2018	Seca	M	21	11	1.9:1	0.311
8		Lluvia	M	22	11	2:1	0.261
9		Seca	PJ	38	16	2.3:1	0.049*
10		Lluvia	PJ	73	3	24.3:1	5.177E-10*
11		Seca	PR	4	7	1.7:1	0.829
12		Lluvia	PR	9	7	1.2:1	-

### *Estructura de tallas*

Según AICc el modelo que mejor describe la variabilidad del AD para la especie *U. chilensis* fue aquel que incluyó los factores época, sexo y localidad como variable aleatoria (Anexo I; Tabla A3).

Se observó un efecto estadísticamente significativo por los factores evaluados ( $p < 0.0001$ ). Una vez observadas estas diferencias, la prueba de comparación múltiple de Tukey-HSD mostró que las variaciones se dieron entre sexos ( $p < 0.0001$ ) durante las épocas ( $p < 0.0001$ ) y las localidades evaluadas ( $R^2$  marginal = 0.112;  $R^2$  condicional = 0.232). La localidad que explica las variaciones en el AD es la localidad de Playa Raya ( $p = 0.05$ ; Figura 4).





**Figura 4.** Variaciones del AD para la especie *Urotrygon chilensis* para las localidades de Manzanillo, Playa El Jobo y Playa Raya en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica.

Para la especie *U. pardalis*, según el AICc el modelo que mejor describe la variabilidad del AD fue aquel que incluyó el factor sexo ( $R^2 = 0.044$ ; Anexo I; Tabla A4). El factor sexo, fue el único factor que mostró tener un efecto significativo ( $p = 4.91E-06$ ) en las variaciones del AD (Anexo II; Figura A3).

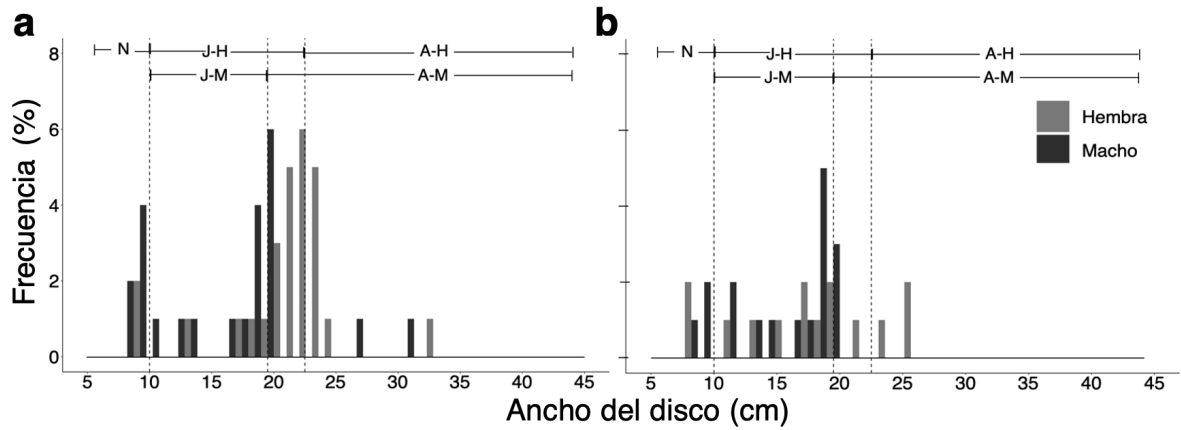
El intervalo de tallas obtenido para *U. chilensis* fue de 11-50.1 cm LT (7- 39.5 cm AD) para hembras y de 12- 45 cm LT (8-29.5 cm AD) para los machos. Los neonatos presentaron tallas de 7-10 cm AD; las hembras juveniles de 10.5-22.5 cm AD, los machos juveniles de 10.5-19.5 cm AD; y las hembras adultas de 23-39.5 cm AD y los machos adultos de 20-29.5 cm AD; se obtuvieron un total de 57 neonatos, 372 juveniles y 114 adultos.

Los histogramas de frecuencia se hicieron con base a los factores que fueron estadísticamente significativos para cada una de las especies; para *U. pardalis* el intervalo de tallas obtenido fue de 13.5-47 cm LT (8-32 cm AD) en hembras y de 12.6-37.7 cm LT (7.5-31.5 cm AD) para los machos. Los neonatos presentaron tallas entre 7.5 – 10 cm AD; hembras juveniles de 11 – 14.5 cm AD, los machos juveniles de 11 – 14 cm AD; y hembras adultas de 15 – 32 cm AD y los machos adultos de 15 – 31.5 cm AD; se obtuvieron un total 10 neonatos, 45 juveniles y 383 adultos.

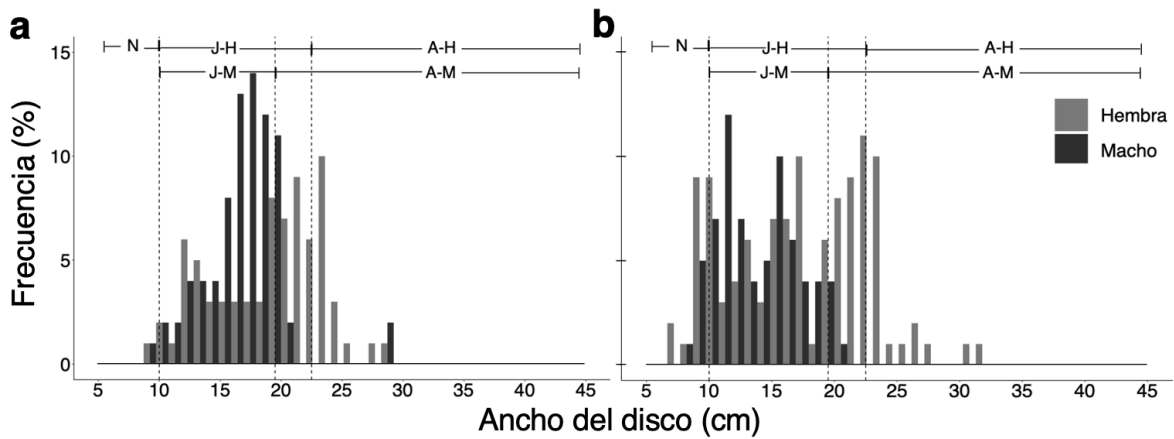
En ambas especies, las hembras presentaron tallas mayores que los machos. La hembra más grande registrada de *U. chilensis* fue de 50.1 cm LT (39.5 cm AD) en el año 2017, época de lluvia y localidad de Playa Raya y de 47 cm LT (32 cm AD) para *U. pardalis* en el año 2017, época de lluvia y localidad de Manzanillo.

Durante la época seca en las diferentes localidades se encontró que para Manzanillo la clase presente con mayor frecuencia fue la clase adultos en hembras y para los machos la clase juveniles (Figura 5a); para Playa El Jobo tanto las hembras como los machos presentaron la mayor frecuencia en la clase juveniles (Figura 6a); y para la localidad de Playa Raya las hembras se presentaron en mayor frecuencia en la clase adultos y los machos en la clase juveniles (Figura 7a). Para las tres localidades, la clase que se presentó en menor frecuencia tanto en hembras como en machos fue la clase neonatos.

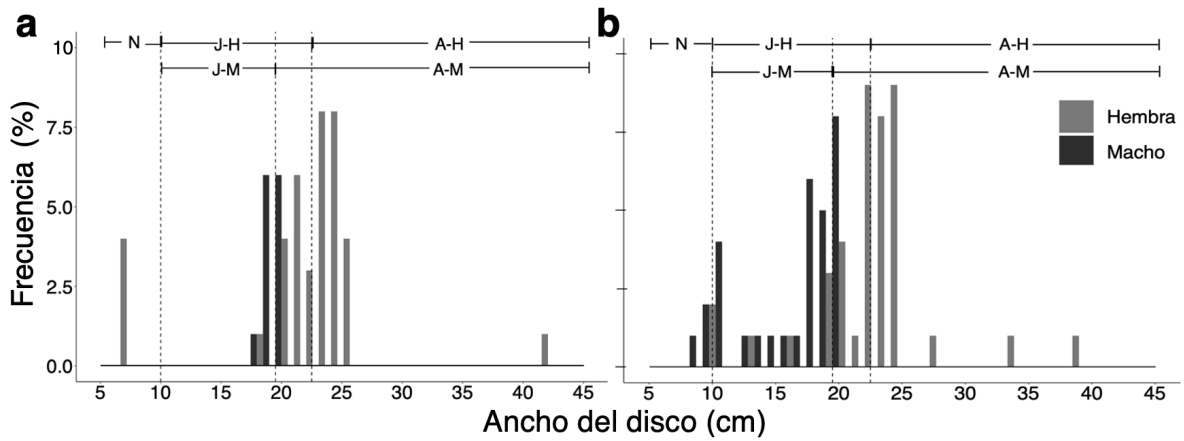
Para la época de lluvia en la localidad de Manzanillo la clase presente con mayor frecuencia fue la clase juveniles en ambos sexos (Figura 5b). Para la localidad de Playa El Jobo y Playa Raya las hembras presentaron las mayores frecuencias en la clase adultos y los machos en la clase juveniles (Figura 6b y 7b); para las tres localidades, la clase que se presentó en menor frecuencia tanto en hembras como en machos fue la clase neonatos.



**Figura 5.** Frecuencia de las clases de talla de *Urotrygon chilensis* para la localidad de Manzanillo durante las épocas seca (a) y de lluvia (b) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultas; A-M: machos adultos.

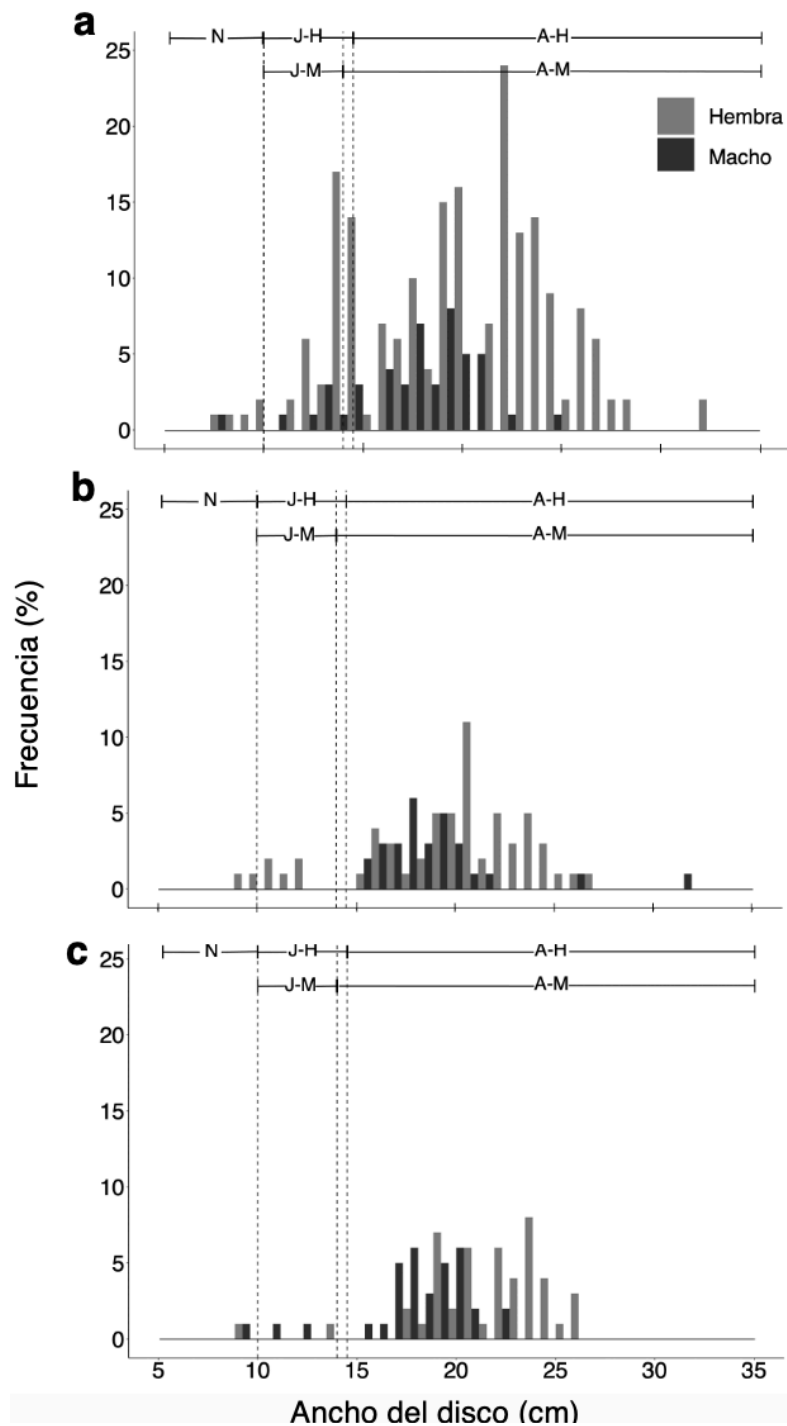


**Figura 6.** Frecuencia de las clases de talla de *Urotrygon chilensis* para la localidad de Playa El Jobo durante las épocas seca (a) y de lluvia (b) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultas; A-M: machos adultos.



**Figura 7.** Frecuencia de las clases de talla de *Urotrygon chilensis* para la localidad de Playa Raya durante las épocas seca (**a**) y de lluvia (**b**) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultos; A-M: machos adultos.

Mientras que para *U. pardalis* en las diferentes localidades se encontró que la mayor frecuencia tanto en hembras como en machos se presentó en la clase adultos y la menor en la clase neonatos (Figura 8).



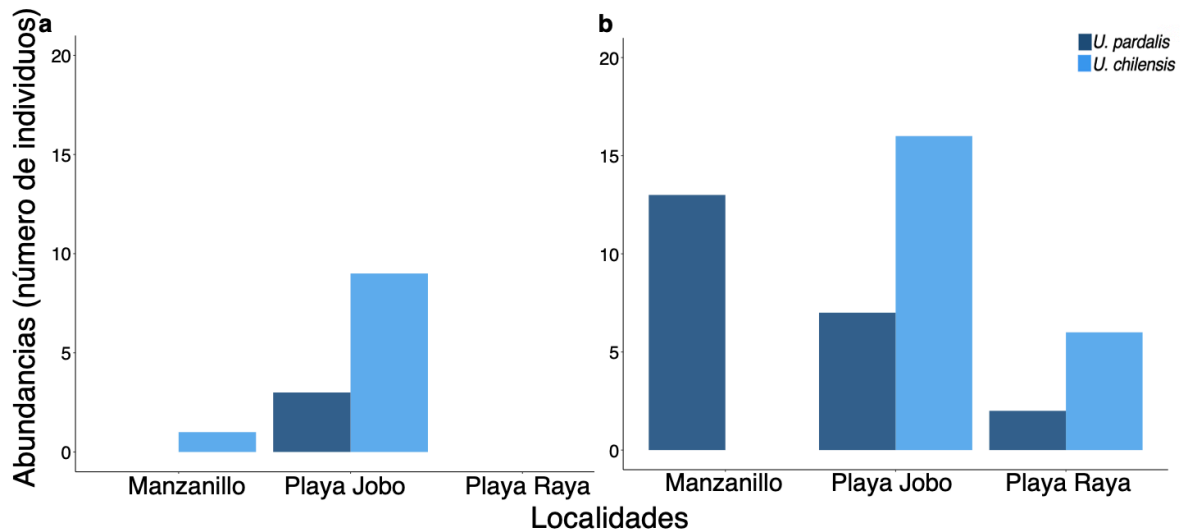
**Figura 8.** Frecuencia de las clases de talla de *Urobatris pardalis* para las localidades de (a) Manzanillo, (b) Playa El Jobo y (c) Playa Raya en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica. N: neonatos; J-H: hembras juveniles; J-M: machos juveniles; A-H: hembras adultos; A-M: machos adultos.

### Datos preñez

Durante el muestreo se encontraron 61 hembras en esta condición ( $n= 35$  *U. chilensis*;  $n= 26$  *U. pardalis*), de las cuales, únicamente una hembra de la especie *U. pardalis* fue registrada para el año 2017 durante la época seca en la localidad de Playa Raya.

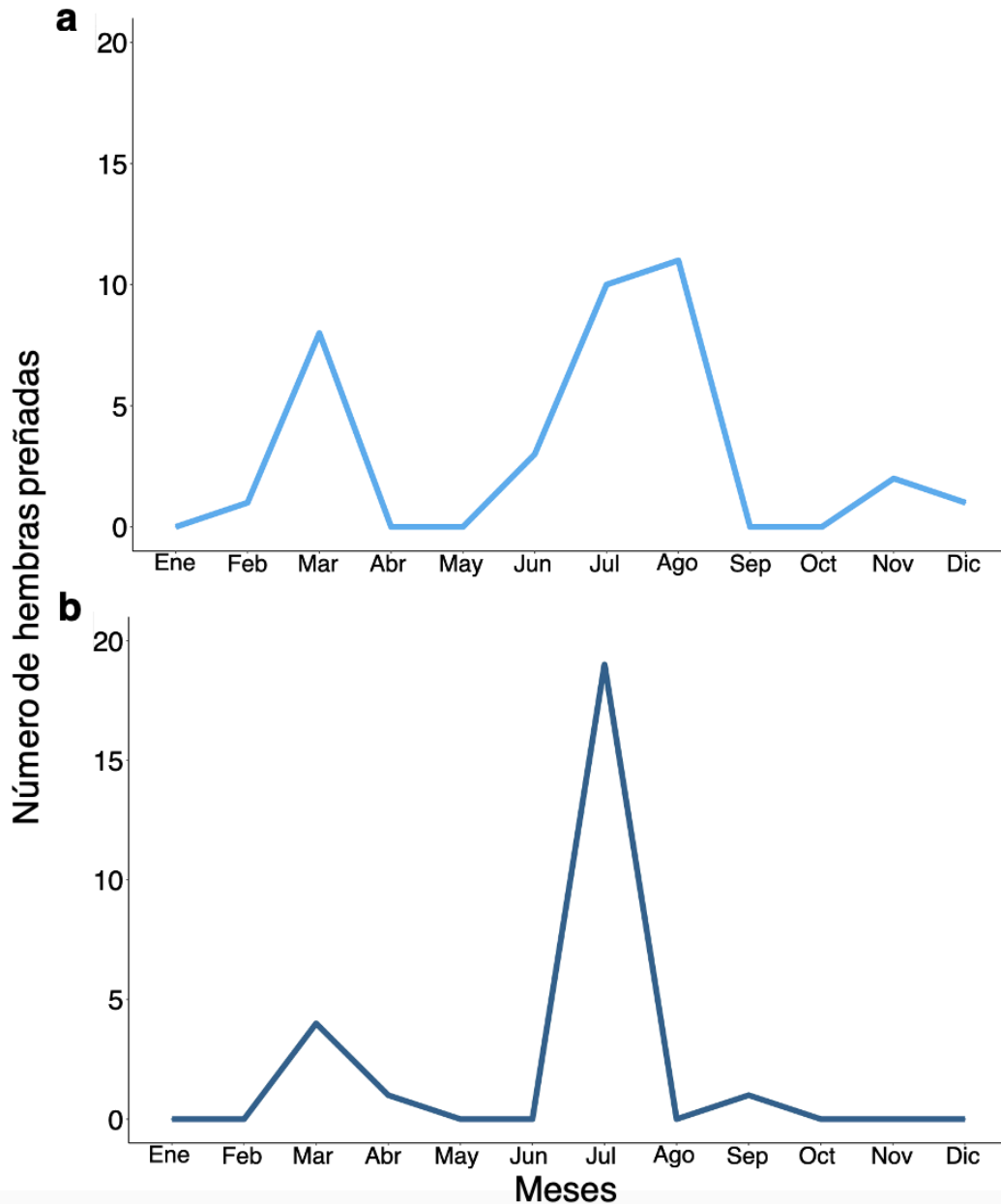
Para la especie *U. chilensis* en el año 2018 durante la época seca se registraron 10 hembras preñadas: uno en la localidad de Manzanillo y nueve para Playa El Jobo. Para la época de lluvia se registraron 25 hembras preñadas: 17 en Playa El Jobo y ocho para Playa Raya (Figura 9).

Para la especie *U. pardalis* en el año 2018 durante la época seca se registraron tres hembras preñadas para la localidad de Playa El Jobo. Para la época de lluvia se registraron 22 hembras preñadas: 13 individuos para Manzanillo, siete individuos para Playa El Jobo y dos para Playa Raya (Figura 9).



**Figura 9.** Abundancias totales de las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* en condición de preñez durante las épocas seca (a) y de lluvia (b) en el año 2018 en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica.

Ambas especies muestran dos picos de hembras preñadas a lo largo de un año para las tres localidades en Punta Descartes en el año 2018. El primer pico reproductivo se da en la época seca, específicamente en el mes de marzo y el segundo pico en la época de lluvia entre los meses de julio-agosto (Figura 10a y b).



**Figura 10.** Frecuencia mensual de hembras preñadas de *Urotrygon chilensis* (a) y *Urobatis pardalis* (b) en Punta Descartes (Golfo de Santa Elena), Costa Rica para el año 2018.

## DISCUSIÓN

Los patrones de distribución de las especies forman parte de los parámetros de mayor importancia para conocer tendencias en la abundancia espacio-temporal de las poblaciones (Turchin, 1998; Speed et al., 2010). Algunos autores (Vaudo & Heithaus, 2009; Vaudo & Heithaus, 2012) han mencionado que los batomorfos son mesodepredadores que juegan un papel importante en las zonas costeras en el fondo marino, específicamente en ambientes arenosos o fangosos, debido a que contribuyen con la bioturbación y dinámica de los nutrientes que se encuentran en estas zonas (Thrush et al., 1991; Yahel et al., 2008).

La abundancia y patrones de distribución espacio-temporal de las especies de elasmobranquios suelen verse afectados por procesos locales y regionales (Huston, 1999). Dentro de los procesos a nivel local, ocurren eventos de competencia, depredación y variabilidad ambiental, y son considerados locales debido a que suelen reducir la abundancia y la diversidad; mientras que los procesos regionales como mutualismo, diferenciación en las tasas de especiación e inmigración, entre otros, se diferencia de los locales debido a que estos tienden a incrementar la abundancia y la diversidad (Huston, 1999), así como, los factores bióticos y abióticos, lo que sugiere que estos organismos pueden adoptar diferentes patrones en respuesta a las variaciones en las condiciones dadas en un área (Yates et al., 2015). Por ejemplo, las especies *Urotrygon chilensis* y *Urobatis pardalis* fueron dominantes de la fauna de elasmobranquios asociados a ambientes costeros del ACG en Punta Descartes durante el periodo de 2017 y 2018. Aunque ambas especies estaban presentes en la época de lluvia, la especie *U. chilensis* tuvo abundancias más altas (543 ind.) en comparación con *U. pardalis* (438 ind.).

La variación en la abundancia, puede ser explicado por la metodología empleada, debido a que en las zonas de estudio se realizaron muestreos en aguas someras durante la jornada diurna (menores o igual a los 15 m de profundidad), que



se caracterizan por beneficiar a las especies, ya que reducen el riesgo de depredación por depredadores de gran tamaño (Nixon, 1995; Walker & Heesen, 1996; Yates et al., 2015).

Otro factor que podría estar generando diferencias en la abundancia de ambas especies son los eventos de distribución vertical como los desplazamientos batimétricos y los desplazamientos diales (día-noche) sugiriendo que *U. pardalis* tiende a desplazarse a zonas más profundas o que puede ser considerada una especie de hábitos nocturnos (especie nocturna) (Fahy, 2004). Lo anterior, también ha sido sugerido para otras especies de batomorfos de la familia Urotrygonidae, por ejemplo, en el sur de la Florida en el condado de Broward, la especie *U. jamaicensis* presentó mayor actividad durante la noche. Fahy (2004), determinó que este comportamiento se debe a eventos de forrajeo, ya que en la noche organismos como poliquetos y crustáceos presentan mayor actividad, los cuales son considerados presas de los urotrigonidos.

A pesar de que la abundancia de ambas especies fueron mayores durante la época de lluvia, *U. chilensis* presentó una menor variabilidad respecto a la época, lo que podría estar dando evidencia de que esta es una especie tolerante a la variación estacional de factores abióticos (como la salinidad, turbidez, temperatura, oxígeno disuelto, entre otros) y tolerante en el aprovechamiento de la oferta de nutrientes que se da durante ambas épocas.

Por otro lado, la abundancia de *U. pardalis* varió más entre las épocas, siendo notablemente mayor en la época de lluvia. La precipitación anual en la región climática del Pacífico norte de Costa Rica es en promedio de 788-2000 mm (Soto & Jiménez, 1982; Tejada-Rivas, 2002), lo que genera un aumento en la afluencia de agua continental a la zona costera, así como escorrentías hacia estas zonas, causando una disminución en la salinidad (Knip et al., 2010), favoreciendo la abundancia de algunos organismos. Sumado a esto, durante la época de lluvia, se

presentan temperaturas elevadas, generando un aumento en la productividad primaria (NOAA 1998; Perna & Burrows, 2005; Yates et al., 2015), condición que influye para que las presas sean abundantes (Walker & Heesen, 1996; Yates et al., 2015).

Por otro lado, la baja abundancia en la época seca puede deberse a que, en la zona se presenta un fenómeno conocido como Domo Térmico de Costa Rica, lo que ocasiona que durante los meses de enero a abril (época seca), vientos intensos (alisios) sobre el Golfo de Papagayo y el Golfo de Panamá tengan influencia sobre la distribución superficial de la temperatura superficial del mar, la salinidad y el oxígeno disuelto, generando aguas más frías, más salinas y por ende con menor concentración de oxígeno disuelto (Fiedler, 2002; Fiedler & Talley, 2006; Kessler, 2006), condiciones que resultan adversas para la permanencia de algunas especies en la zona.

Además de los factores abióticos, la abundancia de las especies bajo estudio pueden verse afectadas por la competencia interespecífica. Lo anterior, es soportado por algunas investigaciones, donde se evalúa la ecología trófica de estas especies, entre otras, donde se ha reportado que sus dietas se superponen, consumiendo poliquetos, crustáceos (sobre todo decápodos “camarones”) moluscos y peces pequeños, (Valdez-González et al., 2001; Bethea et al. 2007; González, 2007; Navia-López, 2009; Knip et al., 2010; Flores-Ortega et al., 2011, 2015), los cuales son presas dominantes en los fondos marinos de zonas costeras (Talent, 1982; Castro-Aguirre et al., 1993; Gray et al., 1997; Cruz-Escalona, 1998; González-Valdez, 2007; Navia-López, 2009). Por otro lado, estas diferencias observadas en la abundancia brindan una idea de qué tan dinámicos, heterogéneos y diversos son los ambientes costeros al momento de proveer recursos alimentarios para las especies (McCandless et al., 2007). Esto podría evidenciar que las zonas costeras del Pacífico norte de Costa Rica presentan una alta diversidad y disponibilidad de presas en estos ambientes (Cortés, 2017).

En el caso de los batomorfos, las especies con modos de reproducción vivíparo presentan hembras con mayores tamaños con respecto a los machos, tal como se observó en el ancho del disco (AD) de las especies *U. chilensis* y *U. pardalis*. Este modo de reproducción representa una ventaja adaptativa, cuando la fecundidad dependa del tamaño corporal (Goodwin *et al.*, 2002; Mejía-Falla *et al.*, 2012).

Para la especie *U. chilensis* las tallas más grandes que se han reportado son: hembras con tallas máximas de ~ 44 cm LT y machos de ~18 cm LT, en el Pacífico Mexicano (Ordoñez, 2004; Rubio-Lozano, 2009; Guzmán-Castellanos, 2010, 2015). En el presente estudio, se registraron tallas máximas de 50.1 cm LT (y 39.5 cm AD) en hembras y en machos de 47.5 cm LT (y 29.5 cm AD). Estas diferencias, pueden deberse al origen de las muestras y al arte de pesca utilizado; las tallas reportadas para el Pacífico mexicano provienen de las capturas de barcos camaroneros, que utilizan redes de arrastre (INAPESCA, 2012), mientras que en el presente estudio se utilizó una pesca dirigida con redes de mano; además, las capturas de los individuos en este estudio se realizaron en áreas costeras (aguas someras), a diferencia de los otros estudios, sin embargo, la profundidad no se considera un factor determinante debido a que no se hizo registro de este, aunque, este factor podría también estar generando diferencias en las tallas reportadas y observadas.

En *U. pardalis*, la talla máxima reportada en este estudio fue de ~ 47 cm LT (hembras: 47 cm LT y 32 cm AD; machos: 45.8 cm LT y 31.5 cm AD) similar a lo que reporta Moral-Flores *et al.* (2015) para la región norte del Pacífico de Costa Rica (46.2 cm LT en hembras), lo cual pudo deberse a que ambas zonas de estudio están dentro de la misma región.

Por otra parte, aunque *U. chilensis* y *U. pardalis* son especies simpátricas, exhibieron diferencias espaciales en cuanto a las clases de talla. Para la especie *U. chilensis* la mayor frecuencia de las clases evaluadas (neonato, juveniles y adultos)

se presentó en la localidad de Playa El Jobo, esto puede deberse a que esta localidad se encuentra más cercana a zonas remanentes de manglares (Soto & Jiménez, 1982, 1985; Tejadas-Rivas, 2002; Zamora-Trejos & Cortés, 2009). Además, en Playa El Jobo se presenta un mayor tamaño con respecto a las otras playas evaluadas, lo que aumenta la probabilidad de presentar una mayor heterogeneidad espacial. Estudios que tratan acerca de los patrones ecológicos de distribución de especies de elasmobranquios en zonas costeras sugieren que áreas como las bahías son de gran importancia por la heterogeneidad espacial que presentan tanto en condiciones ambientales, recursos, competencia y depredación. Yates *et al.* (2015, 2015a) discute el hecho de que los elasmobranquios son organismos que responden a diferentes factores bióticos, abióticos así como a la proximidad a ciertos tipos de hábitats (e.g manglares), que en conjunto con una heterogeneidad espacial hace que zonas como las bahías presenten diferentes usos del hábitat. El hecho de cómo algunos tiburones juveniles logran evitar ser depredados y tener éxito en eventos de forrajeo puede ser influenciado por la heterogeneidad espacial que presenta la zona, así como por las condiciones ambientales. Estas características contribuyen a una mayor diversidad de presas, de tal forma que pueda estar sustentando a las diferentes clases que se estén presentando en Playa El Jobo. De igual forma, especies de tallas pequeñas, como lo son *U. chilensis* y *U. pardalis*, presentan rangos de hábitat estrechos, es decir, son especies que pueden suplir todos sus requerimientos en áreas de tamaños pequeños, a diferencia de especies con tallas mayores, que suelen usar rangos de hábitat más amplios (Pyron, 1999; Mejía-Falla & Navia, 2011).

Respecto a la especie *U. pardalis*, la mayor frecuencia de las clases evaluadas se presentó en la localidad de Manzanillo. Babel (1997), menciona que las áreas costeras tienden a presentar altas abundancias de “rayas redondas”, debido a características físicas como fondos o sustratos arenosos y/o fangosos (“blandos”), además de componentes geomorfológicos como el hecho de presentar ensenadas y bahías, que además de ser áreas que de por sí brindan protección

también poseen este tipo de fondos que favorecen la alimentación de estas rayas y la protección de las mismas (ya que suelen enterrarse en la arena), como lo son las localidades presentes en el área de Punta Descartes. Además, se ha reportado que la especie *U. pardalis* prefiere temperaturas “elevadas” alrededor de los 28 °C (Axmman, 2020), debido a que a esta temperatura se podrían incrementar las posibilidades de gestación (Mull et al., 2010), a diferencia de otras especies que prefieren temperaturas más bajas (e.g. *U. chilensis* 22 °C, Axmman, 2020), condición que le estaría brindando la localidad de Manzanillo, pues el hecho de ser una playa de menor tamaño (en comparación a la localidad de Playa El Jobo) y estar abierta al océano, las condiciones abióticas como la temperatura no suelen fluctuar tanto, es decir, se tienden a mantener estables (com. Per. Nava Sánchez; Obeso-Nieblas et al., 2008).

La estrategia reproductiva de una especie puede ser determinante para su comportamiento, lo cual se observa en la segregación de las diferentes clases de talla de los organismos de una especie. Las especies *U. chilensis* y *U. pardalis*, pertenecientes al grupo de los Urotrigonidos, presentan una reproducción vivípara matotrófica con histotrofia lipídica definitiva (Musick & Ellis, 2005). El comportamiento característico de las hembras que presentan este tipo de reproducción consiste en la búsqueda de áreas costeras con condiciones de temperatura “ideales”, condición conocida como termotaxis (Mull et al., 2010), para poder llevar a cabo el proceso de gestación y de alumbramiento. En las áreas costeras someras la temperatura del agua son más elevadas y permite una reducción significativa en el tiempo de gestación y un incremento en la talla de los embriones (Economakis & Lobel, 1998; Wallman & Bennett, 2006; Mull et al., 2010). Esto coincide con lo registrado en las localidades de Playa El Jobo y Manzanillo, tanto para *U. chilensis* como para *U. pardalis*, se encontró la mayor abundancia de hembras preñadas durante las épocas seca y lluvia, lo que además estaría indicando que presenta al menos dos picos reproductivos a lo largo del año en Punta Descartes, Costa Rica.

En este estudio, se observaron diferencias en la distribución de las especies *U. chilensis* y *U. pardalis* en las costas de Punta Descartes. La especie *U. chilensis* podría considerarse una especie tolerante o generalista debido a que su abundancia no se vio influenciada por las épocas, a diferencia de *U. pardalis* donde su abundancia se vio influenciada por la época de lluvia, factor que podría estar determinando la distribución de estas en sus posibles desplazamientos verticales, sin embargo, se requeriría realizar estudios donde se analice la distribución espacial de la especie para poder aseverar esta hipótesis. Asimismo, las clases de talla de *U. chilensis* mostraron preferencia por Playa El Jobo y *U. pardalis* por Manzanillo, evidenciando una asincronía espacial, generada para beneficio de las especies, evitando competencia interespecífica.

## **CONCLUSIONES**

- Las regiones cercanas a la costa son hábitat importante para las especies *U. chilensis* y *U. pardalis*.
- La especie *U. chilensis* no presenta variaciones temporales, a diferencia de *U. pardalis* donde sus variaciones temporales se ven influenciadas por la época de lluvia.
- Las especies *U. chilensis* y *U. pardalis* coexisten en las localidades de estudio; sin embargo, presentan asíncronía espacial.
- La mayor frecuencia de las clases neonatos, juveniles y adultos se presentó en la localidad de Playa El Jobo para *U. chilensis* y en la localidad de Manzanillo para *U. pardalis*.
- La especie *U. chilensis* es la especie que presenta las mayores tallas tanto en hembras como en machos a diferencia de *U. pardalis*.
- La talla máxima reportada para *U. chilensis* fue: 50.1 cm LT en hembras y 47.5 cm LT machos.
- La talla máxima reportada para *U. pardalis* fue: 47 cm LT en hembras y 45.8 cm LT en machos.
- *U. chilensis* y *U. pardalis* son especies que presentan dos picos de hembras preñadas. La especie *U. chilensis* presenta su primer pico para el mes de marzo y el segundo pico para los meses de julio-agosto; y *U. pardalis* presenta su primer pico en el mes de marzo y el segundo en el mes de julio.

#### **LITERATURA CITADA.**

- Axmann, J. A. 2020. *Season reproduction of female rays from the Chilean round ray (Urotrygon chilensis) and Leopard round ray (Urobatis pardalis) in the northern Pacific of Costa Rica*. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de Greifswald. Alemania.
- Babel, J.S. (1997). Reproduction, life history and ecology of the round stingray *Urolophus halleri* Cooper. *Fish. Bull. Calif. Dep. Fish Game.*, 137, 104.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. 2015. Fitting linear mixed effects models using lme4. *J. Stat. Soft.*, 67: 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bethea, D. M., Hale, L., Carlson, J. K., Cortés, E., Manire, C. A. & Gelsleichter, J. 2007. Geographic and ontogenetic variation in the diet and daily ration of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the eastern Gulf of Mexico. *Mar. Biol.*, 152: 1009-1020.
- Bogotá-Gregory, J. D., Lima, F. C. T., Correa, S. B., Oliveira, C., Jenkins, D. G., Ribeiro, F. R., Lovejoy, N. R., Reis, R. E. & Crampton, W. G. R. Biogeochemical water type influences community composition, species richness, and biomass in megadiverse Amazonian fish assemblages. *Sci. Rep.*, 10: 15349.
- Castro-Aguirre, J.L., J.J. Schmitter., E.F. Balart y R.Torres-Orozco. 1993. Sobre la distribución geográfica de algunos peces bentónicos de la costa oeste de Baja California Sur, México, con consideraciones ecológicas y evolutivas. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.*, 38: 75-102.
- Clarke, T.M., Espinoza, M., Romero Chaves, R., & Wehrtmann, I. 2018. Assessing the vulnerability of demersal elasmobranchs to a data-poor shrimp trawl fishery in Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Biol. Cons.*, 217: 321–328.



- Collins, A.B., Heupel, M.R. & Motta, P.J. 2007. Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a south-west Florida estuary. *J Fish Biol.*, 71: 1159–1178.
- Cortés, E. 2004. Life history patterns, demography, and population dynamics. In *Biology of Sharks and Their Relatives* (Carrier, J. C., Musick, J. A. & Heithaus, M. R., eds), pp. 449–469. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Cortés, J. 2017. Marine biodiversity baseline for Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica: published records. *ZooKeys.*, 652: 127-179.
- Cruz-Escalona, V.H. 1998. *Análisis trófico de la ictiofauna de la Laguna San Ignacio, B.C. S.* Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. CICIMAR-I.P.N. La Paz, B. C. S.
- Del Moral-Flores, L. F., Angulo, A., López, M. I., & Bussing, W. A. 2015. Nueva especie del género *Urobatis* (Myliobatiformes: Urotrygonidae) del Pacífico Oriental Tropical. *Rev. Biol. Trop.*, 63: 501–514.
- Denyer, P. & Cárdenas, G. 2000. Costas marinas. In: Denyer P, Kussmaul S (eds) *Geología de Costa Rica*. Ed. Tecnol. Costa Rica, Cartago, 185–218 p.
- Dulvy, N. K., Simpfendorfer, C. A., Davidson, L. N. K., Fordham, S. V., Brautigam, A., Sant, G. & Welch, D. J. 2017. Challenges and Priorities in shark and ray conservation. *Curr.*, 27, R565-R572.
- Ebert, D. & Sulikowski. J. 2008. Biology of skates. *Env. Biol. Fish.*, 80: 107-110.
- Economakis, A.E. & Lobel, P.S. 1998. Aggregation behavior of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, central Pacific Ocean. *Env. Biol. Fish.*, 5: 129–139.

- Elisio, M., Awruch, C. A., Massa, A. M., Macchi, G. J. & Somoza, G. M. 2019. Effects of temperature on the reproductive physiology of female elasmobranchs: The case of the narrownose smooth-hound shark (*Mustelus schmitti*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 284: 113242. doi: 10.1016/j.ygcen.2019.113242.
- Espinoza, M., Díaz E, Angulo, A., Hernández, S. & Clarke T.M. 2018. Chondrichthyan Diversity, Conservation Status, and Management Challenges in Costa Rica. *Front. Mar. Sci.*, 5:85. doi: 10.3389/fmars.2018.00085.
- Fahy, D. P. 2004. *Diel activity patterns, space utilization, seasonal distribution and population structure of the yellow stingray, Urobatis jamaicensis (Cuvier, 1817) in South Florida with comments on reproduction*. Tesis de Maestría. Nova Southeastern University Oceanographic Center, Florida.
- Fiedler, P. C. 2002. The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep-Sea Res. I.*, 49: 321-338.
- Fiedler, P. C., & Talley, L. D. 2006. Hydrography of the Eastern Tropical Pacific: A review. *Prog. in Oceanogr.*, 69: 143-180.
- Flores-Ortega, J. R., Godínez-Domínguez, E., & González-Sansón, G. 2015. Ecología trófica de siete especies de batoideos (Batoidea) en el Pacífico Central Mexicano. *Rev Biol Mar.*, 50(3): 521-533.
- Flores-Ortega, J. R., Godínez-Domínguez, E., González-Sansón, G., Rojo-Vázquez, J.A., Corgos, A. & Morales-Jáuregui, M. Y. 2011. Feeding habits of three round stingrays (Rajiformes: Urotrygonidae) in the central Mexican Pacific. *Cienc. Mar.*, 37(3): 279-292.

- Fourqurean, J.W., Willsie, A., Rose, C.D. & Rutten, L.M. 2001. Spatial and temporal pattern in seagrass community composition and productivity in south Florida. *Mar. Biol.*, 138: 341-354.
- Frisk, M. G., Miller, T. J. & Dulvy, N. K. 2005. Life histories and vulnerability to exploitation of elasmobranchs: inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, 35: 27–45.
- Frisk, M. G., Miller, T. J. & Fogarty, M. J. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 969–981.
- Goodwin, N. B., Dulvy, N. K. & Reynolds, J. D. 2002. Life-history correlates of the evolution of live-bearing in fishes. *Philos. Trans. R. Soc. B.*, 357: 259 – 267.
- Gouraguine, A., Hidalgo, M., Moranta, J., Bailey, D.M. Ordines, F., Guijarro, B., Valls, M., Barberá, C. & De Mesa, A. 2012. Elasmobranch spatial segregation in the western Mediterranean. *Sci. Mar.*, 75(4): 653-664.
- Gray, A.E., Mulligan T. J & Hannah, R. W. 1997. Food habits, occurrence, and population structure of the bat ray, *Myliobatis californica*, en Humboldt Bay, California. *Environ. Biol. Fishes.*, 49(2):227-238.
- Guzmán-Castellanos, A. B. 2010. *Estudio del contenido estomacal de la raya Urotrygon chilensis (Günther, 1872) en el Golfo de Tehuantepec, México*. Tesis de Maestría. CIIDIR-IPN. Oaxaca. México.
- Guzmán-Castellanos, A.B. 2015. *Historia de vida de la raya chilena Urotrygon chilensis (Günther, 1872) en el sureste del Pacífico mexicano*. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

- Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehella, W. J., Woollard, T. & Wray, S. 1990. Home range analysis using radio-tracking data: a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mamm. Rev.*, 20 (2/3): 97-123.
- Hector., A. 2015. *The Nes Statistics with R: An introduction for biologist*. Ed. Oxford University Press. United Kingdom. 51-138p.
- Henderson, C.J., Stevens, T., Gilby, B.L. & Lee, S. 2018. Spatial conservation of large mobile elasmobranch requires and understanding of spatio-temporal seascape utilization. *ICES J. Mar. Sci.*, 75 (2): 553-561.
- Heupel, M. R., & Simpfendorfer, C. A. 2014. Importance of environmental and biological drivers in the presence and space use of a reef-associated shark. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 496: 47–57.
- Heupel, M.R., Williams, A.J., Welch, D.J., Ballagh, A., Mapstone, B.D., Carlos, G., Davies, C. & Simpfendorfer, C. A. 2009. Effects of fishing on tropical reef associated shark populations on the Great Barrier Reef. *Fish Res.*, 95: 350-361.
- Huston, M.M 1999. Local processes and regional patters: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos.*, 86: 393-401.
- Instituto Nacional de Pesca (INAPESCA). 2016. Evaluación y Manejo de la Pesquería de camarón del Pacífico Mexicano: Captura, puntos de referencia, biomasa, edad, medio ambiente, fauna de acompañamiento. Disponible en: <https://fisheryprogress.org>.

- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2.
- Jiménez, J.A. & Soto, R. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 33 (1): 25-37.
- Kessler, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.*, 69: 181-217.
- Knip, D.M., Heupel, M.R. & Simpfendorfer, C.A. 2010. Sharks in nearshore environments: models, importance, and consequences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 402: 1-11.
- Last, P., White, W., Carvalho, M., Seret, B., Stehmann, M., & Naylor, G. 2016. Rays of the World. Australia: CSIRO. Comstock Publishing Associates a division of Cornell University Press.
- Lenth, R. V., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P. & Herve, M. 2019. Package emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. *Compr. R. Arch. Netw.*, 2019: 1–67.
- Mejía-Falla, P. A. & Navia, A. F. 2011. Relación entre el tamaño corporal y la amplitud de distribución geográfica de elasmobranquios del Pacífico Oriental Tropical: Una aproximación inicial para su conservación. *Cien. Mar.*, 37(3): 305-321.
- Mejía-Falla, P. A., Navia, A. F. & Cortés, E. 2012. Reproductive variables of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): a species with triannual reproductive cycle in the eastern tropical Pacific Ocean. *Jo. Fish. Bio.*, 1-21.

- Mull, C. G., Lowe, C. G. & Young, K. A. 2010. Seasonal reproduction of female round stingrays (*Urobatis halleri*): Steroid hormone profiles and assessing reproductive state. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 166: 379-387.
- Musick, J.A. & Ellis, J.K. 2005. Reproductive evolution of chondrichthyans. Edited by: W. C. Hamlett. In *Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyans: sharks, batoids and chimaeras*, vol 3, Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). 1998. Oxygen depletion in coastal waters. In 'NOAA's State of the Coast Report'. (Ed. N. N. Rabalais.) 1–16 p. (NOAA: Silver Spring, MD.)
- Navia-López, A. F. 2009. *Hábitos alimentarios, Relaciones tróficas e Importancia Ecológica de Urotrygon rogersi (elasmobranchii: batoidea) en la zona central del Océano Pacífico Colombiano*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- Nixon, S.W. 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns, *Ophelia.*, 41(1): 199-219.
- Obeso-Nieblas, M., Shirasago-Germán, B., Gaviño-Rodríguez, J., Perez-Lezama, E. & Obeso-Huerta, A. 2008. Hydrographic variability in Bahía de La Paz, Gulf of California, Mexico (1995-2005). *Rev Biol Mar Oceanogr.*, 502: 559 – 567.
- Ordoñez, J. 2004. *Aspectos reproductivos y alimenticios de la raya pinta Urotrygon chilensis (Günther, 1872) (Pisces: Urolophidae) en el Pacífico central mexicano*. Tesis de Grado, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Perna, C., & Burrows, D. 2005. Improved dissolved oxygen status following removal of exotic weed mats in important fish habitat lagoons of the tropical Burdekin River floodplain, Australia. *Mar. Pollut. Bull.*, 51: 138–148.

- Preston, F.W. 1948. The Commonness, and Rarity, of Species. *Ecol.*, 29 (3): 254-283.
- Pyron M. 1999. Relationships between geographical range size, body size, local abundance, and habitat breadth in North American suckers and sunfishes. *J. Biogeogr.*, 26: 549–558.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reese, E. S. 1978. The study of space-related behavior in aquatic animals: special problems and selected examples. In: (E. R. Reese & F. J. Lighter, eds.) *Contrasts in Behavior*. Wiley-Interscience, New York, NY. pp. 347-374.
- Ripley, B., Bates, D.M., Hornik, K., Gebhardt, A. & Firth, D. 2017. MASS: Functions and datasets to support Venables and Ripley, “Modern Applied Statistics with S” (4th Edition, 2002).
- Rubio-Lozano, M. S. 2009. *Aspectos reproductivos de la raya Urotrygon chilensis (Günther, 1872) en las costas de Sinaloa, México*. Tesis de Grado, Universidad Autónoma de México.
- Sims, D., Nash, J. P. & Morritt, D. 2001. Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: alternative behavioral strategies and apparent sexual segregation. *Mar. Biol.*, 139: 1165-1175.
- Skomal, G.B., Zeeman, S.I., Chisholm, J.H., Summers, E.L., Walsh, H.J., McMahon, K.W. & Thorrold, S.R. 2009. Transequatorial migrations by basking sharks in the western Atlantic Ocean. *Curr Biol.*, 19: 1019–1022.

- Sokal, R. R., & F. J. Rohlf. 1998. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Freeman, New York.
- Soto, R. & J.A. Jiménez. 1982. Análisis fisionómico y estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 30: 161- 168.
- Speed, C.W., Field, I.C., Meekan, M.G. & Bradshaw, C.J.A. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implication for management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 408: 275-293.
- Talent, L.G. 1982. Food habits of the gray smoothhound, *Mustelus californicus*, the brown smoothhound, *Mustelus henlei*, the showelnose guitar fish, *Rhinobatos productus*, and the bay ray, *Myliobatis californica*, in Elkhorn, California, California. *Dept. Fish Game.*, 4: 224-234.
- Tejada-Rivas, O.L. 2002. *Macroalgas asociadas a raíces de mangle: costa Pacifica de Costa Rica*. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San Pedro.
- Thrush, S. F., Pridmore, R. D., Hewitt, J. E., & Cummings, V. J. 1991. Impact of ray feeding disturbances on sandflat macrobenthos: do communities dominated by polychaetes or shellfish respond differently?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 69: 245–252.
- Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Underwood A. J., Chapman M. G., Connell S. D. 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *J Exp Mar Biol Ecol.*, 250: 97–115.



- Valadez-González C, B Aguilar-Palomino & S Hernández-Vázquez. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urobatis halleri* (Cooper, 1863) (Chondrichthyes: Urolophidae) capturada en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.*, 27: 91-104.
- Vaudo, J.J. & Heithaus, M.R. 2009. Spatiotemporal variability in a sandflat elasmobranch fauna in Shark Bay, Australia. *Mar Biol.*, 156: 2579–2590.
- Vaudo, J.J. & Heithaus, M.R. 2012. Diel and seasonal variation in the use of a nearshore sandflat by a ray community in a near pristine system. *Mar Freshw Res.*, 63(11): 1077–1084.
- Vaudo, J.J. & Lowe, C.G. 2006. Movement patterns of the round stingray *Urobatis halleri* (Cooper) near a thermal outfall. *J Fish Biol.*, 68(6): 1756–1766.
- Venables, W.N & Dichmont, C.M. 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fish. Res.*, 70: 319-337.
- Walker, P. A. & Heessen, H. J. L. 1996. Long-term changes in ray populations in the North Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 1085-1093.
- Wallman, H.L. & Bennett, W.A. 2006. Effects of parturition and feeding on the thermal preference of Atlantic stingrays, *Dasyatis sabina* (Lesueur). *Env. Biol. Fish.*, 75: 259–267.
- Ward-Paige, C. A., Mora, C., Lotze, H. K., Pattengill-Semmens, C., McClenachan, L., Arias-Castro, E. & Ransom, A. M. 2010. Large-scale absence of sharks on reefs in the greater-Caribbean: a footprint of human pressures. *PLoS One* 5: e11968.

- Wehrtmann, I.S. & J. Cortés 2009 Marine biodiversity of Costa Rica, Central America. Springer 538 p. DOI / ISBN, /9781402082771.
- White, J., Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A. & Tobin, A.J. 2013. Shark- like batoids in Pacific fisheries: prevalence and conservation concerns. *ESR.*, 19(3): 277–284.
- White, J., Simpfendorfer, C. A., Tobin, A. J., & Heupel, M. R. 2013a. Spatial ecology of shark-like batoids in a large coastal embayment. *Environ. Biol. Fishes.*, 97: 773–786.
- White, W.T. & Sommerville, E. 2010. Elasmobranchs of Tropical Marine Ecosystems. In *Biology of Sharks and Their Relatives II* (Carrier, J. C., Musick, J. A. & Heithaus, M. R., eds), pp. 159-240. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Winter, J. D. & Ross, M. J. 1982. Methods in analyzing fish habitat utilization from telemetry data. In: (N. Armatrout, ed.) *Proc. Symp. Acquisition and Utilization of Aquatic habitat inventory Information. Amer. Fish. Soc., West. Div.* 273-279 pp.
- Yahel, G., Yahel, R., Kats, T., Lazar, B. & Herut, V. T. 2008. Fish activity: a major mechanism for sediment resuspension and organic matter remineralization in coastal marine sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 372: 195-209.
- Yates, P.M., Heupel, M.R., Tobin, A.J. & Simpfendorfer, C.A. 2015. Spatio-Temporal occurrence patterns of young sharks in Tropical Coastal Waters. *CERF.*, 38. DOI 10.1007/s12237-015-9952-4

Yates, P.M., Heupel, M.R., Tobin, A.J. & Simpfendorfer, C.A. 2015a. Ecological drivers of shark distributions along a Tropical Coastline. *PLOS ONE.*, 10(4): e0121346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121346>.

Zamora-Trejos, P. & Cortés, J. 2009. Los manglares de Costa Rica: el Pacífico Norte. *Rev. Biol. Trop.*, 57 (3): 473-488.

Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3a edition. Prentice Hall, EUA. 662 p.

## ANEXOS

### Anexo I. Tablas complementarias del Criterio de información de Akaike (AICc).

**Tabla A1.** Selección de modelos para los GLM que describen la variabilidad de la CPUE para *Urotrygon chilensis*.  $\Delta$ AICc se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el AICc más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla.

Modelos	dAICc	df	Peso
<b>m8&lt;-glm(CPUE~Localidad+Año, data, Gamma (link="log))</b>	<b>0.0</b>	<b>5</b>	<b>0.229</b>
m1<- glm(CPUE~Localidad, data, Gamma (link="log))	0.4	4	0.190
m10<-glm(CPUE~Año+Epoca, data, Gamma (link="log))	1.0	4	0.138
m11<-glm(CPUE~Localidad+Año,+Época,data,Gamma (link="log))	1.2	6	0.123
m2<-glm(CPUE~Año, data, Gamma (link="log))	1.5	3	0.110

**Tabla A2.** Selección de modelos para los GLM que describen la variabilidad de la CPUE para *Urobatris pardalis*.  $dAICc$  se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el  $AICc$  más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla.

<b>Modelos</b>	<b>dAICc</b>	<b>df</b>	<b>Peso</b>
<b>m1&lt;-glm (CPUE~Localidad, data, Gamma (link="log))</b>	<b>0.0</b>	<b>4</b>	<b>0.536</b>
m8<-glm (CPUE~Localidad+Año), data, Gamma (link="log))	1.8	5	0.215
m9<-glm (Ancho_disco~Sexo+Año, data, Gamma (link="log))	2.5	5	0.154
m11<-glm(CPUE~Localidad+Año,+Época,data,Gamma (link="log))	4.4	6	0.058
m4<-glm (CPUE~Localidad*Año, data, Gamma (link="log))	6.3	7	0.023

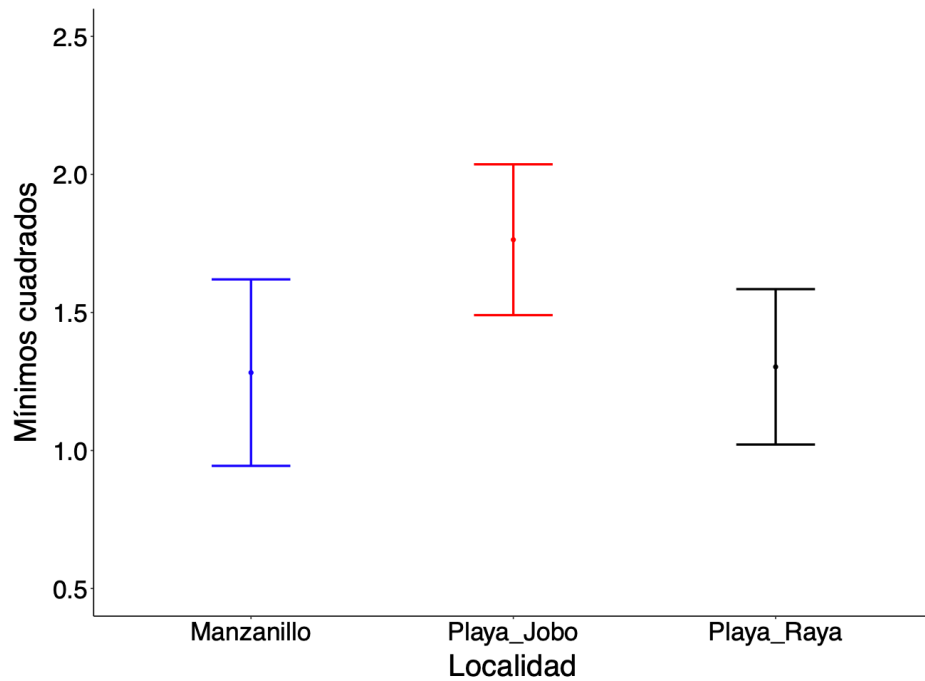
**Tabla A3.** Selección de modelos para las regresiones lineales que describen la variabilidad del AD para *Urotrygon chilensis*. dAICc se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el AICc más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla.

<b>Modelos</b>	<b>dAICc</b>	<b>df</b>	<b>Peso</b>
<b>m10&lt;-lmer(Ancho_disco~Sexo+Epoca+(1 Localidad), data)</b>	<b>0.0</b>	<b>5</b>	<b>1</b>
m7<- lmer(Ancho_disco~Sexo+(1 Localidad), data)	17.8	4	<0.001
m6<-lm(Ancho_disco~Sexo+Epoca, data)	39.1	4	<0.001
m5<-lm(Ancho_disco~Sexo+Año, data)	53.3	4	<0.001
m1<-lm(Ancho_disco~Sexo, data)	53.4	3	<0.001

**Tabla A4.** Selección de modelos para las regresiones lineales que describen la variabilidad del AD para *Urobatris pardalis*. dAICc se refiere al valor delta para el Criterio de información de Akaike corregido. Se muestran únicamente los cinco modelos con el mejor balance en la capacidad explicativa y la parsimonia del modelo, es decir, el AICc más bajo; el modelo más parsimonioso se resalta en negrilla.

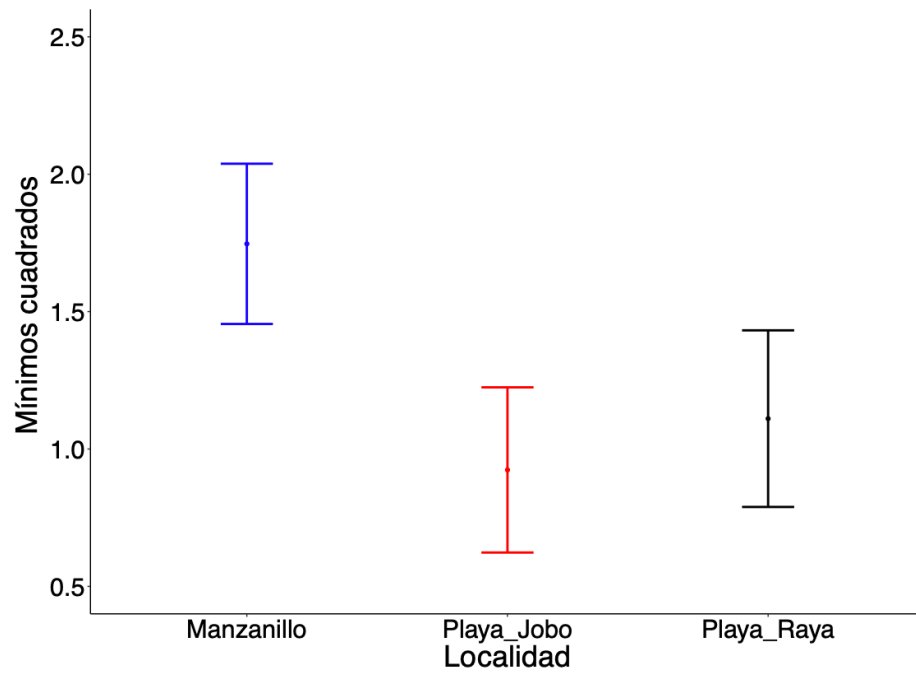
<b>Modelos</b>	<b>dAICc</b>	<b>df</b>	<b>Peso</b>
<b>m1&lt;-lm (Ancho_disco~Sexo, data)</b>	<b>0.0</b>	<b>3</b>	<b>0.45</b>
m7<-lmer (Ancho_disco~Sexo+(1 Localidad), data)	1.4	4	0.22
m5<-lm (Ancho_disco~Sexo+Año, data)	2.0	4	0.17
m6<-lm (Ancho_disco~Sexo+Epoca, data)	2.0	4	0.16
m4<-lm (Ancho_disco~Localidad, data)	18.9	4	<0.001

**Anexo II. Figuras complementarias de la prueba post-hoc de Tukey-HSD.**

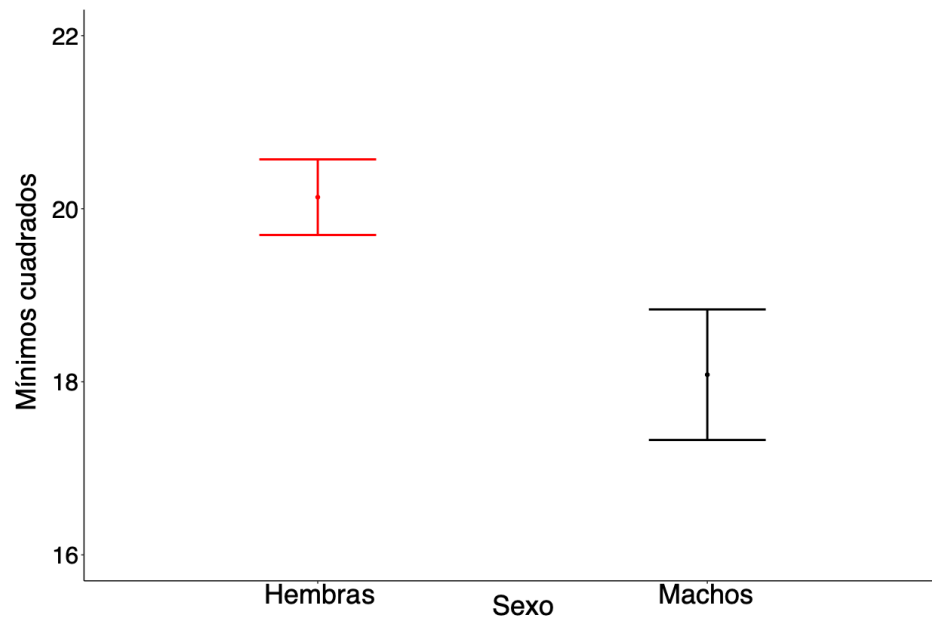


**Figura A1.** Modelo lineal generalizado para la variabilidad de la CPUE para *Urotrygon chilensis*. Familia= Gamma, link = log. Las barras de error de mínimos cuadrados representan los intervalos de confianza del 95%. Las diferencias se reportan cuando son estadísticamente significativas a un  $\alpha = 0,05$  con la prueba post-hoc de Tukey-HSD.





**Figura A2.** Modelo lineal generalizado para la variabilidad de la CPUE para *Urobatris pardalis*. Familia= Gamma, link = log. Las barras de error de mínimos cuadrados representan los intervalos de confianza del 95%. Las diferencias se reportan cuando son estadísticamente significativas a un  $\alpha = 0,05$  con la prueba post-hoc de Tukey-HSD.



**Figura A3.** Regresión lineal para la variabilidad del AD en *Urobatris pardalis*. Las barras de error de mínimos cuadrados representan los intervalos de confianza del 95%. Las diferencias se reportan cuando son estadísticamente significativas a un  $\alpha = 0,05$  con la prueba post-hoc de Tukey-HSD.