Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California

Maestría en Ciencias en Ecología Marina

Distribución potencial de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el golfo de México

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de Maestro en Ciencias

Presenta:

Felipe Ignacio Rocha González

Ensenada, Baja California, México
2018

Tesis defendida por

Felipe Ignacio Rocha González

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Co-director de tesis

Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez
Co-director de tesis

Dra. Vanesa Magar Brunner

Dr. Saúl Álvarez Borrego

Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Felipe Ignacio Rocha González © 2018
Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.

Resumen de la tesis que presenta **Felipe Ignacio Rocha González** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

Distribución potencial de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el golfo de México

Resumen aprobado por:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Co-director de tesis

Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez
Co-director de tesis

Los batoideos (rayas, mantarrayas o rajas) son fundamentales para la estructura y dinámica de los ecosistemas marinos y en algunos países su captura representa una importante fuente de alimento y empleo. En México la captura de batoideos se realiza principalmente por pescadores artesanales y la mayoría de los desembarcos que se registran en el Atlántico mexicano se obtienen del golfo de México (GM), principalmente de la región conocida como la Sonda de Campeche. Si bien los batoideos representan un importante recurso pesquero en el GM, aún se desconocen diferentes aspectos de la biología, ecología y pesca de las especies capturadas. Conocer y entender los patrones de distribución de estas especies y las variables ambientales que los determinan es un requisito fundamental para su manejo, por lo cual, es necesario priorizar los estudios que ayuden a generar esta información. En la presente tesis se estimó la distribución potencial de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el GM (*Hypanus americanus*, *Aetobatus narinari*, *Rhinoptera bonasus*, *Gymnura micrura* e *Hypanus sabinus*), utilizando para ello, modelos de nicho ecológico (MNE). Los MNE se desarrollaron utilizando el algoritmo matemático de Maxent y se evaluaron mediante la prueba de ROC parcial. La prueba de ROC parcial indicó que las predicciones de los MNE fueron mejor que lo esperado al azar. La salinidad superficial del mar mínima y promedio fueron las variables ambientales de mayor importancia en la elaboración de los MNE de *H. americanus* y *A. narinari* respectivamente. En el caso de *R. bonasus*, *G. micrura* e *H. sabinus* la variable ambiental más importante en la construcción de sus MNE fue la batimetría. La distribución potencial de *H. americanus* y *A. narinari* abarcó casi en su totalidad la plataforma continental del Atlántico mexicano, mientras que para *R. bonasus* su distribución potencial estuvo interrumpida en el norte y sur del estado de Veracruz y fue más restringida en la plataforma de Yucatán. La distribución potencial de *G. micrura* e *H. Sabinus* fue la más restringida hacia las zonas costeras, especialmente hacia el sureste del GM.

Palabras clave: *Batoideos, modelos de nicho ecológico, distribución potencial*

Abstract of the thesis presented by **Felipe Ignacio Rocha González** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Potential distribution of the greater fishing importance batoid species in the gulf of Mexico

Abstract approved by:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki **Thesis co-director**	Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez **Thesis co-director**

The batoids (rays, stingrays or rays) are fundamental for the structure and dynamics of marine ecosystems and in some countries their capture represents an important source of food and Employments. In Mexico, the capture of batoids is mainly done by artisanal fishermen and most of the landings that are registered in the mexican Atlantic are obtained from the Gulf of Mexico (GM), mainly from the region known as Campeche bank. Although the batoids represent an important fishing resource in the GM, different aspects of the biology, ecology and fishing of the captured species are still unknown. Knowing and understanding the distribution patterns of these species and the environmental variables that determine them is a fundamental requirement for their management, which is why it is necessary to prioritize the studies that help to generate this information. In this thesis the potential distribution of the most important batoid species in the GM (*Hypanus americanus, Aetobatus narinari, Rhinoptera bonasus, Gymnura micrura* and *Hypanus sabinus*) was estimated, using for this, ecological niche models (ENM). The ENM's were developed using the Maximum Entropy (Maxent) mathematical algorithm and evaluated by the partial ROC test. The partial ROC test indicated that the predictions of the ENM's were better than expected at random. The minimum and average sea surface salinity were the most important environmental variables in the elaboration of the MNE of *H. americanus* and *A. narinari* respectively. In the case of *R. bonasus*, *G. micrura* and *H. sabinus*, the most important environmental variable in the construction of their MNE was the bathymetry. The potential distribution of *H. americanus* and *A. narinari* covered almost all of the continental shelf of the Mexican Atlantic, while for *R. bonasus* its potential distribution was interrupted in the north and south of the state of Veracruz and was more restricted on the Yucatan Continental Shelf. The potential distribution of *G. micrura* and *H. sabinus* was the most restricted towards the coastal zones, especially towards the southeast of the GM.

Keywords: *Batoids, ecological niche models, potential distribution*

Dedicatoria

A mi familia, porque cada uno de mis logros son y seguirán siendo fruto del amor que me han brindado.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme una beca nacional (número de becario 613561) y una beca mixta nacional para poder realizar una estancia en el Parque Científico y Tecnológico de Yucatán y en el Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR-Unidad Campeche).

Al Consorcio de Investigación del Golfo de México. Esta investigación también ha sido financiada por el Fondo Sectorial CONACyT - SENER - Hidrocarburos, proyecto 201441. Esta es una contribución del Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGoM).

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por admitirme en el posgrado en Ecología Marina y permitirme desarrollar mis estudios de maestría. También le agradezco a todo el personal académico, administrativo y operativo del CICESE.

Al Dr. Oscar Sosa Nishizaki por permitirme ser parte del Laboratorio de Ecología Pesquera y enseñarme el significado de la palabra “liderazgo”, gracias por todas las oportunidades que me ha brindado, pero sobre todo quiero agradecerle su cariño y preocupación por mi bienestar, sé que no necesita que se lo digan pero quiero que sepa que lo admiro mucho, siempre a toda madre mi Doc.

A mi co-directo de tesis el Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez, porque en todo momento estuvo dispuesto a brindarme un poco de su tiempo para aconsejarme y ayudarme a terminar esta tesis. También quiero agradecerle la oportunidad de asistir a su laboratorio en el Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR-Unidad Campeche) y conocer a su equipo de trabajo. Por ultimo también le agradezco el haberme compartido la base de datos pesqueros que ha estado desarrollando con la ayuda de su equipo de trabajo y la de los pescadores riebreños que capturan elasmobranquios en el sureste del golfo de México.

A mis sinodales, la Dra. Vanesa Magar Brunner y el Dr. Saúl Álvarez Borrego por sus observaciones y sugerencias hechas durante la elaboración de mi tesis. Además les agradezco el apoyo que nos brindaron al Dr. Oscar y a mí para que pudiera estar a bordo de en un barco atunero por primera vez.

Al Dr. Carlos Alberto Yánez Arenas por permitirme hacer una estancia en su laboratorio dentro de las instalaciones del Parque Científico y Tecnológico de Yucatán. Lichos, gracias por compartir tu experiencia y haberme orientado en la realización de modelos de nicho ecológico. También te agradezco que durante

mi estancia me hayas hecho sentir como en casa y por apoyarme con todos los trámites para que pudiera obtener una beca mixta nacional. Rifado.

A toda la bandita del laboratorio de Ecología Pesquera, especialmente a Zury y a Masao porque siempre estuvieron ayudando a este celomado con sus códigos a quienes también les agradezco la oportunidad de acompañarlos en ese viaje de pesca, sus palabras me han ayudado a crecer como persona. A Rafa y nuevamente a Zury por ser mis mentores en el modelado de nichos ecológicos, gracias por su paciencia y consejos. A Mily porque junto a Zury y Rafa se armaron buenas discusiones "Maxenteras". A Luz y a Emi por ayudarme con la revisión de mi tesis, también les agradezco los consejos y oportunidades que me han dado desde que llegué al laboratorio. A Carmencita por ser la mamá de los pollitos y por todo el cariño que me ha demostrado. A Ricardo (también incluye a Isa porque vienen en paquete) por su amistad y los buenos momentos que he vivido a su lado, claro también a la Cynthia (incluido el Bofo), Gina bebé, el Nalgón, el Bro y la Kena.

A mis compañeros de generación, pero sobre todo al Roger por ayudarme con mis códigos. A Burguitos, Fimbres y Frida, porque en ustedes encontré una amistad muy chingona, gracias por su cariño, las quiero mucho. A Frida, Alesa y Mily por atravesar este proceso juntos y con buena vibra.

A todos los amigos que hice en Ensenada, Mérida y Campeche.

A las decisions que he tomado, buenas y malas.

Tabla de contenido

Página

Resumen en español…… ii

Resumen en inglés…… iii

Dedicatorias…… iv

Agradecimientos…… v

Lista de figuras…… ix

Lista de tablas…… xi

Capítulo 1. Introducción

1.1 Antecedentes…… 3

1.2 Justificación…… 7

1.3 Hipótesis…… 7

1.4 Objetivos…… 8

1.4.1 Objetivo general…… 8

1.4.2 Objetivos específico…… 8

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio…… 9

2.2 Selección de especies…… 11

2.3 Obtención y depuración de los registros de presencia geo-referenciados por especie…… 11

2.4 Selección y procesamiento de posibles variables ambientales predictivas…… 12

2.5 Selección del algoritmo matemático a utilizar…… 14

2.6 Calibración de los modelos de nicho ecológico…… 14

2.6.1 Eliminación de variables predictivas altamente correlacionadas…… 14

2.6.2 Delimitación de las áreas calibración…… 14

2.6.3 Construcción de los modelos de nicho ecológico…… 16

2.7 Evaluación de los modelos de nicho ecológico…… 17

2.8 Estimación de la distribución potencial de las especies seleccionadas y su traslapo con las actividades de pesca de la flota camaronera mexicana en el golfo de México…… 18

Capítulo 3. Resultados

4.1 Selección de especies y calibración de los modelos…… 20

3.2 Evaluación de los modelos y estimación de la distribución potencial de las especies seleccionadas……. 27

3.3 Estimación del posible traslapo que existe entre la distribución potencial de las especies seleccionadas y las actividades pesqueras de la flota camaronera Mexicana……. 33

Capítulo 4. Discusión

4.1 Selección de especies..... 37

4.2 Elaboración de los modelos de nicho ecológico y retos metodológicos…… 37

4.3 Distribucion potencial por especie…….. 38

4.4 Importancia del conocimiento a priori cuando se utilizan modelos de nicho ecológico……. 43

4.5 Posible traslapo con las actividades pesqueras de la flota camaronera Mexicana…….. 43

Capítulo 4. Discusión

4.1 Selección de especies.....

4.2 Elaboración de los modelos de nicho ecológico y retos metodológicos……

4.3 Distribucion potencial por especie……..

4.4 Importancia del conocimiento a priori cuando se utilizan modelos de nicho ecológico…….

4.5 Traslapo con las actividades pesqueras de la flota camaronera Mexicana……..

Capítulo 5. Conclusiones…….

Capítulo 6. Sugerencias…….

Literatura citada…….

Anexos……

Lista de figuras

Figura		Página
1	Mapa de la Zona Económica Exclusiva de México, la cual contiene una porción del golfo de México (azul) y del Mar Caribe (verde)…….……..	10
2	Ejemplo de curva ROC (línea roja) construida por la plataforma Maxent (3.4.0). Los modelos con un AUC mayor que 0.5 tienen una predictibilidad mejor que lo esperado al azar. La línea negra representa la curva ROC de un modelo cuya predictibilidad es aleatoria (AUC = 0.5)…….…….…….……..	17
3	Áreas de calibración utilizadas para elaborar los los modelos de nicho ecológico. A) Especies cuyo rango de distribución latitudinal termina en la ecorregión marina de las Carolinas; B) Especies cuyo rango de distribución latitudinal termina en la ecorregión marina del Golfo de Main/Bahía de Fundy. El color morado indica las áreas de calibración de las especies bentopelágicas. El color turquesa indica las áreas de calibración utilizadas para las especies bentónicas……	21
4	Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Hypanus americanus*……..	22
5	Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Hypanus americanus*…….…….……..	22
6	Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Aetobatus narinari*……	23
7	Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Aetobatus narinari*…….……..	23
8	Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Rhinoptera bonasus*……..……	24
9	Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Rhinoptera bonasus*……..……..……	24
10	Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Gymnura micrura*……..……..	25
11	Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Gymnura micrura*……..……..……	25
12	Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Hypanus sabinus*……	26
13	Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Hypanus sabinus*……..……..……	26
14	Idoneidad ambiental de *Hypanus americanus*……..	28

15	Idoneidad ambiental de *Aetobatus narinari*…….…….…….……..	28
16	Idoneidad ambiental de *Rhinoptera bonasus*……	29
17	Idoneidad ambiental de *Gymnura micrura*..……	29
18	Idoneidad ambiental de *Hypanus sabinus*..……..	30
19	Distribución potencial de *Hypanus americanus*…….	30
20	Distribución potencial de *Aetobatus narinari*…….…….…….……..	31
21	Distribución potencial de *Rhinoptera bonasus*…….…….……	31
22	Distribución potencial de *Gymnura micrura*..…….…….……	32
23	Distribución potencial de *Hypanus sabinus*..……..	32
24	Distribución potencial de *Hypanus americanus* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM)……	34
25	Distribución potencial de *Aetobatus narinari* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM)……..	34
26	Distribución potencial de *Rhinoptera bonasus* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM). ……	35
27	Distribución potencial de *Gymnura micrura* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM)……..	35
28	Distribución potencial de *Hypanus sabinus* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM)…….	36

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Variables ambientales seleccionadas y sus respectivas resoluciones temporales (RT) y espaciales (RE) con las que originalmente fueron descargadas…….…….……..	13
2	Matríz de confusión……..	18
3	Especies seleccionadas y registros de presencia georreferenciados totales (RPGR-T), depurados (RPGR-D) y utilizados para la calibración (RPGR-C) y evaluación (RPGR-E) de los modelos. También se incluye la distancia de adelgazamiento utilizada (DA) y su fuente, en el caso de no contar con esta información se utilizó una distancia de adelgazamiento precautoria de 15 km.……..…….	20
4	Resultados de la prueba de ROC parcial……..	27
5	Porcentaje de traslapo entre la distribución potencial de las especies seleccionadas y las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana…….	33
6	Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción de los modelos de *Hypanus americanus* (A) y *Aetobatus narinari* (B)…….	60
7	Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción de los modelos de *Rhinoptera bonasus*……	60
8	Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción de los modelos de *Gymnura micrura*…….	61
9	Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción del modelo de *Hypanus sabinus*……	61

Capítulo 1. Introducción

Los batoideos son peces cartilaginosos comúnmente conocidos como rayas, mantarrayas o rajas, los cuales pueden diferenciarse fácilmente de otros condrictios (tiburones y quimeras) por poseer hendiduras branquiales ventrales y tener sus aletas pectorales unidas a la cabeza y al tronco (formando generalmente un disco) (McEachran y Notarbartolo di Sciara, 1995; McEachran y Carvalho, 2002). La mayoría de las especies de batoideos son organismos marinos que se han adaptado a una amplia variedad de hábitats, por lo cual, pueden encontrarse en todos los océanos del mundo, generalmente en zonas estuarinas, costeras y de plataformas poco profundas (Frisk, 2010; Last et al., 2016). Al alimentarse principalmente de organismos bentónicos (excepto la familia Mobulidae), los batoideos favorecen el flujo de materia y energía entre los fondos marinos y la columna de agua (Bizzarro et al., 2007; Flores-Ortega et al., 2015), por lo cual, son considerados organismos de gran importancia ecológica (Heithaus, 2004; White y Potter, 2004). Aunado a esto, los batoideos pueden regular la abundancia y distribución de sus presas e influir en la coocurrencia de otros organismos bentónicos (Ebert y Bizzarro, 2007; Bornatowski et al., 2014).

En la actualidad se han descrito 633 especies de batoideos, de las cuales, 95 se distribuyen en aguas mexicanas (49 en el litoral del Pacífico y 46 en el litoral del Atlántico) (del Moral-Flóres et al., 2016; Last et al., 2016). En México, al igual que en muchos países, la captura artesanal de batoideos es una actividad pesquera de gran importancia (CONAPESCA-INP, 2004; DOF, 2007 a; Bizzarro et al., 2009 a, b, c; White et al. 2016). Esta actividad se realiza en ambos litorales del país desde hace más de seis décadas, sin embargo, el aprovechamiento intensivo de los batoideos comenzó en la década de los 90's cuando disminuyeron las capturas de especies de tiburones grandes (Alcalá, 2003; Márquez-Farías y Blanco-Parra, 2006; Pérez-Jiménez et al., 2012).

En el litoral del Atlántico mexicano, los cambios en el régimen de pesca han hecho que la captura artesanal de batoideos represente actualmente una importante fuente de empleo, alimento y divisas para los habitantes de las zonas costeras, especialmente en el golfo de México (GM), principalmente cuando otras especies de mayor valor económico escasean o se encuentran en veda (CONAPESCA-INP, 2004; Pérez-Jiménez y Méndez-Loeza, 2015). Sin embargo, las especies que están sujetas a un aprovechamiento pesquero continúan capturándose sin conocer el estado actual de sus poblaciones (Pérez-Jiménez et al., 2012, 2016). Esta situación puede ocasionar graves consecuencias ecológicas y socioeconómicas debido a que la limitada productividad biológica de los batoideos (lento crecimiento, madurez sexual tardía y baja

fecundidad) posiblemente impida que sus poblaciones soporten la presión pesquera a la que actualmente están sometidas (Dulvy, 2002; Frisk et al., 2002, 2005).

Para hacer frente a esta problemática, diversos estudios se han realizado con la finalidad de incrementar y mejorar la información biológica, ecológica y pesquera de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el GM (Cuevas-Zimbrón et al., 2011; Pérez-Jiménez, 2011; Cu-Zalazar et al., 2014; Sellas et al., 2015). Pese a ello, aún se desconocen muchos de los factores que influyen o restringen la distribución geográfica de estas especies (Cuevas-Zimbrón et al., 2013; Ajemian y Powers 2014; Lara-Mendoza et al., 2016). Conocer y entender los cambios espaciotemporales en los patrones de distribución de los batoideos es un requisito fundamental para su manejo y/o conservación, por lo cual, es importante elaborar este tipo de estudios (Calich et al., 2018).

En general, cuando se trabaja con organismos marinos existen diferentes obstáculos metodológicos y la probabilidad de realizar y registrar los avistamientos de las especies de interés es baja, especialmente en ambientes remotos como las zonas de aguas profundas (Ready et al., 2009; Hui, 2010; Hui et al., 2010; Robinson et al., 2011). Una alternativa para determinar las áreas o rangos de distribución de las especies marinas sujetas a un aprovechamiento pesquero es utilizar bases de datos pesqueros georreferenciados y estudios de marcaje (ej. marcaje y recaptura, acústico y satelital) (Hammerschlag et al., 2011; Calich et al., 2018). Sin embargo, estos datos son generalmente escasos y la mayoría de ellos únicamente proveen información espaciotemporal instantánea (Calich et al., 2018).

Recientemente se han desarrollado diferentes metodologías que permiten utilizar datos de monitoreo e información ambiental para mejorar la comprensión de los patrones de distribución y uso de hábitat de casi cualquier especie, destacándose entre ellas los modelos de nicho ecológico (MNE) (Peterson et al., 2011, 2015; Soberón et al., 2017). Los MNE permiten identificar las variables ambientales que determinan o afectan mayormente la distribución de una especie con base en la estimación de su nicho ecológico (Peterson y Soberón, 2012). Para ello, los MNE utilizan datos de presencia de la especie de interés (en algunos casos también se incluyen datos de verdaderas ausencias o pseudoausencias) e información ambiental (Peterson, 2006; Soberón et al., 2017). Al estimar el nicho ecológico de una especie en el espacio ambiental, los MNE permiten proyectarlo en el espacio geográfico para identificar el área o áreas donde las condiciones ambientales posiblemente permitan que sus poblaciones sobrevivan y permanezcan a través del tiempo (Peterson et al., 2011, 2015; Soberón et al., 2017). No obstante, estas áreas pueden no ser accesibles para la especie debido a su capacidad de dispersión o la existencia de barreras

biogeográficas, por lo cual, comúnmente se les conoce como áreas de distribución potencial (Peterson et al., 2011, 2015).

El objetivo de esta tesis fue estimar la distribución potencial de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el GM, utilizando para ello MNE. Generar este conocimiento y utilizarlo en conjunto con otros estudios (ej. edad y crecimiento, reproducción, genética, etc.) permitirá que la gestión actual de sus poblaciones sea más robusta. Además, proporcionará el establecimiento de una línea base para realizar futuros estudios biológicos, ecológicos y pesqueros, (Ellis et al., 2005 a, b; Speed et al., 2010; Papastamatiou y Lowe, 2012), por ejemplo, estimar el traslapo que existe entre la distribución potencial de estas especies y las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana.

A nivel mundial, la pesca industrial de arrastre camaronero ha sido descrita como una de las pesquerías menos selectivas (Rigby et al., 2016), donde la captura incidental de batoideos suele alcanzar valores altos y generalmente no se reporta (Stobutzki et al., 2002; Gillett, 2008; Rigby et al., 2016). Pese a ello, son pocos los estudios que han evaluado la diversidad y abundancia de las especies de batoideos capturadas por esta pesquería en el litoral del Atlántico mexicano (Wakida-Kusunoki et al., 2013; Zea de la Cruz et al., 2016). Actualmente, realizar este tipo de análisis es posible gracias a que existe información detallada sobre la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (Wakida-Kusunoki et al., 2010), mientras que para la flota artesanal que captura batoideos es poco precisa (Cuevas-Zimbrón et al., 2011; Cu-Salazar et al., 2014). Los resultados obtenidos en la presente tesis pueden contribuir con el esclarecimiento de la magnitud real de los efectos que causan las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana sobre las poblaciones de las especies analizadas y en el ecosistema (Stobutzki et al., 2002, Cedrola et al., 2005; Rábago-Quiroz et al., 2010).

1.1 Antecedentes

1.1.1 Generalidades de la pesca de batoideos en el golfo de México

En ambos litorales del país la pesca artesanal de batoideos se realiza utilizando embarcaciones menores de 10 m de eslora (pangas) con equipos de pesca operados manualmente (ej. palangre y red de enmalle de fondo) (DOF, 2007 a; Pérez-Jiménez et al., 2016). La captura artesanal de batoideos se caracteriza por ser multi-específica (incluyendo tiburones y peces óseos), aprovechando las abundancias estacionales de

las diferentes especies (Shepherd y Myers, 2005; DOF, 2007 a; Lara-Mendoza et al., 2016; Pérez-Jiménez et al., 2016). Históricamente, en el litoral del Atlántico mexicano, la mayoría de los desembarcos de batoideos se han obtenido del GM, principalmente de la región conocida como la Sonda de Campeche (Pérez-Jiménez et al., 2012). En el año 2014, los estados que colindan con el GM contribuyeron con el ~26% (~2,508 t) de la producción nacional de batoideos, obtenida principalmente de los estados de Campeche (~41%) y Tabasco (~39%) (SAGARPA, 2015), donde la raya águila (*Aetobatus narinari*) y la raya látigo (*Hypanus americanus*) son el objetivo de pesquerías artesanales dirigidas debido a su demanda (Cuevas-Zimbrón et al., 2011; Ramírez-Mosqueda et al., 2012; Lara-Mendoza et al., 2016). Sin embargo, debido a que la captura incidental de batoideos no suele ser reportada en otras pesquerías (ej. pesca industrial de arrastre camaronero), en los registros de captura oficial posiblemente se estén subestimando sus capturas (Clarke et al., 2006; Worm et al., 2013; Dulvy et al., 2014).

1.1.2 Conceptos básicos y aplicaciones de los modelos de nicho ecológico

La distribución geográfica de una especie es el resultado de una combinación de factores que operan espacial y temporalmente con diferentes escalas e intensidades (Peterson y Soberón, 2012 a; Peterson et al., 2015). Actualmente existen diferentes métodos que permiten conocer la distribución (potencial y/o real) de una especie con base en la estimación de su nicho ecológico (Peterson y Soberón, 2012 b). Sin embargo, a menudo se ha señalado que el término "nicho" agrupa diferentes conceptos bajo una sola palabra (Peterson et al., 2011). Esto se debe principalmente a que, desde su origen, el termino nicho ha sido utilizado por los ecólogos para responder una pregunta sumamente compleja: ¿qué combinaciones de factores ambientales permiten que exista una especie en una determinada región geográfica, y qué efectos tiene la especie en dichos factores ambientales? (Grinnell 1924; Peterson et al., 2015). Por lo tanto, si se desea conocer la distribución potencial de una especie con base en la estimación de su nicho ecológico, es importante definir previamente el concepto de nicho que se pretende estimar (Soberón, 2007; Peterson et al., 2011).

Grinnell (1917, 1924) fue el primero en utilizar el término nicho y lo definió como los requisitos climáticos y de hábitat que permiten a la población o poblaciones de una especie sobrevivir en un área determinada. Posteriormente, Elton (1927) definió al nicho como el papel funcional que tiene una especie en una comunidad (sus efectos locales). Años más tarde, Hutchinson (1957) unificó los conceptos propuestos por Grinnell y Elton para definir el concepto nicho como el “conjunto de variables ambientales dentro de un

espacio ambiental multidimensional que permite a una especie sobrevivir". A esta definición se le conoce también como nicho fundamental, y a la porción del nicho fundamental que es realmente habitada por la especie se le denomina nicho realizado (Hutchinson 1978). Además, Hutchinson (1978) menciona que la presencia de una especie puede llegar a modificar la dinámica de las variables que conforman su nicho ecológico, por lo cual, hacer una distinción entre ellas es crucial.

Las variables cuya dinámica no puede ser modificada (ej. temperatura y topografía) son llamadas variables escenopoéticas y son la base para estimar el nicho Grinnelliano; las variables cuya dinámica puede ser modificada (ej. disponibilidad de alimento) se conocen como variables bionómicas y se utilizan para estimar el nicho Eltoniano (Hutchinson 1978; Soberón, 2007). Si bien entender la relación que existe entre los elementos del nicho Grinnelliano y Eltoniano es clave para tener una mejor comprensión de la distribución de una especie, metodológicamente representa muchos retos (Soberón, 2007; Peterson et al., 2011).

La extensión espacial a la que se expresan los nichos Grinellianos es de cientos a miles de km^2, lo cual no es práctico cuando se trabaja con nichos Eltonianos cuya extensión espacial no supera los 10 km^2 (Chase y Leibold, 2003; Soberón y Nakamura, 2009). Aunado a esto, la disponibilidad de información que existe para ambos tipos de variables también representa una limitante (Peterson et al., 2011). Actualmente existen numerosas bases de datos que resumen variables escenopoéticas a nivel global, mientras que para las variables bionómicas los datos deben generarse para cada situación particular y generalmente son difíciles de medir e interpretar (Peterson et al., 2011). Lo anterior ha ocasionado que la mayoría de los métodos utilizados para estimar el nicho ecológico de una especie se desarrollen con base en la teoría del nicho propuesta por Hutchinson en términos de variables escenopoéticas (que estiman el nicho fundamental), siendo pocos los que incorporan variables bionómicas (que estiman el nicho fundamental realizado) (Peterson et al., 2011).

Los métodos con una aproximación mecanicista intentan conocer los requisitos ambientales y tolerancias fisiológicas de una especie mediante experimentos de laboratorio. Sin embargo, éstos son generalmente caros y difícilmente pueden realizarse con especies grandes (Kearney y Porter, 2009). Los métodos correlativos son los más populares y pretenden explicar la relación que existe entre los sitios donde se ha observado una especie y las variables ambientales que permiten la supervivencia y persistencia de sus poblaciones a través del tiempo (Peterson et al., 2011). Para ello, los métodos correlativos utilizan diferentes algoritmos (ej. Maxent y GARP) que permiten estimar el nicho ecológico de una especie en el espacio ambiental y proyectarlo en el espacio geográfico (Elith et al., 2006; Peterson et al., 2015; Soberón

et al., 2017). Los métodos basados en procesos son una combinación de los métodos mecanicistas y correlativos e integran hipótesis sobre la dispersión y variables bionómicas como la depredación y competencia (Dormann et al., 2012).

La popularidad de los métodos correlativos se debe en gran parte a la disponibilidad de variables escenopoéticas globales (Peterson, 2006; Soberón y Nakamura, 2009). Complementado por la digitalización masiva de registros de presencias georeferenciadas (RPGR) de más de un millón y medio de especies, provenientes de colecciones, museos y herbarios (Thessen y Patterson, 2011). Así mismo, los avances tecnológicos han hecho que el procesamiento de las variables ambientales y la utilización de diferentes algoritmos sean relativamente sencillos (Peterson et al., 2011). En conjunto, estas ventajas han ayudado para que los métodos correlativos permitan estimar el nicho ecológico de una especie y con base en ello conocer su distribución potencial (MNE), o bien, conocer su distribución real (modelos de distribución de especies) (Peterson et al., 2011; Saupe et al., 2012; Owens et al., 2013).

Actualmente, los MNE tienen múltiples aplicaciones ecológicas como la identificación de regiones para la reintroducción de especies y predecir la pérdida de biodiversidad como consecuencia del cambio climático (Cheung et al., 2009; Owens et al., 2012; Jones et al., 2013; Pikesley et al., 2014). En el caso de los elasmobranquios, los MNE han sido utilizados para estudiar la variación espaciotemporal en el uso de hábitat del tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*) (Siders et al., 2013). Siders et al. (2013) mencionan que en la Bahía de Fundy, Canadá, la batimetría, la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila-*a* son las variables que más influyen en la presencia de este tiburón a lo largo del año.

Resultados similares se encontraron en el mar Mediterráneo cuando se estudiaron ocho especies de elasmobranquios (*Raja clavata, Raja oxyrinchus, Raja melitensis, Torpedo marmorata, Mustelus mustelus, Squalus blainvillei, Dalatias licha* y *Centrophorus granulosus*), para las cuales, la batimetría explicó mayormente su distribución potencial, encontrando inconsistencias en los efectos que otras variables tuvieron (Lauria et al., 2015). Lauria et al. (2015) mencionan que la morfología del suelo marino es posiblemente también uno de los principales factores que afectan la abundancia y distribución de los batoideos, encontrando una mayor abundancia cuando la pendiente y la rugosidad del suelo marino son mínimas (asociados a sedimentos finos). Lo anterior concuerda con otros estudios donde sugieren que la batimetría influye sobre la distribución ontogénica de los batoideos, encontrando a los organismos juveniles en áreas cercanas a la costa y a organismos maduros en zonas más profundas y alejadas (Martin et al., 2012; Guisande et al., 2013).

En México, los MNE se han utilizado para identificar los factores ambientales que afectan la distribución y concentración de la manta gigante (*Mobula birostris*) en el noreste de la Península de Yucatán (Hacohen-Domené et al., 2015). Hacohen-Domené et al. (2015) sugieren que la productividad primaria y la distancia a la costa son las variables que tienen mayor influencia sobre los avistamientos de esta especie.

1.2 Justificación

Los batoideos son de gran importancia ecológica y socioeconómica en el GM, especialmente para los estados de Tabasco y Campeche (Pérez-Jiménez y Méndez-Loeza, 2015; Pérez-Jiménez et al., 2016). Sin embargo, aún se desconocen diferentes aspectos de la biología, ecología y pesca de las especies de batoideos que representan un importante recurso pesquero en el GM. Debido a esto, es importante realizar estudios que ayuden a incrementar y mejorar el conocimiento actual que se tiene de estas especies. Conocer la distribución potencial de las especies de batoideos que representan un importante recurso pesquero en el GM y las variables ambientales que la determinan permitirá entender cómo estas variables pueden influenciar los cambios espaciotemporales en sus patrones de distribución y uso de hábitat, mejorando así, la gestión actual de sus poblaciones (Ellis et al., 2008; Maxwell et al., 2009; Calich et al., 2018).

1.3 Hipótesis

La mayoría de las especies de batoideos están asociadas a los fondos marinos y a plataformas poco profundas, por lo tanto, se espera que la distribución potencial de las especies de mayor importancia pesquera en el GM esté influenciada principalmente por las variables escenopoéticas batimetría y la pendiente.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Estimar la distribución potencial de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el GM mediante la utilización de MNE para mejorar la comprensión de sus patrones de distribución y uso de hábitat.

1.4.2. Objetivos específicos

- Identificar las variables ambientales, escenopoéticas, que determinan la distribución potencial de las especies de mayor importancia pesquera en el GM.

- Elaborar los mapas de distribución potencial de las especies de mayor importancia pesquera en el GM.

- Inferir el traslapo que existe entre la distribución potencial de las especies de mayor importancia pesquera en el GM y las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El GM es un mar semi-cerrado que colinda con Estados Unidos, Cuba y los estados mexicanos de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán (Zavala-Hidalgo et al., 2014) (Figura 1). La extensión espacial del GM es de aproximadamente 1.6 millones de km^2 y contiene un volumen de agua cercano a los 2.3 millones de km^3, alcanzando profundidades que superan los 3,500 m en su porción más central (Martínez-López y Pares-Sierra, 1998; Zavala-Hidalgo et al., 2006). Además de poseer zonas de aguas profundas, el GM también cuenta con grandes extensiones de la plataforma continental (>200 m de profundidad), ubicadas al norte de la Península de Yucatán, al oeste de la Península de Florida y al sur de los estados de Texas y Luisiana (Zavala-Hidalgo et al., 2014).

Al estar conectado parcialmente con el Mar Caribe y con el océano Atlántico, las masas de agua superficiales y subsuperficiales en el GM son tanto de origen local como externo (Lara-Lara et al., 2008; Aldeco et al., 2009). El Agua Común del Golfo (GCW por sus siglas en inglés; $T \sim 22.5°C$ y $36.3 \leq S \leq 36.4$) se forma localmente, mientras que el Agua Tropical Superficial del Caribe (CTSW por sus siglas en inglés; $T > 28°C$ y $S > 36.4$) se forma fuera del GM, fluyendo hacia él en la capa superficial de la Corriente de Yucatán (Vidal et al., 1994; Aldeco et al., 2009). Debajo de esta masa de agua se encuentra el Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (CSUW por sus siglas en inglés; $22.2 < T < 26°C$ y $36.4 < S < 36.7$) (Schroeder et al., 1974; Aldeco et al., 2009).

Cuando la Corriente de Yucatán fluye hacia el GM origina la Corriente de Lazo, la cual, al salir por el estrecho de Florida, se convierte en la Corriente de Florida (Monreal-Gómez et al., 2004). La circulación en el GM está dominada principalmente por la Corriente de Lazo, de la cual se desprenden ocasionalmente grandes giros anticiclónico que se desplazan generalmente hacia el oeste del GM (Zavala-Hidalgo et al., 2003 a; Monreal-Gómez et al., 2004). Estos giros se disipan al desplazarse y chocar con el talud continental, formando giros de menor magnitud e intensidad (ciclónicos y anticiclónicos), los cuales, se distribuyen posteriormente a lo largo de la costa (Zavala-Hidalgo et al., 2003 a; Monreal-Gómez et al., 2004). Sin embargo, a pesar de que la circulación en el GM es principalmente anticiclónica, existen zonas donde frecuentemente se producen giros ciclónicos, un ejemplo de ello es la Bahía de Campeche donde se llegan a registrar giros ciclónicos de más de 150 km de diámetro (Zavala-Hidalgo et al., 2003 b; Monreal-Gómez et al., 2004).

En general, el GM tiene una marcada variabilidad estacional. Las aguas superficiales del GM se mantienen uniformemente a una temperatura de 29° C en verano y durante el invierno van desde los 19° C en la parte norte a los 26° C en la parte sur (Álvarez-Torres et al., 2017). En la costa mexicana, la estacionalidad climática del GM se caracteriza por un periodo de secas de febrero a mayo, uno de lluvias de junio a octubre y uno de frentes fríos anticiclónicos (nortes) de octubre a febrero (Yánez-Arancibia y Day, 2004). Durante el periodo de lluvias el GM recibe un importante aporte de agua continental, sedimentos y nutrientes (Álvarez-Torres et al., 2017). En la costa mexicana los ríos más caudalosos son el Pánuco, Papaloapan, Jamapa y Coatzacoalcos en Veracruz, y los ríos Grijalva y Usumacinta en Tabasco, mientras que en la costa de Estados Unidos son el Apalachicola en Florida, Mobile en Alabama, Trinity en Texas y el Mississippi entre Texas y Lousiana, siendo este último el que aporta más del 90% del aporte de agua continental al GM (Martínez-López y Zavala Hidalgo, 2009; Álvarez-Torres et al., 2017).

La productividad primaria en el GM lo ha caracterizado como un gran sistema oligotrófico (Callejas-Jiménez et al., 2012). El contenido mínimo superficial de clorofila-a se ubica en la región más central (0.03 mg/m^3) y los máximos (5 mg/m^3) en la zona costera frente a la desembocadura de los ríos más caudalosos, principalmente el Mississippi (Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009). En la plataforma de Yucatán se han registrado concentraciones de clorofila-a de 1.61 mg/m^3 y zonas de afloramiento con hasta 4.24 mg/m^3, atribuido principalmente a la surgencia de Yucatán (Signoret et al., 1998, 2006).

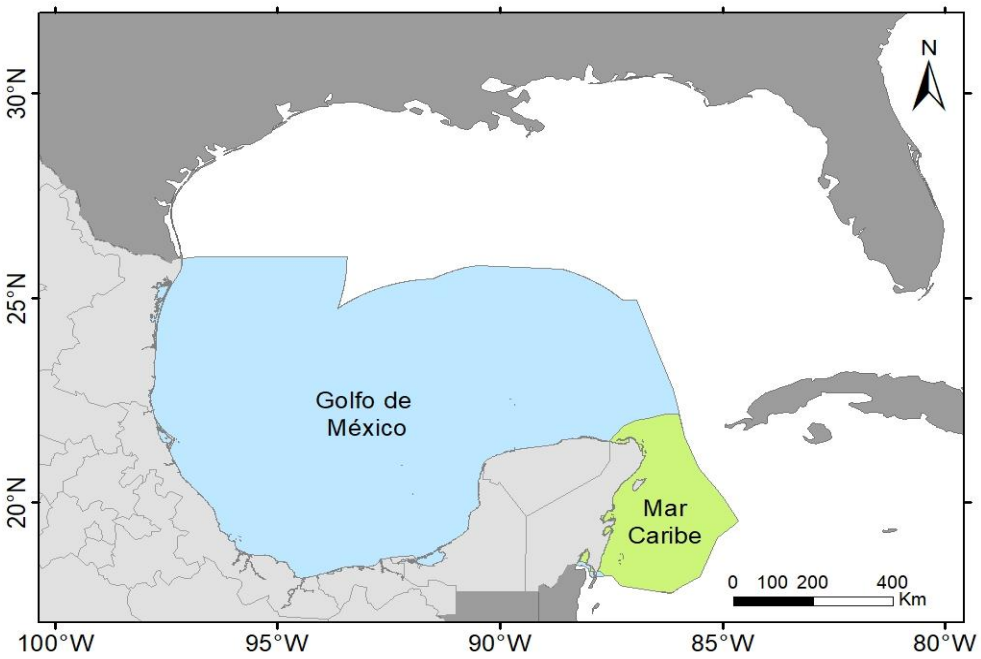

Figura 1. Mapa de la Zona Económica Exclusiva de México, la cual contiene una porción del golfo de México (azul) y del Mar Caribe (verde).

2.2 Selección de especies

Se consultaron diferentes fuentes de información para identificar y seleccionar a las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el GM. Para ello se revisó la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2012 a), artículos científicos, literatura gris y se solicitó la opinión de expertos. Una vez identificadas estas especies se recopiló la mayor cantidad de información biológica, ecológica y pesquera de cada una de ellas (ej. genética, áreas de crianza, migraciones, etc.), procurando que esta fuera del GM. También se recopiló información de otras especies pertenecientes al mismo género para poder discutir los resultados obtenidos.

2.3 Obtención y depuración de los registros de presencia geo-referenciados por especie

Los registros de presencia geo-referenciados (RPGR) por especie se obtuvieron de diferentes fuentes, principalmente de las siguientes bases de datos de acceso libre: Global Biodiversity Information Facility (http://www.gbif.org), Fishbase (http://www.fishbase.org/search.php), Ocean Biogeographic Information System (http://www.iobis.org/es), VertNet (http://portal.vertnet.org/search), Shorefishes of the Greater Caribbean Online Information System (Smithsonian, http://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/en/pages) y de la Unidad Informática para la Biodiversidad del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNIBIO-UNAM, http://unibio.unam.mx). Posteriormente se solicitó al Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México (SNIB) los RPGR disponibles en su base de datos. Finalmente se consultaron artículos científicos que pudiesen contener información relacionada con los avistamientos y movimientos de estas especies en el GM.

En conjunto estas fuentes permitieron obtener una gran cantidad de RPGR, sin embargo, fue necesario depurarlos antes de poder utilizarlos. Durante la primera fase de la depuración fue necesario organizar los RPGR en bases de datos específicas con la siguiente información: nombre científico de la especie, longitud, latitud, año, lugar de avistamiento o colecta y la fuente de la cual se obtuvieron. Posteriormente se utilizó un algoritmo desarrollado en R (3.5.0) para eliminar de cada base de datos los RPGR que no fueran del año 2002 en adelante. Esto se debe a que para realizar un MNE es necesario mantener una relación espaciotemporal entre los RPGR y las variables ambientales a utilizar (Soberón et al., 2011). Una vez hecho

esto se eliminaron aquellos RPGR que estuvieran repetidos o georreferenciados de manera incompleta (sin longitud, latitud, o ambas). Finalmente se generaron nuevas bases de datos con la siguiente información: nombre científico, longitud, latitud, lugar de avistamiento o colecta y la fuente de la cual se obtuvieron.

En la segunda fase de la depuración se utilizó el software ArcMap (10.3) para eliminar de las nuevas bases de datos aquellos RPGR que estuvieran geo-referenciados incorrectamente (ubicados en tierra). Para ello, se verificó si estos RPGR contenían información de su lugar de avistamiento o sitio de recolecta (ej. 15 km al noroeste de Alvarado, Veracruz), de ser así estos se reubicaron, de lo contrario fueron eliminados. Una vez eliminados se construyeron nuevas bases de datos con la siguiente información: nombre científico de la especie, latitud y longitud.

En la tercera y última fase de la depuración se utilizó R (3.5.0) y la paquetería spThin para eliminar el sesgo por muestreo (alta concentración de observaciones en un área muy estrecha) de las nuevas bases de datos. El sesgo por muestreo puede afectar negativamente el desempeño de los MNE y por lo tanto se debe buscar que éste sea el menor posible (Phillips et al., 2009; Boria et al., 2014; Aiello-Lammens et al., 2015). La paquetería spThin es capaz de generar nuevas bases de datos que contengan el máximo número de RPGR después de haber aplicado entre ellos una distancia (en km) de adelgazamiento (Aiello-Lammens et al., 2015). Esta distancia fue establecida previamente con base en la distancia máxima recorrida por la especie durante un día, dato que fue obtenido de la literatura. Las nuevas bases de datos conservaron la información previamente establecida (nombre científico de la especie, latitud y longitud).

2.4 Selección y procesamiento de posibles variables ambientales predictivas

Existen estudios que mencionan y explican las diferentes variables ambientales que posiblemente tienen una mayor influencia en la distribución de los batoideos (Maxwell et al., 2009; Guisande et al., 2013; Dedman et al., 2015). Con base en estos trabajos se seleccionaron las variables ambientales utilizadas en el presente estudio (Tabla 1). Las capas geo-referenciadas que resumen mensualmente los valores de las variables ambientales seleccionadas se descargaron de los siguientes portales de internet: Copernicus (http://marine.copernicus.eu/services-portfolio/access-to-products/), The General Bathymetric Chart of the Oceans (https://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/) y Ocean Color Web

(https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3). La descarga de las capas comenzó a partir de julio del año 2002 (año y mes en el que empezó a funcionar el satélite Aqua Modis) y terminó en diciembre del año 2017.

Las variables ambientales seleccionadas se homogenizaron en su resolución espacial (27 km x 27 km), extensión geográfica (de 60° N a 20° S y de 100° O a 30° O) y sistema de coordenadas (WGS84), utilizando para ello algoritmos desarrollados en el software MATLAB (R2015A). Finalmente, el conjunto de capas mensuales de cada variable se utilizó para generar nuevas capas con los valores máximos, mínimos y promedios de cada variable (excepto para la batimetría y la pendiente).

Tabla 1. Variables ambientales seleccionadas y sus respectivas resoluciones temporales (RT) y espaciales (RE) con las que originalmente fueron descargadas.

Variable - unidades	RT	RE	Fuente
Batimetría - m	2014	1 km	The General Bathymetric Chart of the Oceans
Pendiente - °	2014	1 km	Obtenida a partir de la batimetría
Clorofila *a* (Chl *a*) - mg/m^3	2002-2017 (mensual)	4 km	Ocean Color Web (Aqua Modis)
Temperatura superficial del mar (TSM) - °C	2002-2017 (mensual)	4 km	Ocean Color Web (Aqua Modis)
Carbono orgánico particulado (COP) - mg/m^3	2002-2017 (mensual)	4 km	Ocean Color Web (Aqua Modis)
Salinidad - PSS	2002-2016 (mensual)	27 km	Copernicus (GLOBAL_REP_PHY_001_021)
Oxígeno disuelto (OD) - ml/l	2002-2016 (mensual)	27 km	Copernicus (GLOBAL_REANALYSIS_BIO_001_018)
Fosfatos (PO_4) - µmol/l	2002-2016 (mensual)	27 km	Copernicus (GLOBAL_REANALYSIS_BIO_001_018)
Nitratos (NO_3) - µmol/l	2002-2016 (mensual)	27 km	Copernicus (GLOBAL_REANALYSIS_BIO_001_018)
Silicatos (Si) - µmol/l	2002-2016 (mensual)	27 km	Copernicus (GLOBAL_REANALYSIS_BIO_001_018)

2.5 Selección del algoritmo matemático a utilizar

El algoritmo de Maxent fue seleccionado para elaborar los MNE de cada una de las especies seleccionadas. Maxent fue desarrollado por Phillips et al. (2006) como un algoritmo capaz de estimar el nicho ecológico fundamental (parcialmente) de una especie y conocer su distribución potencial con base en el principio de máxima entropía, es decir, los más cercana a lo geográficamente uniforme (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). La principal ventaja de utilizar Maxent es que permite estimar el nicho ecológico fundamental de una especie utilizando únicamente datos de presencia, lo cual no es posible con otros algoritmos para los cuales se necesitan datos de presencia y de verdaderas ausencias como los Modelos Lineales Generalizados (GLM´s) y los Modelos Aditivos Generalizados (GAM´s) (Elith et al., 2006). Para ello, Maxent utiliza una serie de puntos aleatorios que son registrados como pseudoausencias (background) y de esta forma puede hacer una comparación entre los sitios donde se ha observado a la especie y en los que no (Soberón y Nakamura, 2009; Phillips et al., 2009, 2017).

2.6 Calibración de los modelos de nicho ecológico

2.6.1 Eliminación de variables predictivas altamente correlacionadas

Al realizar MNE es importante evitar que las variables ambientales que están altamente correlacionadas sean incluidas durante la modelación (Dormann et al., 2012). Para cumplir con esta condición se construyó una matriz de correlación de Pearson para cada especie. Las matrices fueron generadas a partir de los valores de las capas de cada variable encontrados en aquellos pixeles que contaran con RPGR. Cuando el coeficiente de correlación de Pearson entre dos variables fue mayor a 0.8 (positivo o negativo) una de ellas no fue considerada en la construcción de los MNE.

2.6.2 Delimitación de las áreas de calibración

Cuando se construyen MNE utilizando Maxent es importante tener en cuenta que este algoritmo es sensible al área de calibración del modelo (Anderson y Raza, 2010; Barve et al., 2011). El área de calibración debe incluir aquellas zonas que históricamente han sido accesibles para la especie de interés (Saupe et al.,

2012). Debido a esto, para delimitar objetivamente el área de calibración utilizada en la construcción de los MNE de las especies seleccionadas se revisaron diferentes fuentes que ejemplifican y/o mencionan sus rangos de distribución (ej. “Rays of the World” de Last et al., 2016).

Inicialmente, las áreas de calibración incluían las siguientes ecorregiones marinas propuestas por Spalding et al. (2007): Golfo de Main/Bahía de Fundy, Carolinas, Floridiana, Norte del GM, Sur del GM, Bermudas, Bahameña, Caribe oriental, Antillas Mayores, Caribe meridional, Sudoeste del Caribe, Caribe occidental, Guineana, Amazonia, Fernando de Naroha y Atolón das Rocas, Nordeste de Brasil, Brasil oriental, Sudeste de Brasil y Río Grande. Sin embargo, después de la depuración, la mayoría (> ~80%) de los RPGR estaban ubicados en las ecorregiones marinas que colindan con la costa este de los Estados Unidos (principalmente cerca de los estados de Florida, Carolina del Sur y Carolina del Norte). Este sesgo podía afectar negativamente el desempeño de los MNE (Philips et al., 2009), por lo cual, se tomó la decisión de realizar una división geográficamente estructurada y enmascarada, utilizando las ecorregiones marinas que colindan con la costa este de los Estados Unidos para establecer las áreas de calibración de los MNE (Radosavljevic y Anderson, 2014).

Las áreas de calibración también fueron delimitadas conforme a la profundidad máxima a la que se han registrado las especies seleccionadas y si estas han sido descritas como especies bentónicas o bentopelágicas (en el presente estudio ninguna de las especies seleccionadas fue considerada como una especie pelágica). Para las especies bentónicas el área de calibración no superó la profundidad de 250 m, mientras que para las especies bentopelágicas la batimetría no superó los 1500 m.

Las áreas de calibración se construyeron utilizando el software ArcMap (10.3) y con ellas se recortó la extensión geográfica de las capas con los valores máximos, mínimos y promedios de cada variable (también se recortaron las capas de batimetría y pendiente). Finalmente se seleccionaron aquellos RPGR que estuvieran dentro del área de calibración y posteriormente se dividieron aleatoriamente en RPGR para la calibración (80%) y evaluación (20%) de los MNE. Este último paso se realizó utilizando un algoritmo desarrollado en R (3.5.0).

2.6.3 Construcción de los modelos de nicho ecológico

Para utilizar la plataforma de Maxent (3.4.0) es necesario introducir los RPGR para calibración y las variables ambientales predictivas seleccionadas (recortadas previamente según el área de calibración). El algoritmo de Maxent es capaz de generar cuatro tipos de salidas: cruda (raw), acumulativa (cumulative), logística (logistic) y cloglog (Phillips et al., 2017). Las cuatro salidas calculan distintas probabilidades y por ende están expresadas a diferentes escalas, proporcionando interpretaciones y mapas predictivos diferentes (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Phillips et al., 2017). Philips y Dudíck (2008) propusieron utilizar la salida logística como “default” y recientemente Phillips et al. (2017) sugieren utilizar la salida cloglog. Ambas salidas se obtienen a partir de la salida cruda, la cual, estima la probabilidad de estar en un píxel dado, suponiendo que la observación de la especie se hizo en ese píxel, proporcionando básicamente información estadística que permite clasificar los diferentes pixeles de una capa conforme a su similitud ambiental con aquellos pixeles donde se sabe que se ha observado la especie (Philips y Dudík, 2008; Phillips et al., 2009; Soberón y Nakamura, 2009).

En esta tesis se utilizó la salida logística. La salida logística intenta estimar la probabilidad de presencia de una especie con base en la idoneidad ambiental, asignando a cada píxel un valor de idoneidad ambiental que va de cero a uno, donde cero indica que las condiciones ambientales son desfavorables para la presencia de la especie y uno que son las mejores (Phillips y Dudík, 2008; Elith et al., 2011). Para generar esta salida se modificaron los ajustes predeterminados de la plataforma con la finalidad de obtener resultados confiables (Merow et al., 2013). Para ello, se seleccionó la opción de realizar una regresión lineal, utilizando un máximo de 10,000 puntos de background y un umbral de presencia de entrenamiento del 10 percentil. Por último, se utilizó únicamente la opción de extrapolar. Esta decisión se tomó debido a que los MNE se calibraron en una porción del rango de distribución de las especies seleccionadas (ecorregiones marinas que colindan con la costa este de los Estados Unidos).

Para identificar aquellas variables que influyen mayormente en la distribución potencial de las diferentes especies de batoideos, se seleccionó la opción de generar una prueba de Jackkknife. La prueba de Jackknife crea para cada variable un modelo utilizando únicamente la variable correspondiente y un modelo utilizando las demás variables sin contemplar dicha variable (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). Los resultados de estos modelos expresan el aporte que tiene cada variable a la ganancia del modelo, y, por lo tanto, identificar aquellas que tienen una mayor influencia sobre la distribución potencial de las especies de batoideos seleccionadas. Aunado a esto, se generaron las curvas de respuesta de cada variable.

2.7 Evaluación de los modelos de nicho ecológico

El análisis del área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés) de las características operativas del receptor (ROC por sus siglas en inglés) ha sido utilizado frecuentemente como una herramienta para la evaluación, que permite conocer la capacidad de los MNE para clasificar correctamente las presencias y las ausencias verdaderas (Peterson et al., 2008). La curva ROC (Figura 2) se calcula con base en una prueba dependiente de umbral conocida como matriz de confusión (Lobo et al., 2008; Peterson et al., 2008).

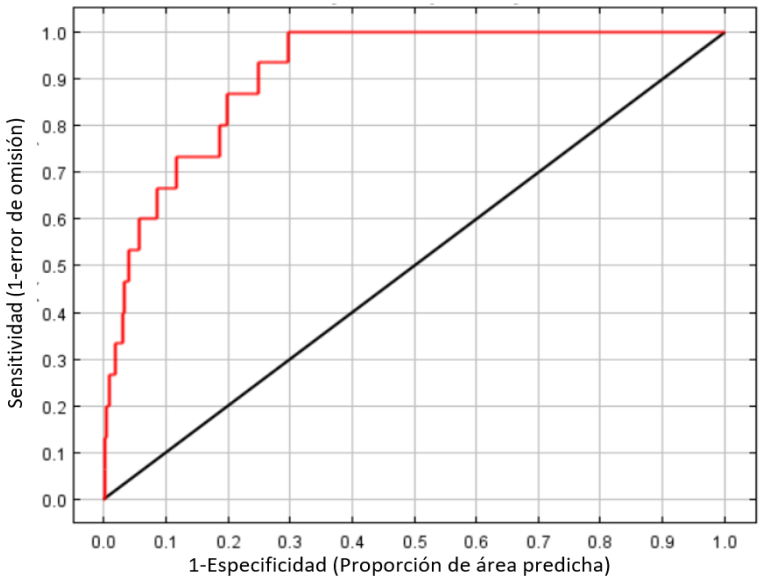

Figura 2. Ejemplo de curva ROC (línea roja) construida por la plataforma Maxent (3.4.0). Los modelos con un AUC mayor que 0.5 tienen una predictibilidad mejor que lo esperado al azar. La línea negra representa la curva ROC de un modelo cuya predictibilidad es aleatoria (AUC = 0.5).

La matriz de confusión se utiliza para calcular el error de omisión (proporción de presencias no predichas) y el error de comisión (proporción de ausencias no predichas) (Tabla 2), que, en esencia, son necesarios para calcular la sensibilidad (1 - error de omisión) y la especificidad (1 - error de comisión) para construir la curva ROC (Peterson et al., 2008). Sin embargo, al no contar con verdaderas ausencias, Maxent sustituye la especificidad por la proporción de área predicha (Anderson et al., 2003; Philips et al., 2006; Peterson et al., 2008).

Tabla 2. Matriz de confusión.

	Observado	**De hecho, ausente**
Predicho presente	Presencia verdadera	Error de comisión
Predicho ausente	Error de omisión	Ausencia verdadera

Al hacer esto, el valor del AUC puede verse afectado por la extensión geográfica del área de calibración del modelo (Lobo et al., 2007). Debido a esto, se ha recomendado dejar de utilizar esta herramienta y utilizar una variante de ella conocida como ROC parcial (Lobo et al., 2007; Peterson et al., 2008). Esta nueva herramienta restringe los cálculos de las AUC al dominio dentro del cual se produce un error de omisión lo suficientemente bajo como para cumplir con los requisitos de predicción definidos por el usuario (Pepe, 2000; Peterson et al., 2008). En la presente tesis se evaluó los MNE generados mediante una prueba de ROC parcial con un error de omisión del 5%. La métrica que utiliza la prueba de ROC parcial para evaluar un MNE es el índice de AUC. Para calcular los valores del índice de AUC se utilizó los RPGR de evaluación y la herramienta NicheToolBox (disponible en: https://github.com/luismurao/nichetoolbox). Los MNE con un índice de AUC mayores a uno se consideraron buenos modelos y con base en ellos se estimó la distribución potencial de las especies seleccionadas (Peterson et al., 2008; Narayani, 2008).

2.7 Estimación de la distribución potencial de las especies seleccionadas y su traslapo con las actividades de pesca de la flota camaronera mexicana en el golfo de México

Una vez evaluados los MNE, sus predicciones (idoneidad ambiental) fueron proyectadas en el GM y el Mar Caribe (incluyendo las áreas de calibración). Posteriormente, las predicciones de los MNE fueron utilizadas para generar mapas binarios (pixeles con valores iguales a cero fueron considerados como inadecuados para la supervivencia de la especie y pixeles con valores iguales a uno fueron considerados como adecuados para la supervivencia de la especie) y con base en ellos se estimó la distribución potencial de cada una de las especies seleccionadas. El umbral seleccionado para crear los mapas binarios se estableció tomando en cuenta un error de omisión del 5% para los RPGR utilizados en la evaluación de los MNE.

Para inferir el posible traslapo que existe entre la distribución potencial de las especies seleccionadas y las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana se utilizó como referencia el estudio desarrollado por Wakida-Kusunoki et al. (2010). Utilizando los datos disponibles en el trabajo de Kusunoki et al. (2010) se generó un mapa de la distribución del esfuerzo pesquero (horas de arrastre) anual ejercido por la flota camaronera mexicana. El mapa resultante conservó la misma resolución espacial que las capas de las variables ambientales (27 km x 27 km) y se proyectó encima de los mapas binarios generados para cada especie, lo cual permitió calcular el número de pixeles que presentaban un traslapo.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Selección de especies y calibración de los modelos

De las 46 especies de batoideos que se distribuyen en litoral del Atlántico mexicano, se selccionaron cinco de ellas: *Hypanus americanus*, *Aetobatus narinari, Rhinoptera bonasus*, *Gymnura micrura* e *Hypanus sabinus*. La selección se basó en su importancia pesquera en el GM, siendo *H. americanus* y *A. narinari* las especies de mayor importancia. Las especies para las cuales existió un mayor y menor número de RPGR fueron *H. americanus* y *G. micrura*, respectivamente. Después de la depuración, *H. americanus* fue la especie que conservó el mayor número de RPGR y *R. bonasus* la especie que conservó menos (Tabla 3).

Tabla 3. Especies seleccionadas y registros de presencia georreferenciados totales (RPGR-T), depurados (RPGR-D) y utilizados para la calibración (RPGR-C) y evaluación (RPGR-E) de los modelos. También se incluye la distancia de adelgazamiento utilizada (DA) y su fuente, en el caso de no contar con esta información se utilizó una distancia de adelgazamiento precautoria de 15 km.

Especie	RPGR-T	RPGR-D	RPGR-C	RPGR-E	DA y su fuente
Hypanus americanus	21,341	142	82	21	15 km (precautorio)
Aetobatus narinari	23,153	64	27	8	23 km Ajemian y Powers (2014)
Rhinoptera bonasus	6,222	48	34	8	50 km Ajemian y Powers (2014)
Gymnura micrura	3,708	86	59	15	15 km (precautorio)
Hypanus sabinus	18,705	120	63	17	15 km (precautorio)

Los MNE fueron desarrollados utilizando áreas de calibración específicas (Figura 3). La combinación de variables ambientales utilizada en la construcción de los MNE fue diferente para cada una de las especies seleccionadas. Así mismo, la importancia que tuvo cada una de las variables ambientales varió entre las diferentes especies. En el caso de *H. americanus*, la variable más importante fue la salinidad superficial mínima (Figura 4). Al observar la curva de respuesta de esta variable se puede sugerir que, conforme su valor aumenta, existirá una mayor idoneidad ambiental para esta especie (Figura 5). La salinidad superficial promedio fue la variable más importante para *A. narinari* (Figura 6). La curva de respuesta de esta variable mantiene un patrón similar al observado en *H. americanus* (Figura 7), y, por lo tanto, su interpretación es la misma. La variable más importante para *R. bonasus*, *G. micrura* e *H. sabinus*, fue la batimetría (Figuras

8, 10 y 12), encontrando una mayor idoneidad ambiental en aguas someras (Figuras 9, 11 y 13). El porcentaje de contribución que cada variable tuvo para la construcción de los MNE fue similar a la importancia que tuvieron durante la prueba de Jackknife (Anexo 1).

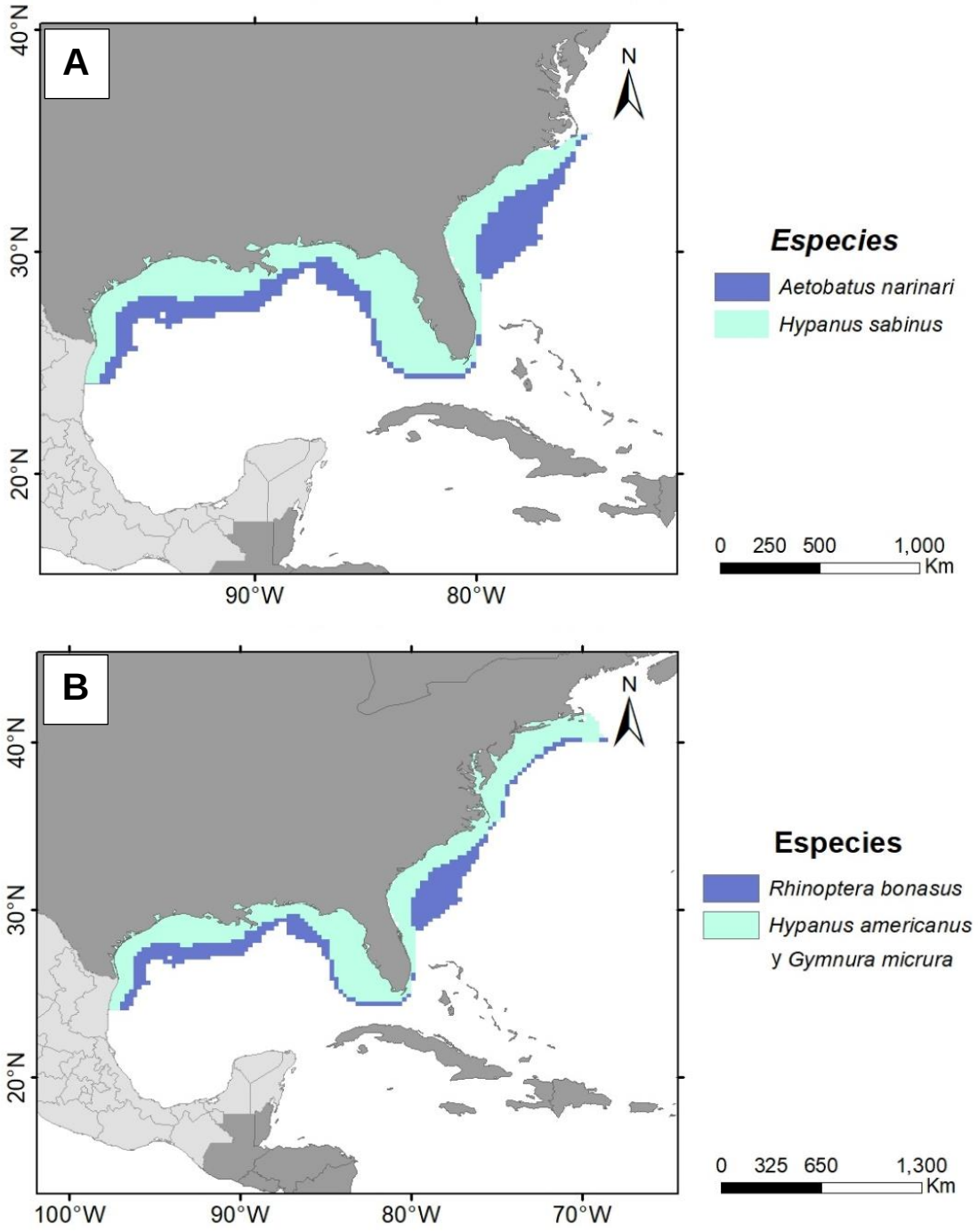

Figura 3. Áreas de calibración utilizadas para elaborar los modelos de nicho ecológico. A) Especies cuyo rango de distribución latitudinal termina en la ecorregión marina de las Carolinas; B) Especies cuyo rango de distribución latitudinal termina en la ecorregión marina del Golfo de Main/Bahía de Fundy. El color morado indica las áreas de calibración de las especies bentopelágicas. El color turquesa indica las áreas de calibración utilizadas para las especies bentónicas.

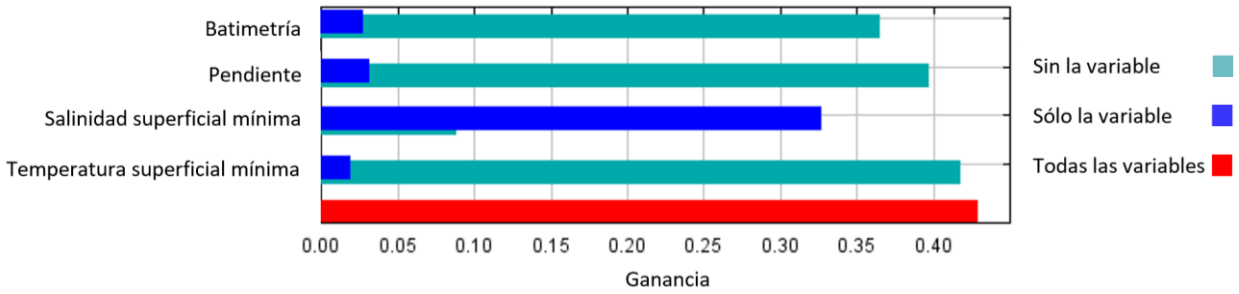

Figura 4. Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Hypanus americanus.*

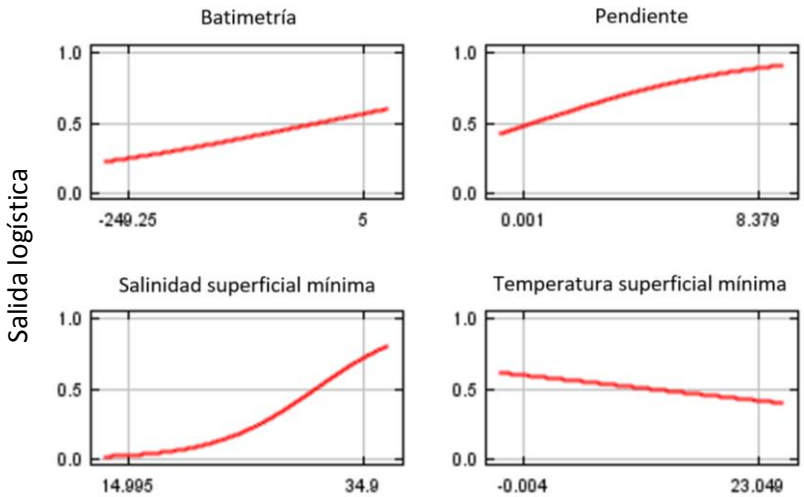

Figura 5. Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Hypanus americanus.*

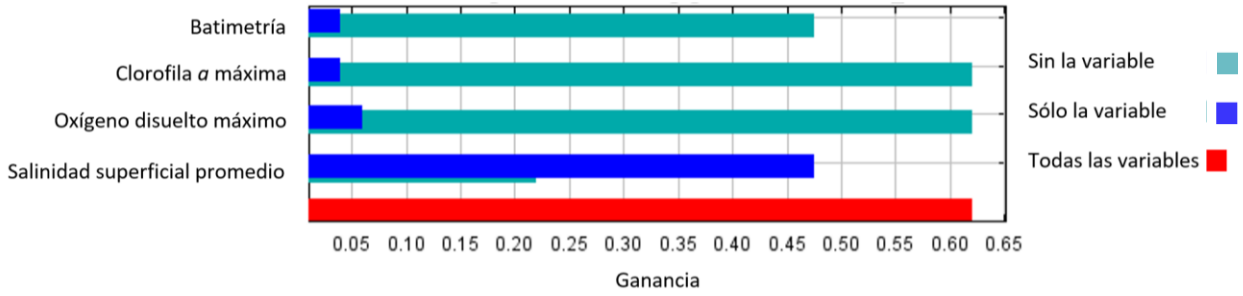

Figura 6. Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Aetobatus narinari*.

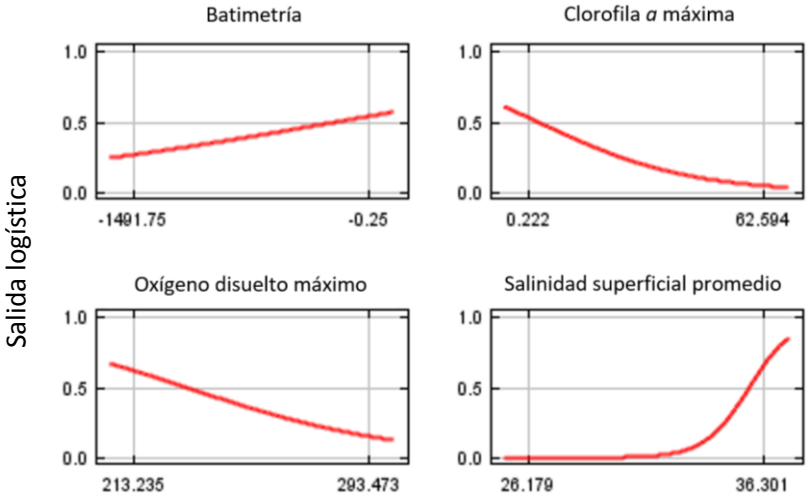

Figura 7. Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Aetobatus narinari.*

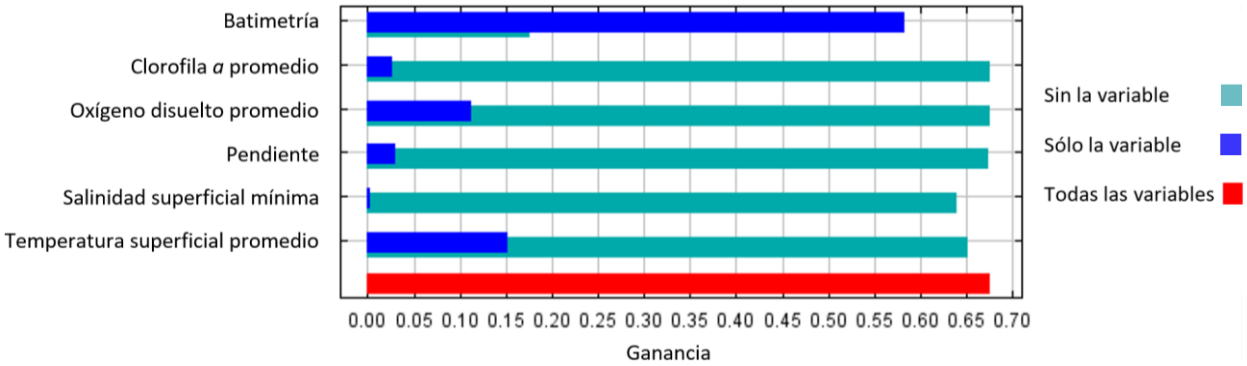

Figura 8. Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Rhinoptera bonasus.*

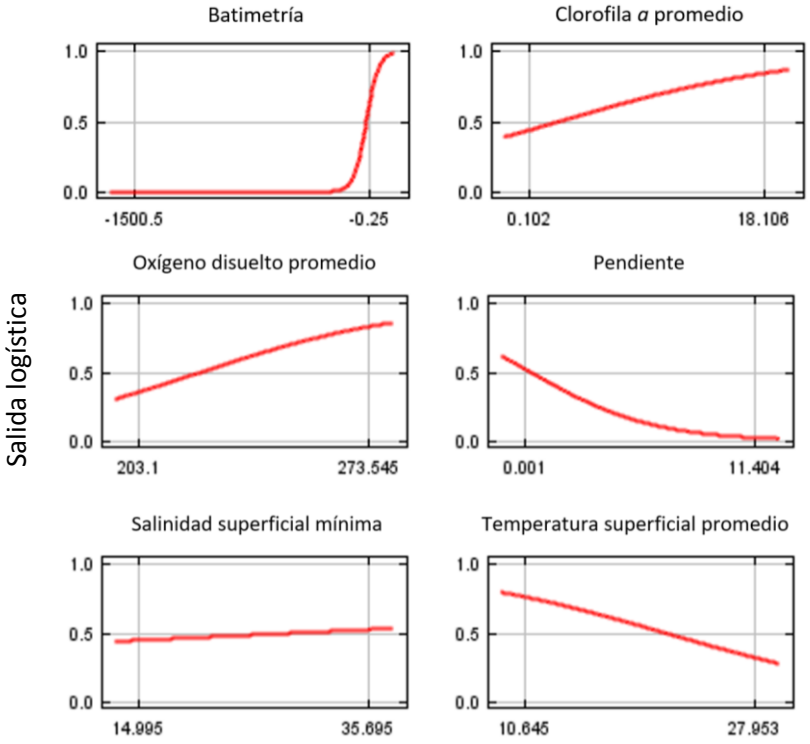

Figura 9. Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Rhinoptera bonasus.*

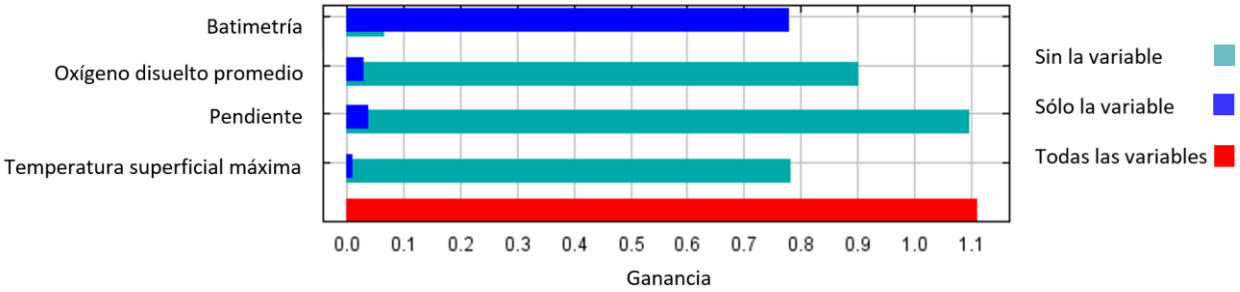

Figura 10. Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Gymnura micrura.* Mismo, creo que los colores están invertidos; algo no checa entre el texto y las gráficas.

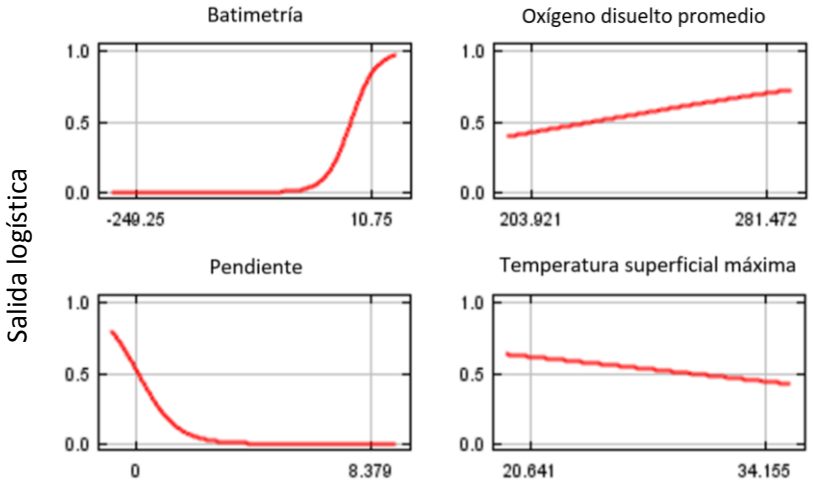

Figura 11. Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Gymnura micrura.*

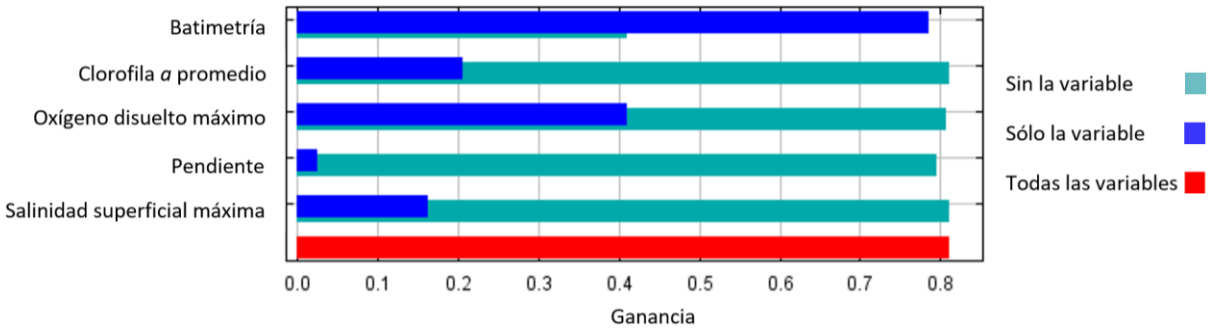

Figura 12. Prueba de Jackknife para determinar la importancia de las variables utilizadas para desarrollar el modelo de nicho ecológico de *Hypanus sabinus.*

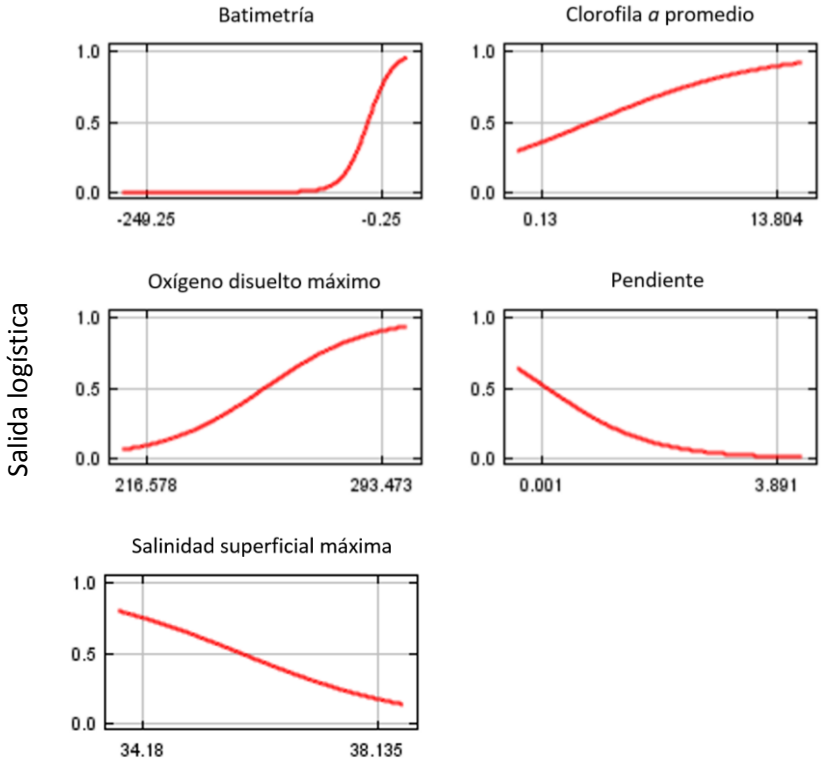

Figura 13. Curvas de respuesta de las variables utilizadas en la construcción del modelo de nicho ecológico de *Hypanus sabinus.*

3.2 Evaluación de los modelos y estimación de la distribución potencial de las especies seleccionadas

Los valores del índice de AUC obtenidos mediante la prueba de ROC parcial indican que las predicciones de los MNE son mejores que lo esperado al azar (Tabla 4). Por lo tanto, el nicho ecológico estimado mediante estos modelos pudo proyectarse en el espacio geográfico deseado (GM y Mar Caribe), obteniendo así, los mapas de idoneidad ambiental de las especies seleccionadas (Figuras 14, 15, 16, 17 y 18). Los mapas binarios indican que en el GM la distribución potencial de *H. americanus* y *A. narinari* abarca casi en su totalidad la plataforma continental del GM (Figuras 19 y 20). La distribución potencial de *R. bonasus* fue similar a la de *H. americanus* y *A. narinari*, sin emabargo, fue más restringida en la plataforma de Yucatán y se vio interrumpida en el centro y sur del estado de Veracruz (Figura 21). La distribución potencial de *G. micrura* e *H sabinus* estuvo restringida hacia el sureste del GM y fue la más cercana a la costa en comparación con las otras especies (Figuras 22 y 23).

Tabla 4. Resultados de la prueba de ROC parcial.

Especie	AUC parcial (0.5)	AUC parcial (0.05)	Índice de AUC (0.05)
Hypanus americanus	0.2017751	0.2807188	1.196026
Aetobatus narinari	0.4718929	0.8215307	1.727249
Rhinoptera bonasus	0.4781939	0.8459404	1.758527
Gymnura micrura	0.4923888	0.8884497	1.803496
Hypanus sabinus	0.4798398	0.824442	1.71308

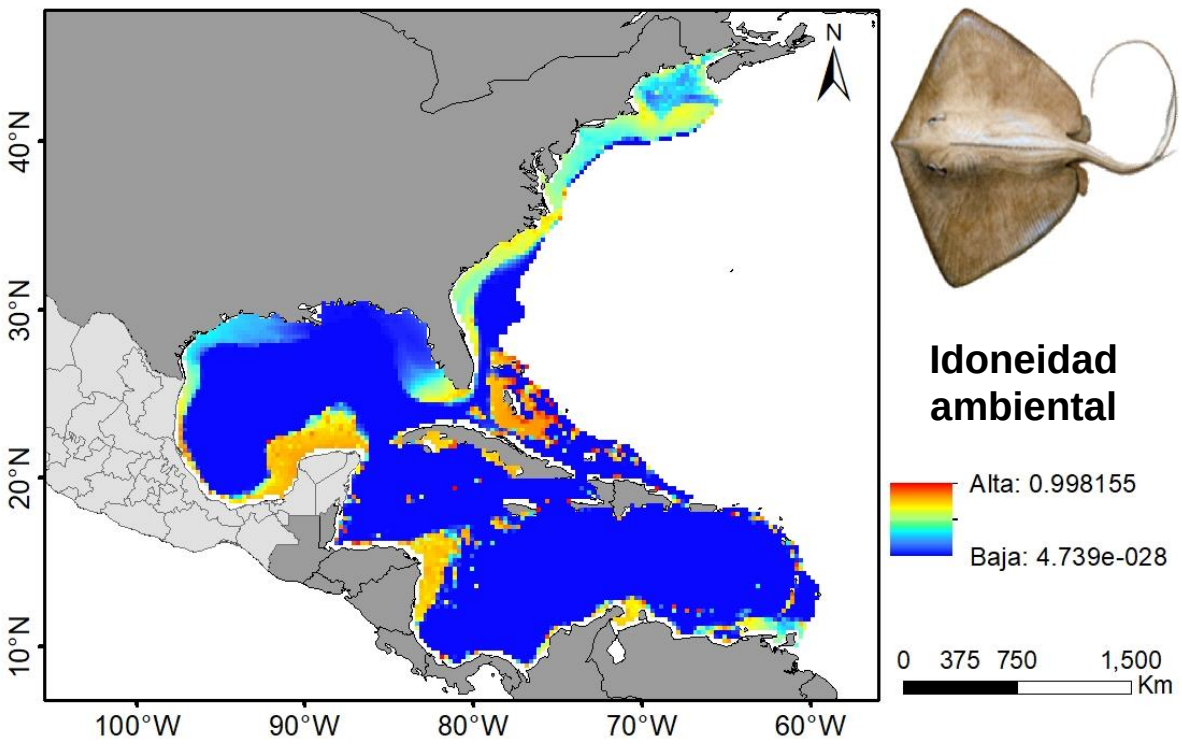

Figura 14. Idoneidad ambiental de *Hypanus americanus.*

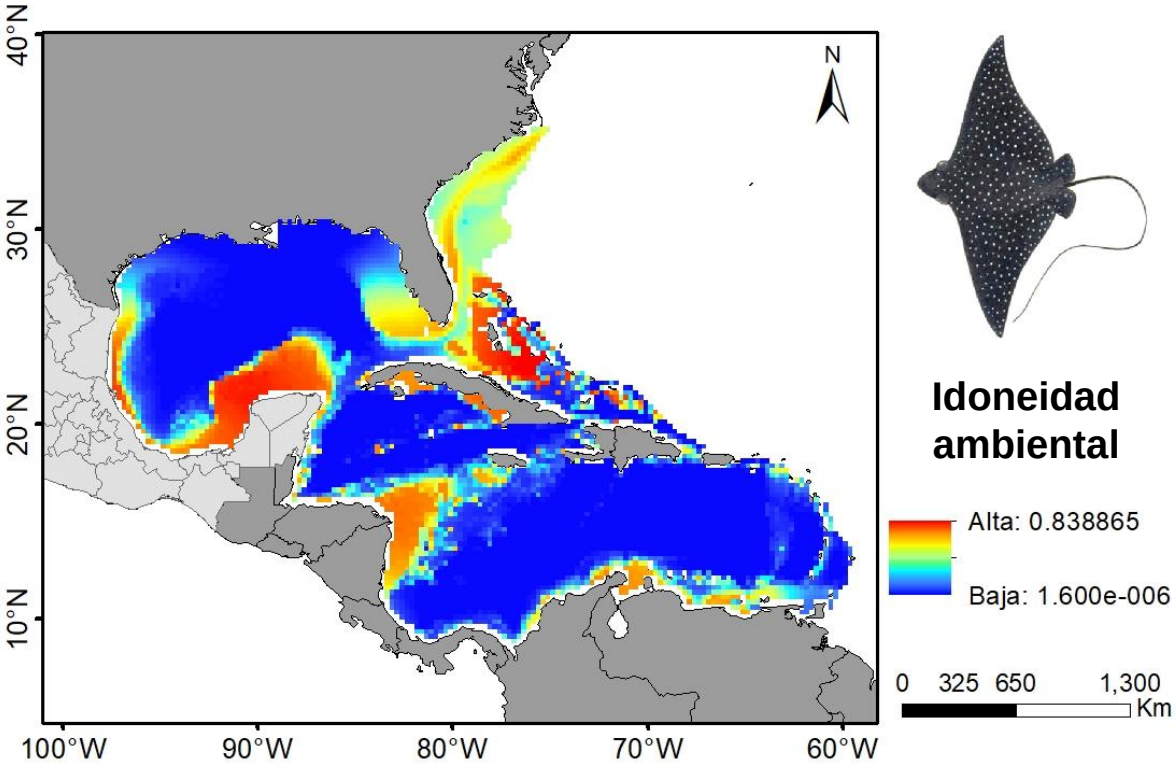

Figura 15. Idoneidad ambiental de *Aetobatus narinari.*

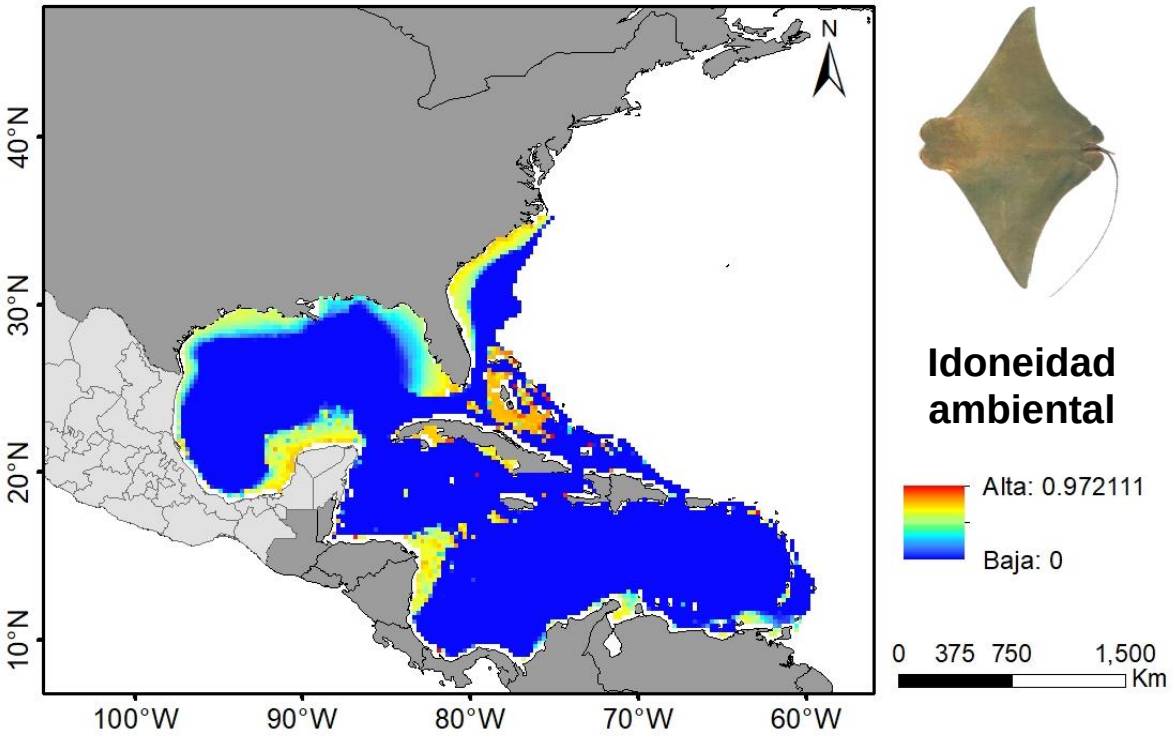

Figura 16. Idoneidad ambiental de *Rhinoptera bonasus.*

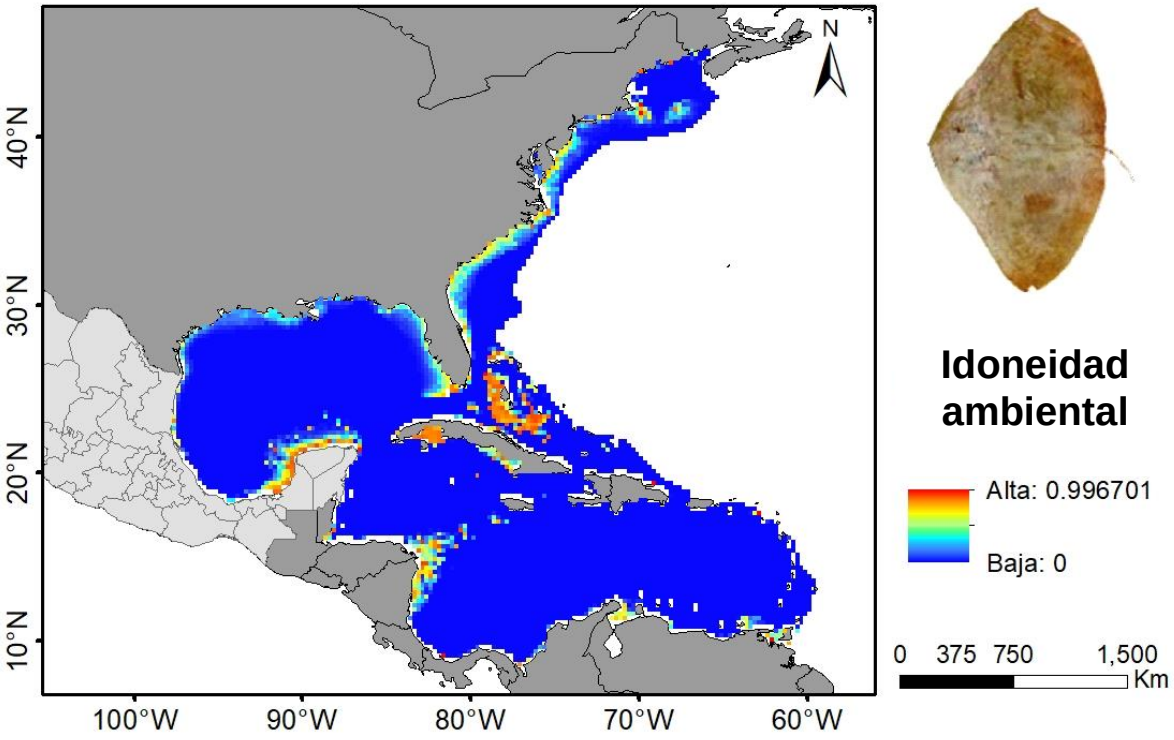

Figura 17. Idoneidad ambiental de *Gymnura micrura.*

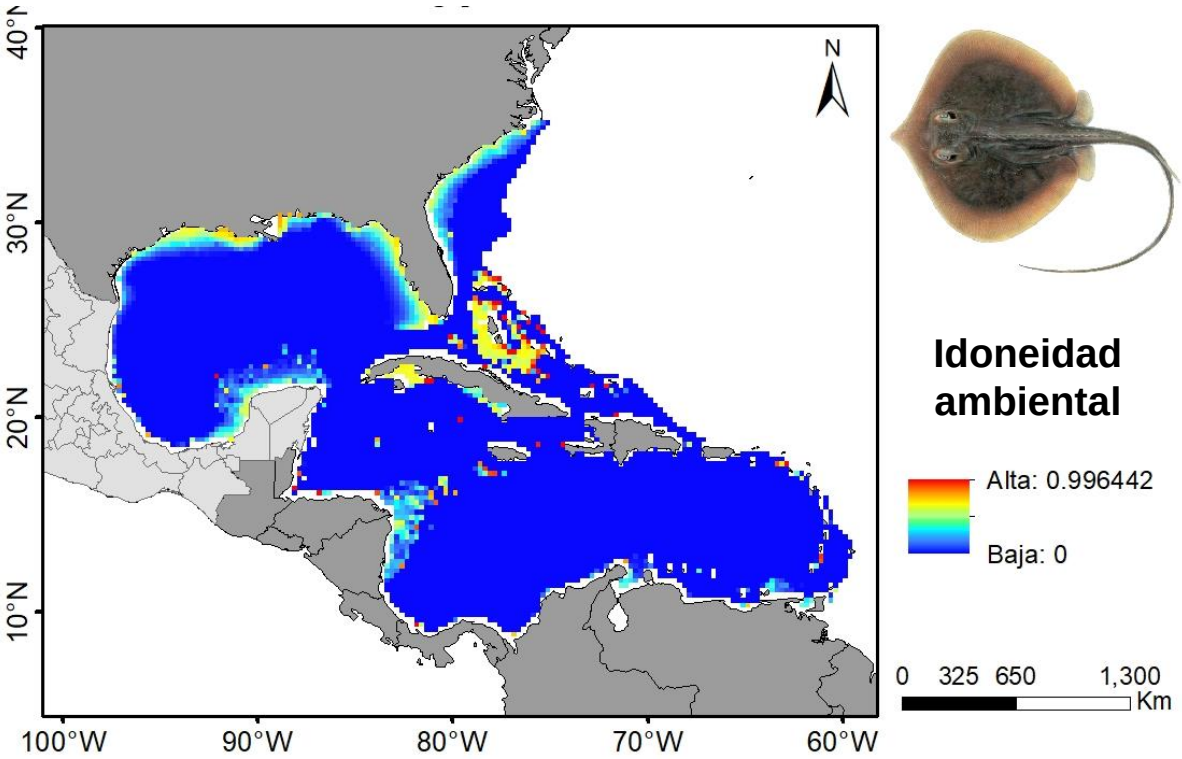

Figura 18. Idoneidad ambiental de *Hypanus sabinus.*

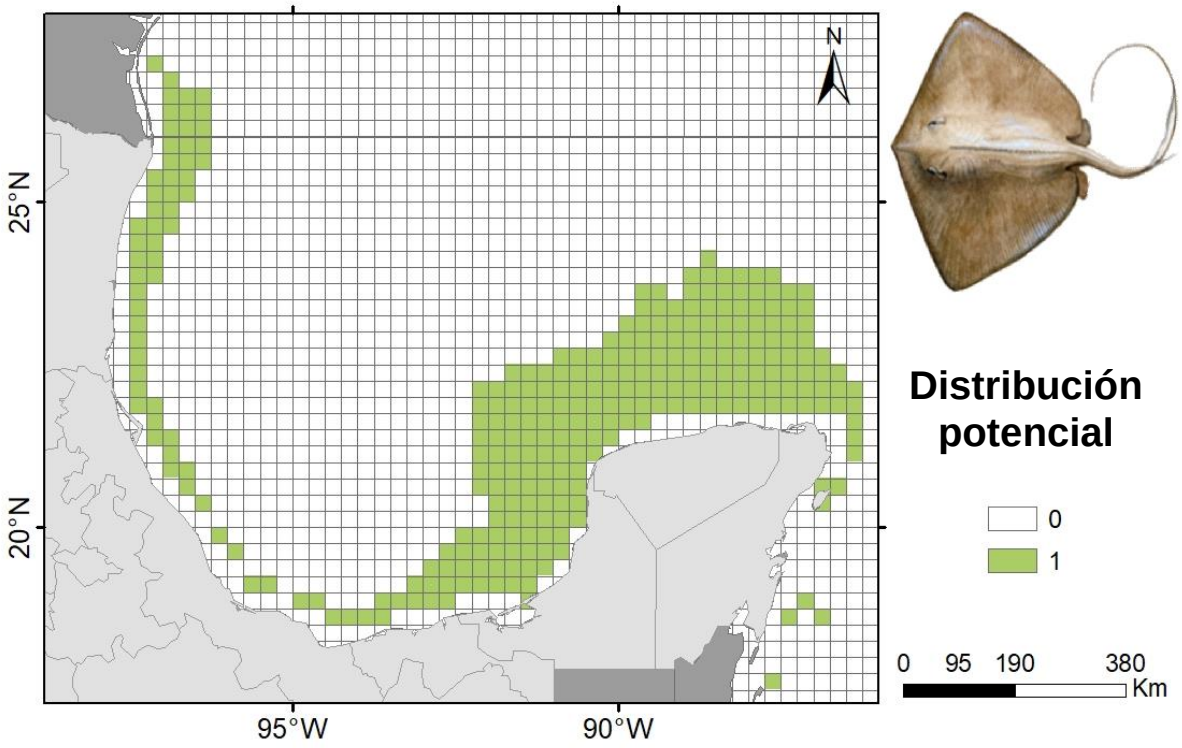

Figura 19. Distribución potencial de *Hypanus americanus.*

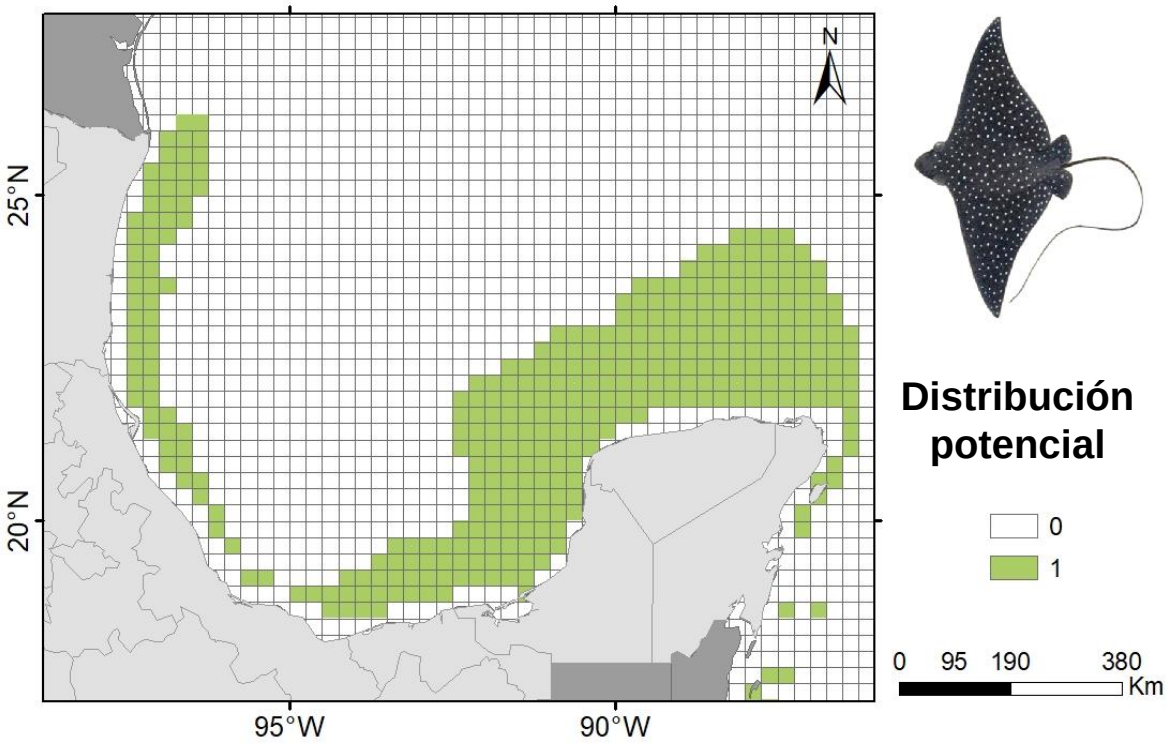

Figura 20. Distribución potencial de *Aetobatus narinari.*

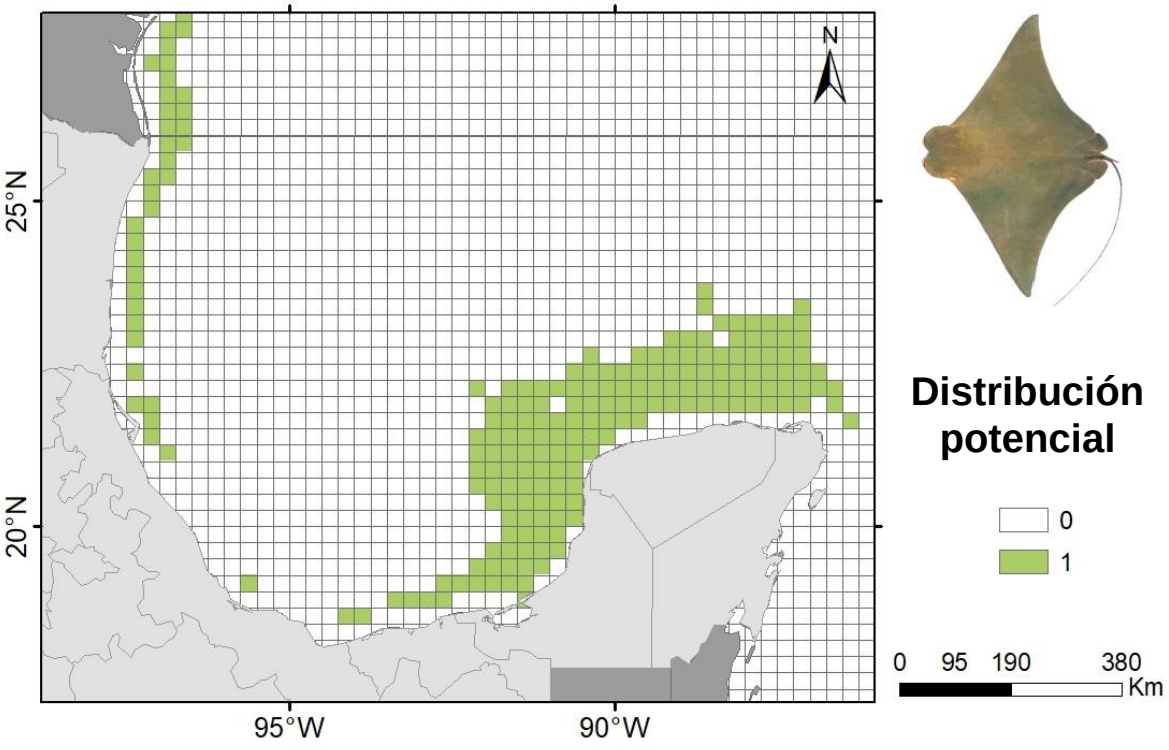

Figura 21. Distribución potencial de *Rhinoptera bonasus.*

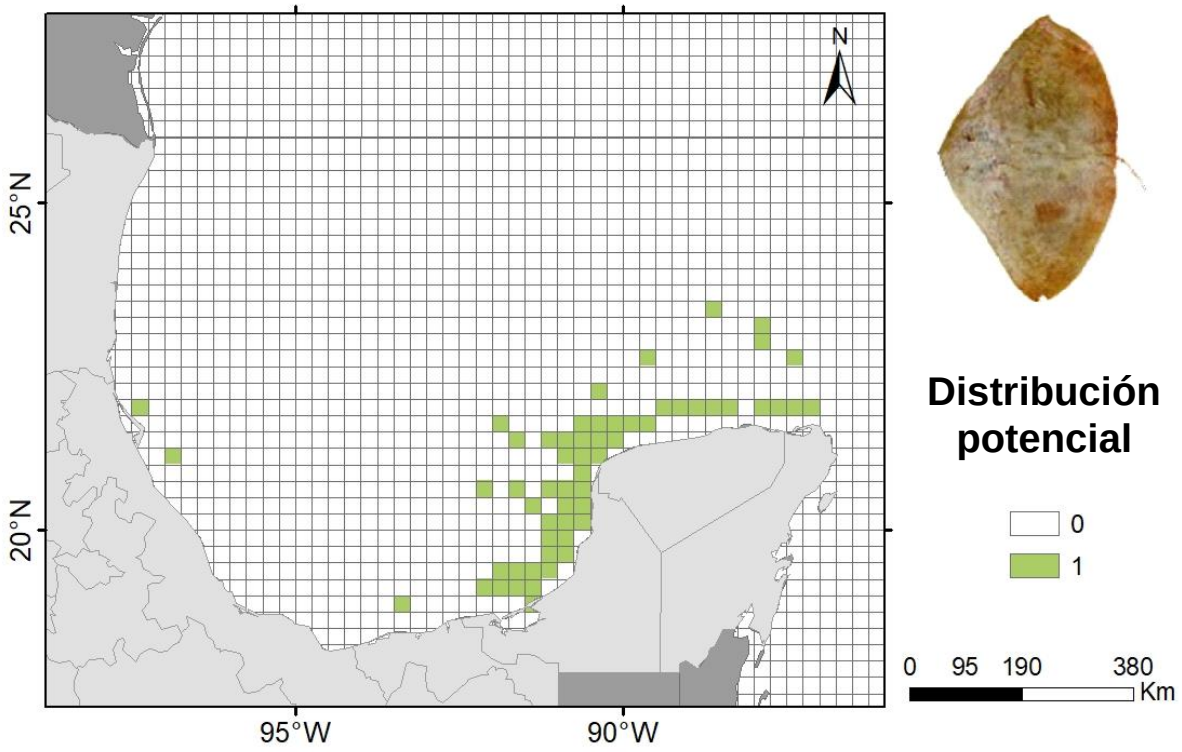

Figura 22. Distribución potencial de *Gymnura micrura.*

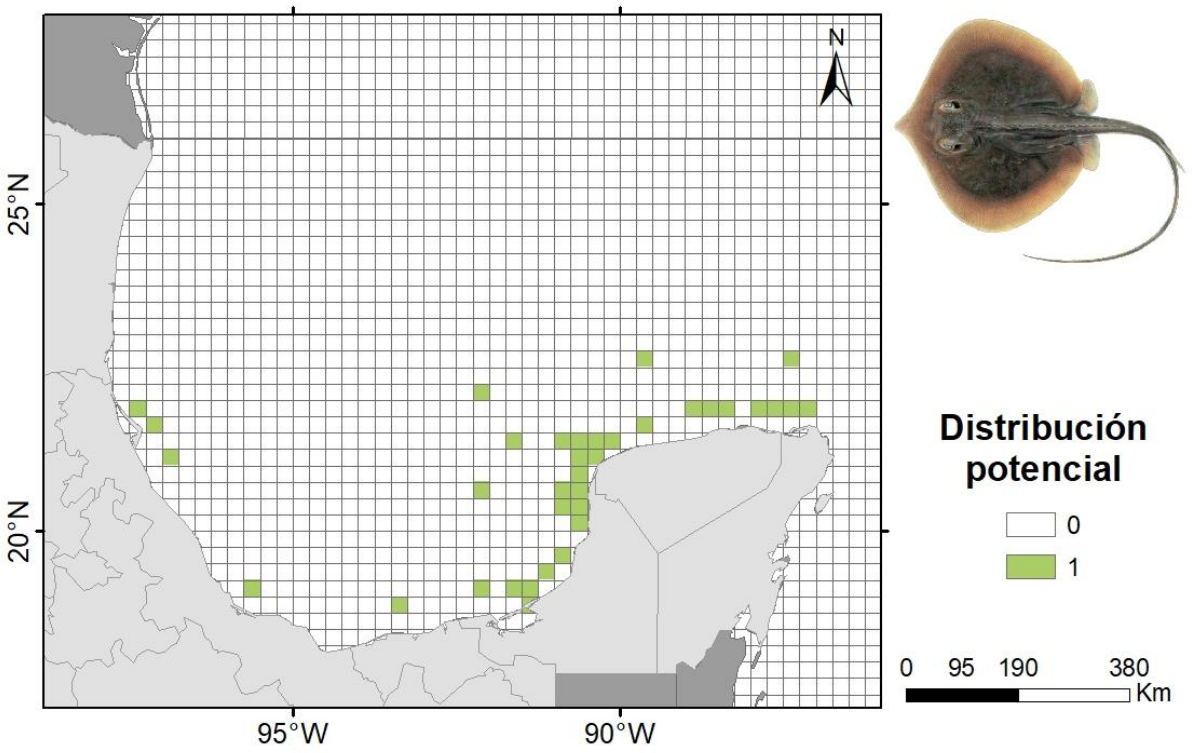

Figura 23. Distribución potencial de *Hypanus sabinus.*

3.3 Estimación del posible traslapo que existe entre la distribución potencial de las especies seleccionadas y las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana

El porcentaje de traslapo entre los pixeles donde se realizan las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana y los pixeles que conforman la distribución potencial de las especies seleccionadas fue superior al 30% (Tabla 5). En el caso de *H. americanus*, *A. narinari* y *R. bonasus*, los pixeles donde el traslapo tuvo un mayor esfuerzo pesquero por parte de la flota camaronera mexicana se encontraron ubicados frente al estado de Tamaulipas y en la porción más central de la Sonda de Campeche (Figuras 24, 25 y 26). Los pixeles ubicados frente a la Laguna de Términos fueron los pixeles donde se concentró el traslapo entre las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana y la distribución potencial de *G. micrura*, sin embargo, el esfuerzo pesquero que existe en estos pixeles no fue tan intenso comparado con el de aquellos pixeles que se encuentran frente al estado de Tamaulipas y en la porción más central de la Sonda de Campeche (Figura 27). El traslapo entre la distribución potencial de *H. sabinus* y la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana no mostró ningún patrón (Figura 28).

Tabla 5. Porcentaje de traslapo entre la distribución potencial de las especies seleccionadas y las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana.

Especie	Número de pixeles del área de distribución potencial	Número de pixeles con traslapo	Traslapo %
Hypanus americanus	289	123	42.56%
Aetobatus narinari	358	130	36.31%
Rhinoptera bonasus	190	90	47.36%
Gymnura micrura	64	25	39.06%
Hypanus sabinus	33	13	39.39%

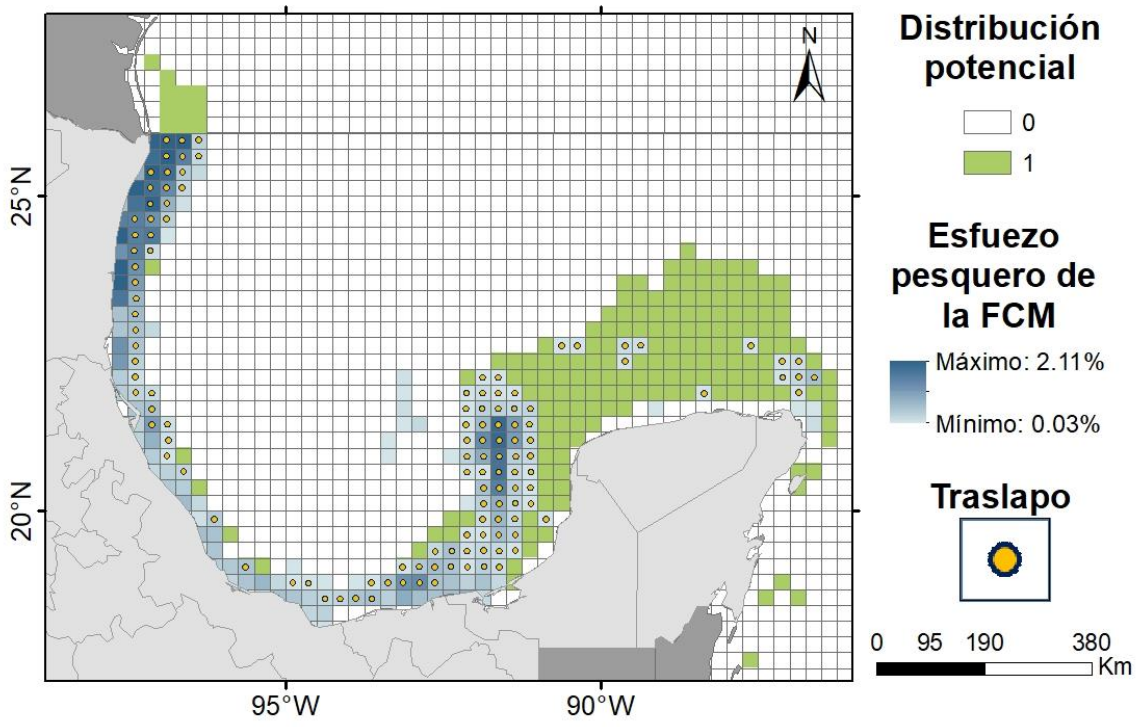

Figura 24. Distribución potencial de *Hypanus americanus* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM).

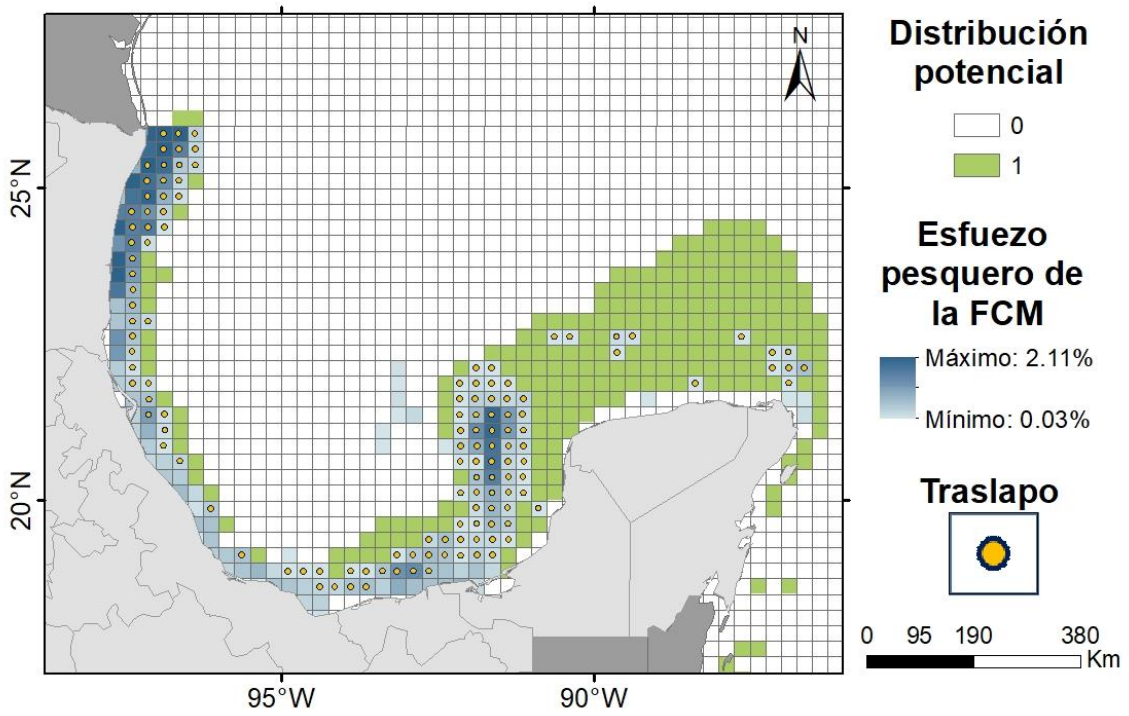

Figura 25. Distribución potencial de *Aetobatus narinari* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM).

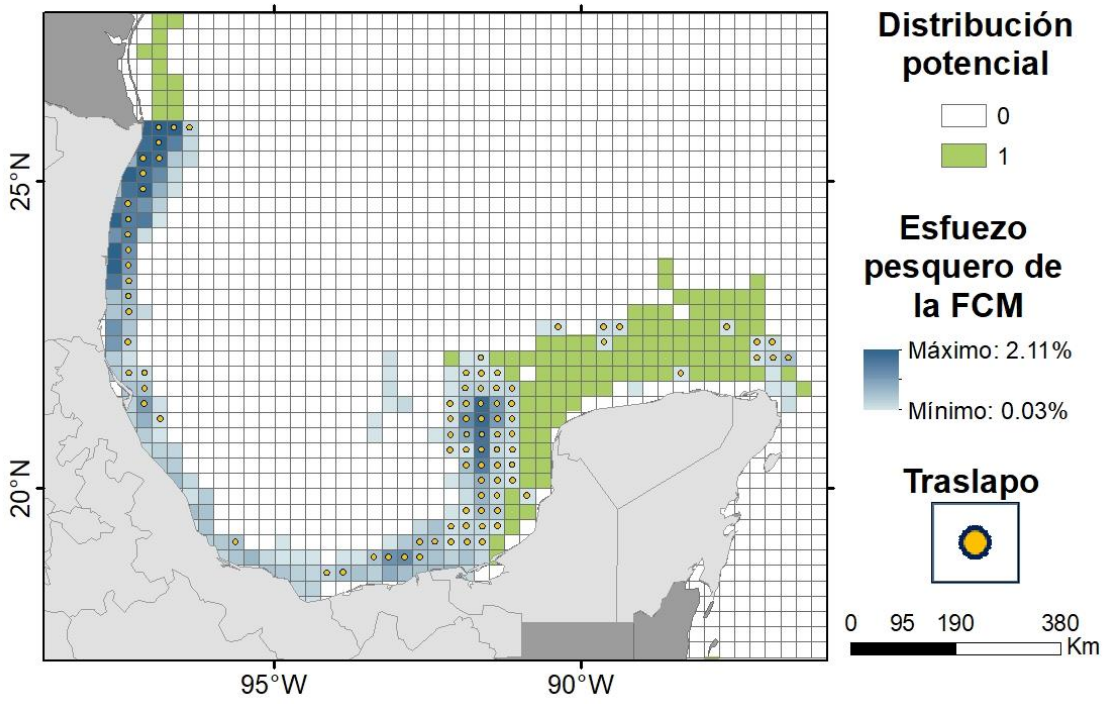

Figura 26. Distribución potencial de *Rhinoptera bonasus* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM).

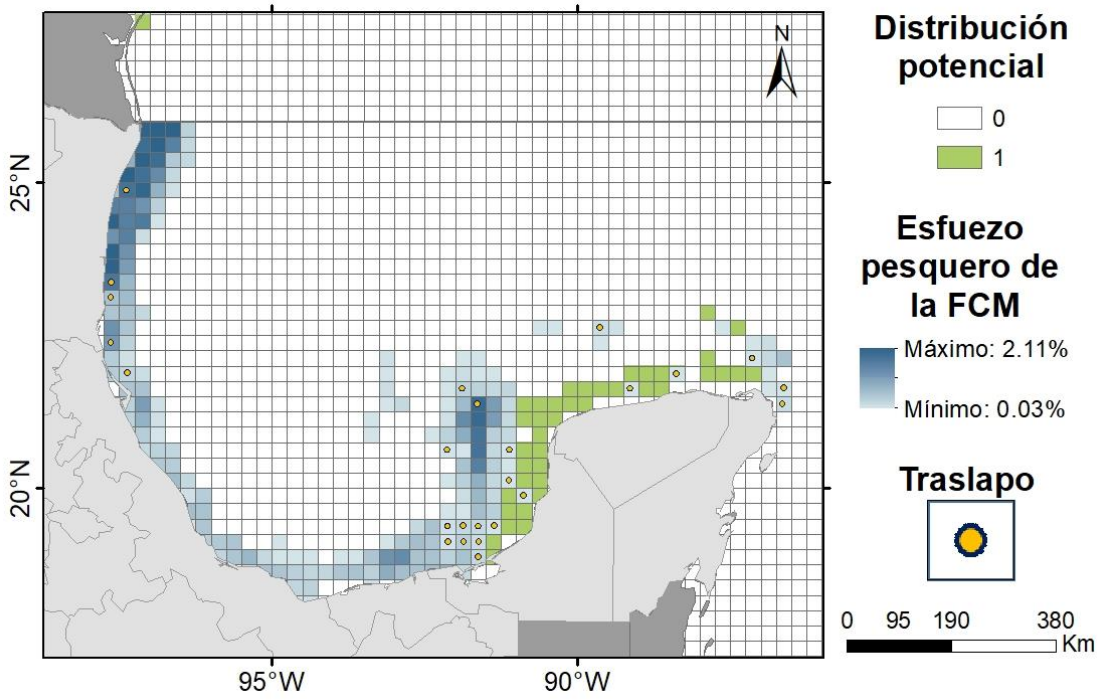

Figura 27. Distribución potencial de *Gymnura micrura* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM).

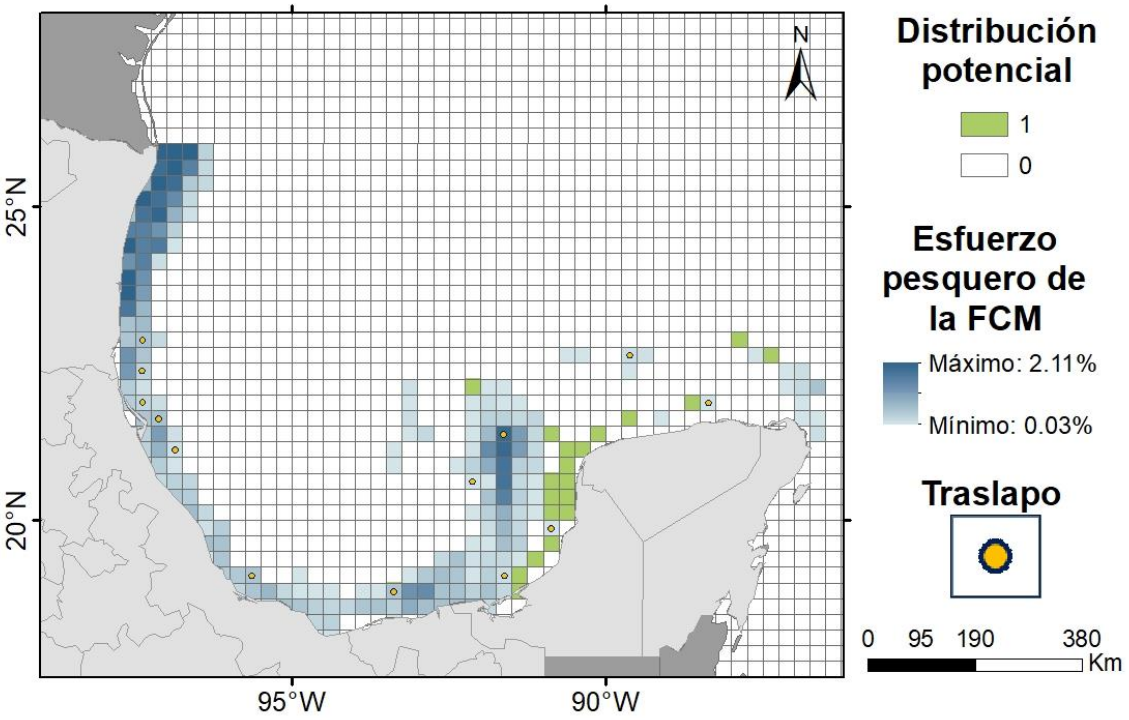

Figura 28. Distribución potencial de *Hypanus sabinus* y su posible traslapo con la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana (FCM).

Capítulo 4. Discusión

4.1 Selección de especies

Las especies de batoideos seleccionadas para estimar su distribución potencial fueron *H. americanus*, *A. narinari, R. bonasus*, *G. micrura* e *H. sabinus*. Actualmente, la captura artesanal de batoideos en el estado de Tabasco está soportada principalmente por *H. americanus*, y, en menor proporción, por *A. narinari*, *R. bonasus* y *G. micrura* (Pérez-Jiménez et al., 2012; Cu-Salazar et al., 2014; Lara-Mendoza et al., 2016). Por otra parte, en el estado de Campeche, *H. americanus*, *A. narinari* y *R. bonasus* son las especies con el mayor número de capturas, siendo *A. narinari* la especie más cotizada por su valor económico y cultural, mientras que *R. bonasus* es comúnmente capturada (incidentalmente) en las operaciones pesqueras dirigidas a *A. narinari* (Pérez-Jiménez, 2011; Cuevas-Zimbrón et al., 2013). La importancia pesquera de estas especies también se menciona en la carta nacional pesquera, al igual que la de *H. sabinus* (DOF, 2012 a).

4.2 Elaboración de los modelos de nicho ecológico y retos metodológicos

El uso de los MNE permitió construir los mapas de distribución potencial de las cinco especies de batoideos incluidas en esta tesis. No obstante, se presentaron diferentes retos metodológicos relacionados con los RPGR de cada una de las especies seleccionadas. Las especies con el mayor número de RPGR fueron *A. narinari* (n = 23,153) e *H. americanus* (n = 21,341); mientras que *G. micrura* fue la especie con menos RPGR (n = 3,708). Naturalmente, los RPGR están sujetos a diversos sesgos y errores de muestreo (ej. determinar una falsa presencia cuando dos especies son muy similares, que el observador no pueda registrar una presencia debido a la accesibilidad del sitio de muestreo, tener autocorrelación espacial entre los sitios de muestreo, etc.) (Peterson et al., 2011). Esta situación puede afectar negativamente el desempeño de los MNE e incrementar los valores de las métricas usadas para su evaluación, por lo cual, se debe procurar que los sesgos y errores de muestreo sean mínimos (Veloz, 2009; Shcheglovitova y Anderson, 2013; Lahoz-Monfort et al., 2014; Muscarella et al., 2014; Radosavljevic y Anderson, 2014)

En el caso de organismos marinos, el esfuerzo de muestreo a menudo está sesgado hacia los sitios más cercanos a la costa, y, cuando se trata de especies sujetas a un aprovechamiento pesquero, los datos suelen estar sesgados hacia las áreas de pesca (Murphy y Jenkins, 2010; Robinson et al., 2011). En la

presente tesis, la mayoría (> ~80%) de los RPGR de las especies seleccionadas se ubicaban en la costa este de los Estados Unidos. Este sesgo puede deberse a que los programas de de monitoreo e investigación son diferentes entre los países que albergan a estas especies en sus costas (ej. México, Estados Unidos y Cuba por mencionar algunos), o bien, a los intereses de diferentes grupos y organizaciones (Peterson et al., 2011). Por ejemplo, en la costa este de los Estados Unidos, principalmente frente a los estados de Florida, Carolina del Norte y Carolina del Sur, existen áreas que son atractivas para la gente que practica el buceo recreativo; después de bucear, los buzos pueden ingresar voluntariamente la información de las especies que observaron durante sus inmersiones a la base de datos de la Fundación de Educación Ambiental Reef (REEF por sus siglas en inglés, https://www.reef.org). Aunado a esto, también puede explicar el porque existe un mayor número de RPGR para las especies carismáticas y relativamente fáciles de identificar.

Al utilizar áreas de calibración construidas con base a los rangos de distribución de las especies seleccionadas, Maxent hizo una sobrepredicción de la idoneidad ambiental en los pixeles más cercanos a las áreas donde estuvo presente el sesgo. Para evitar esto, las áreas de calibración utilizadas en los MNE se construyeron utilizando las áreas donde estuvo presente el sesgo. Posteriormente, a través de una transferencia espacial, las predicciones de los MNE se proyectaron al sur del GM y el Mar Caribe para estimar la idoneidad ambiental de los pixeles que conforman estas zonas, y, posteriormente, la distribución potencial de las especies seleccionadas, específicamente en el GM. Al hacer una transferencia espacial, es importante tener en cuenta que el nicho ecológico estimado en el área de calibración se conserva en el área de proyección, lo cual, implica que las predicciones de los MNE deben tomarse con precaución (Peterson et al., 2011; Qiao et al., 2017). Sin embargo, realizar divisiones geográficamente estructuradas y enmascaradas ha dado buenos resultados en estudios previos, al menos en especies terrestres (Radosavljevic y Anderson, 2014).

4.3 Distribución potencial por especie

La distribución potencial de *H. americanus* y *A narinari* fue la más extensa entre todas las especies seleccionadas, abarcando casi en su totalidad la plataforma continental del GM. Para ambas especies, el aumento de la salinidad (mínima y promedio respectivamente) estuvo relacionado con una mayor idoneidad de hábitat. La mayoría de las especies de batoideos son estenohalinas y toleran un intervalo de salinidad muy estrecho, por lo cual, se ha reportado que la salinidad es una variable que tiene mayor influencia sobre las especies de elasmobranquios que habitan comúnmente cerca de la costa, ya que

pueden experimentar fluctuaciones de salinidad más abruptas debido al aporte de agua continental proveniente de los ríos (Hopkins y Cech, 2003; Schlaf et al., 2014).

La preferencia de los batoideos por un determinado gradiente de salinidad puede minimizar los costos energéticos asociados con la osmorregulación y posiblemente les permita reducir el riesgo de depredación por parte de los tiburones (Heithaus et al., 2009; Simpfendorfer et al., 2011; Schlaf et al., 2014). La curva de respuesta de esta variable muestra que el intervalo de valores en los que se encontró los RPGR de *H. americanus* fue mayor (14.9–34.4 PSS) al de *A. narinari* (26.1–36.3 PSS). Lo anterior sugiere que, en las zonas costeras donde la influencia de ríos es importante, *H. americanus* puede explorar y aprovechar una mayor diversidad de ambientes comparado con *A. narinari*. Esto concuerda con lo descrito previamente por McEachran y Fechhelm (1998) quienes mencionan que la presencia de *H. americanus* puede detectarse inclusive en los ríos, mientras que, para *A. narinari*, su tolerancia ambiental a salinidades bajas posiblemente limite su distribución en lagunas costeras y estuarios. Sin embargo, Castro-Aguirre et al. (1999) mencionan que frente a la desembocadura del río Tuxpan, Veracruz, se llegó a capturar a un organismo de esta especie.

La respuesta que tuvieron *H. americanus* y *A. narinari* ante la salinidad superficial del mar también puede estar relacionada con la disponibilidad y búsqueda de alimento. La dieta de *H. americanus* está constituida por hasta 65 especies diferentes, destacando pequeños crustáceos y peces óseos, encontrando en menor proporción moluscos de concha suave y otros invertebrados bentónicos, por lo cual, se le ha considerado una especie generalista (Bigelow y Schroder, 1953; Guilliam y Sullivan, 1993). Si bien la dieta de *H. americanus* es similar a la de otras especies de la familia Dasyatidae (Bigelow y Schroder, 1953; Snelson y Williams, 1981; Thorson, 1983; Guilliam y Sullivan, 1993), es importante mencionar que, en el Atlántico mexicano, *H. americanus* es la segunda especie más grande de esta familia y la segunda especie de mayor tamaño entre las especies seleccionadas, alcanzando un ancho de disco que supera los 160 cm (McEachran, J. D., Carvalho, 2002; Ramírez-Mosqueda et al., 2012). Al igual que muchos elasmobranquios de tamaño mediano, *H. americanus* sufre cambios ontogénicos en su dieta, lo cual, posiblemente le ayude a minimizar la competencia intraespecífica (Thorson 1983; Castro, 1993; Lowe et al., 1996; Aguiar et al., 2009). Al crecer, *H. americanus* se alimenta de organismos cada vez más grandes, que, por lo general, suelen encontrarse en aguas más profundas y alejadas de las costas, donde la salinidad superficial del mar suele ser más alta, lo cual, posiblemente explique la importancia de la salinidad superficial del mar para *H. americanus* (Guilliam y Sullivan, 1993; Aguiar et al., 2009).

En el caso de *A. narinari*, es muy probable que esté sucediendo algo similar. Los estudios que han analizado la dieta de *A. narinari* la han caracterizado como una especie especialista que se alimenta principalmente de moluscos de conchas duras como la almeja calico (*Macrocallista maculata*) (Bigelow y Schroder, 1953; Schluessel et al., 2010; Ajemian et al., 2012; Ajemian y Powers, 2014). Recientemente Serrano-Flores et al. (2018) describen que, para el sureste del GM, *A. narinari* se alimenta principalmente de una especie de gasterópodo (*Strombus pugilis*), encontrado presas de mayor tamaño (ej. *Petrochirus diogenes*, *Busycon perversum*, *Triplofusus giganteus*) en los organismos más grandes. En el Atlántico Centro Oriental, el ancho de disco máximo que se ha reportado para *A. narinari* es de 230 cm (McEachran y Carvalho, 2002), mientras que en Florida ha sido de 203 cm (Bassos-Hul et al., 2014). Al igual que *H. americanus*, *A. narinari* es una especie de batoideo de tamaño mediano y la más grande entre las especies estudiadas, por lo cual, su alimentación también sufre cambios ontogénicos, y, por lo tanto, ser más diversa a mayor profundidad (Schluessel et al., 2010; Serrano-Flores et al., 2018). Al ser una especie especialista, es posible que la distribución potencial de *A. narinari* esté influenciada por las variables ambientales que determinan la distribución de sus presas (Schluessel et al., 2010; Peterson et al., 2011; Ajemian y Powers, 2014). Actualmente se sabe que diferentes especies de almejas y ostras tienen una mayor preferencia por una salinidad alta (Davis, 1958; Perrigault et al., 2012), lo cual, posiblemente explique la importancia de la salinidad superficial del mar en la construcción del MNE para esta especie.

Los resultados encontrados en esta tesis no concuerdan con otros estudios donde se menciona que la temperatura superficial del mar es una de las variables que afectan la probabilidad de captura de *A. narinari* en el sureste del GM. La temporada de frentes fríos ha sido descrita como la temporada del año donde la captura de esta especie es alta, relacionándola con el descenso de la temperatura superficial del mar (Cuevas-Zimbrón et al., 2011, 2013). La mayoría de las especies de elasmobranquios son ectotérmicas (excepto la familia Lamnidae) y buscan refugio en zonas cálidas (generalmente cerca de la costa) cuando la temperatura del mar desciende (Hopkins y Cech, 2003; Heithaus et al., 2009). Sin embargo, es importante recordar que para esta tesis no se estimó la distribución potencial de las especies seleccionadas para cada una de las temporadas climáticas (secas, lluvias y nortes). Además, la abundancia estacional de otras especies de mayor valor económico provoca que los pescadores artesanales cambien constantemente sus equipos y estrategias de pesca para poder capturarlas, lo cual, posiblemente explique la relación que existe entre la disminución de la temperatura superficial del mar y la tasa alta de captura de *A. narinari* durante la época de nortes (Pérez-Jiménez y Méndez-Loeza, 2015).

En el caso de *R. bonasus*, la variable más importante para la elaboración de su MNE fue la batimetría y su distribución potencial fue la tercera más extensa entre las especies seleccionadas. Sin embargo, las

predicciones de Maxent deben tomarse con precaución debido a que recientemente se ha documentado la presencia de *Rhinoptera brasiliensis* en el GM, por lo cual, existe la posibilidad de que algunos RPGR pertenezcan a esta especie (González-Isaís y Montes-Domínguez 1996; Jones et al., 2017; Palacios-Barreto et al., 2017). Al analizar las curvas de respuesta de *H. americanus*, *A. narinari* y *R. bonasus*, se puede observar que para *H. americanus* y *A. narinari* la batimetría no muestra una tendencia tan abrupta hacia profundidades más someras, mientras que para *R. bonasus* sí.

La distribución potencial de *R. bonasus* sugiere que, a pesar de su tamaño (hasta 106 cm de ancho de disco en la zona de estudio) (Pérez-Jiménez, 2011), esta especie es capaz de habitar en zonas alejadas de la costa. Al igual que *A. narinari*, *R. bonasus* se ha caracterizado por ser una especie de hábitos bentopelágicos capaz de realizar largas migraciones (McEachran y Carvalho, 2002; Goodman et al., 2011; Sellas et al., 2015; Omori y Fisher, 2017). Estudios previos sugieren que *R. bonasus* es una especie especialista que utiliza diferentes estrategias y adaptaciones fisiológicas para alimentarse de moluscos de conchas duras y crustáceos (Bigelow y Schroder, 1953; Sasko et al., 2006; Fisher et al., 2011). No obstante, Collins et al. (2007) mencionan que *R. bonasus* también puede comportarse como una especie oportunista, capaz de alimentarse de pequeños crustáceos y poliquetos.

Recientemente, Fisher et al. (2011) realizaron un estudio donde sugieren que, a pesar de ser una especie capaz de succionar el tejido de bivalvos de conchas duras (presumiblemente su presa principal), *R. bonasus* difícilmente puede manipular las conchas que superan los 7.5 cm, por lo cual, inclusive los organismos de mayor tamaño prefieren alimentarse de bivalvos cuyas conchas oscilan entre los 3 y 7 cm. Lo anterior posiblemente explique las ligeras variaciones que se han observado en la dieta de *R. bonasus* (Blaylock, 1993; Collins et al. 2007) y el porqué su distribución potencial es más restringida que la de *H. americanus* y *A. narinari*. La dieta especializada de *R. bonasus* y su capacidad para desplazarce grandes distancias probablemente sean la razón por la cual esta especie es comúnmente capturada (incidentalmente) en las operaciones pesqueras dirigidas a *A. narinari*, ya que presumiblemente pueden estar compartiendo zonas de alimentación.

La distribución potencial de *G. micrura* e *H. sabinus* estuvo más restringida hacia la costa, siendo la batimetría la variable más importante en la construcción de sus MNE. El tamaño máximo de ambas especies es de 120 cm y 61 cm, respectivamente (McEachran, y Carvalho, 2002), sin embargo, en el sur del GM se reporta un ancho de disco máximo de 87 cm para *G. micrura* (Cu-Salazar et al., 2014). Al ser especies de tamaño pequeño es más probable que su distribución esté restringida hacia aguas someras y cercanas a la costa, lo cual concuerda con los resultados obtenidos en la presente tesis (Heithaus, 2004). Estudios

previos sugieren que las especies de batoideos de menor tamaño pueden aprovechar estas áreas por diferentes motivos, entre los cuales destacan la alimentación, reproducción y minimizar la probabilidad de ser depredados por otras especies de mayor tamaño (Heithaus, 2004).

La dieta de diferentes especies de peces óseos y cetáceos odontocetos incluye la ingesta ocasional de batoideos, sin embargo, los tiburones han sido descritos como los depredadores principales de los batoideos (Wesley et al., 1990; Heithaus, 2004). Al habitar en aguas someras, las especies de batoideos pequeñas pueden minimizar la interacción con las especies de tiburones grandes, que, por lo regular, tienen una mayor abundancia en aguas alejadas de la costa; sin embargo, también pueden utilizar otras estrategias de defensa como el disminuir su actividad, ocultarse en espacios estrechos, agruparse o en el último de los casos defenderse (Belbenoit, 1986; Semeniuk, 2003; Cartamil et al., 2003; Heithaus, 2004). En el caso de *G. micrura*, minimizar su interacción con potenciales depredadores posiblemente sea la explicación de la importancia que tiene la batimetría en la construcción de su MNE, y, por ende, sobre su alimentación y distribución potencial. Recientemente un estudio realizado en Brasil menciona que *G. micrura* es una especie especialista que se alimenta principalmente de un pez óseo (*Pomadasys corvinaeformis*) que habita generalmente en áreas cercanas a la costa, por lo cual, Yokota et al. (2013) sugieren que el nicho ecológico de *G. micrura* posiblemente se vea influenciado por la distribución de su presa principal. Lo anterior concuerda con otros estudios donde diferentes especies del género *Gymnura* han sido descritas como especialistas (Jacobsen et al., 2009; Jacobsen y Bennett, 2013). Lo anterior sugiere que en la costa este de México esté ocurriendo lo mismo.

Al restringir su distribución potencial hacia aguas someras, *H. sabinus* posiblemente esté minimizando su interacción con posibles depredadores, ya que esta especie ha sido observada en el contenido estomacal de diferentes especies de tiburones (Snelson et al. 1984; Hoffmayer y Parsons, 2003; Ramsden et al., 2017). Si bien la batimetría fue la variable más importante en la contrucción de los MNE de *H. sabinus*, otras variables como el oxígeno disuelto máximo, la clorofila *a* promedio y la salinidad superficial de mar máxima también fueron importantes. Sin embargo, *H. sabinus* ha sido descrita como una especie que tolera diferentes condiciones ambientales (Walla y Bennet, 2006; Grim et al., 2012; Ramsden et al., 2017) y posiblemente la importancia de estas variables se deba a la naturaleza de los RPGR utilizados para la construcción de su MNE.

4.4 Importancia del conocimiento *a priori* cuando se utilizan modelos de nicho ecológico

Como era de esperarse, la experiencia *a priori* fue uno de los factores que debieron considerarse cuando se analizaron las predicciones de Maxent (Philips et al., 2004, 2006). Actualmente se sabe que a lo largo de la costa este de México, las especies seleccionadas se distribuyen principalmente en la zona costera (del Moral-Flores et al., 2016). Sin embargo, debido a que Maxent evita suponer lo que no se conoce (Philips et al., 2006; Philips y Dudík, 2008; Peterson et al., 2011), el algoritmo no generó predicciones para la mayoría de los pixeles más cercanos a la costa (en los mapas de idoneidad ambiental se aprecian como espacios en blanco), y, por lo tanto, no se pudo estimar la distribución potencial de las especies seleccionadas en esos pixeles. Esto se debe a que la resolución espaciotemporal con la que pueden descargarse las capas de las diferentes variables ambientales no es la misma; por lo cual, algunas de ellas carecen de datos. Por ejemplo, los datos de la temperatura superficial del mar son actualmente obtenidos mediante sensores remotos y suelen tener una mejor resolución espaciotemporal en comparación con otras variables como el oxígeno disuelto donde los datos tienen que ser obtenidos *in situ*, lo cual ocasiona que su distribución espacial sea irregular y se tengan que generar más datos mediante modelos oceánicos (Robinson et al., 2011). Si bien estas limitaciones metodológicas impidieron que Maxent hiciera predicciones en la mayoría de los pixeles más cercanos a la costa, es importante tener en cuenta que las especies seleccionadas pueden utilizar la plataforma continental (profundidad < 200 m) como un corredor biológico, el cual, posiblemente les permita desplazarse entre zonas que contengan condiciones ambientales idóneas para su supervivencia, especialmente si se trata de especies altamente móviles como *A. narinari* y *R. bonasus* (Sellas et al., 2015; Briscoe et al., 2017).

4.5 Posible traslapo con las actividades pesqueras de la flota camaronera mexicana

En aguas mexicanas, la distribución potencial de las especies de batoideos seleccionadas y la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana tuvieron los siguientes porcentajes de traslapo: *R. bonasus* (47.36%), *H. americanus* (42.56%), *H. sabinus* (39.39%), *G. micrura* (39.06) y *A. narinari* (36.31%). Sin embargo, es importante mencionar que los datos utilizados para estimar la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana son del año 2006 (Wakida-Kusunoki et al., 2010). Tomando en

cuenta esto, información más actualizada posiblemente genere resultados diferentes. Además, actualmente, desde Isla Aguada, Campeche, hasta la Frontera con Belice, se prohíbe la pesca industrial de arrastre camaronero en las primeras 15 millas náuticas a partir de la línea de costa (DOF, 2009).

La flota industrial camaronera que opera en el litoral del Atlántico mexicano se dedica principalmente a la captura de cinco especies de camarones, las cuales, en orden de importancia comercial son: el camarón café (*Farfantepenaeus aztecus*), el camarón rosado (*Farfantepenaeus duorarum*), el camarón blanco (*Litopenaeus setiferus*), el camarón rojo (*Farfantepenaeus brasiliensis*) y el camarón de roca (*Sycionia brevirostris*) (DOF, 2007 b; Wakida-Kusunoki et al., 2010). De acuerdo con la distribución de estas especies es posible ubicar tres zonas donde se realiza la pesca industrial de arrastre camaronero: 1) el noreste del GM (incluye casi en su totalidad la plataforma continental frente a los estados de Tamaulipas y Veracruz); 2) la Sonda de Campeche y 3) el Caribe mexicano (Wakida-Kusunoki et al., 2010; DOF, 2012 b, 2014 a, b, c). En estas zonas no se ha registrado la captura incidental de algún ejemplar de *A. narinari*, mientras que para *G. micrura*, *H. americanus*, *H. sabinus* y *R. bonasus* sí (González et al., 2008; Wakida-Kusunoki et al., 2013; DOF, 2014 a; Moran-Silva et al., 2017).

Actualmente, *G. micrura* es la única especie para la cual existe un estudio que describe su abundancia y estructura poblacional en muestreos biológicos donde se utilizó el sistema de arrastre camaronero (Zea-de la Cruz et al., 2016). Los datos disponibles en el estudio de Zea-de la Cruz et al. (2016) sugieren que *G. micrura* se distribuye a lo largo de toda la costa del GM y que su captura incidental en la pesca industrial de arrastre camaronero está principalmente compuesta por organismos juveniles. Lo anterior no se ve reflejado en el mapa de distribución potencial de *G. micrura*, probablemente debido a las limitaciones que tuvo Maxent para hacer predicciones en los pixeles más cercanos a la costa. Por otra parte, los resultados encontrados por Zea-de la Cruz et al. (2016) concuerdan con otros estudios donde también se ha reportado una alta incidencia de baoideos juveniles en la fauna de acompañamiento (Stobutzki et al., 2002; Acevedo et al., 2007; Lara-Mendoza y Márquez-Farías, 2014).La captura incidental de organismos juveniles en la pesca industrial de arrastre camaronero puede representar una importante fuente de mortalidad, y, por lo tanto, un factor de riesgo para las poblaciones de *G. micrura* (Stobutzki et al., 2002).

Pese a que en el Atlántico mexicano no se ha registrado la captura incidental de *A. narinari*, las modificaciones (ej. resuspensión de sedimentos, cambios en la estructura y dinámica de las comunidades bentónicas) que causa la pesca industrial de arrastre camaronero en el fondo marino pudieran estar afectando indirectamente a las poblaciones de esta especie (Auster et al., 1996; Freese et al., 1999; McConnaughey et al., 2000; Hixon y Tissot, 2007; Clark et al., 2009). Estos cambiós también pueden estar

afectando a las poblaciones de *H. americanus*, *H. sabinus* y *R. bonasus*. Por lo tanto, es necesario realizar estudios que ayuden a comprender los efectos que tiene esta pesquería sobre los ecosistemas marinos en aguas mexicanas.

Capítulo 5. Conclusiones

- La estimación dell nicho ecológico de las especies seleccionadas en una porción de su rango de distribución (Donde se encontró la mayoría de los RPGR) y posteriormente hacer una transferencia espacial para proyectar sus predicciones en el espacio geográfico deseado (sur del GM), permitió que los mapas de idoneidad ambiental y distribución potencial tuvieran un mayor sentido biológico y se evitara la sobrepredicción en las áreas donde estaba presente el sesgo por muestreo (costa este de los Estados Unidos).
- La distribución potencial de *H. americanus* y *A. narinari* abarcó casi en su totalidad la plataforma continental del litoral del Atlantico mexicano, presumiblemente asociada con los cambios ontogénicos que experimentan estas especies en sus dietas, lo cual, las obliga a buscar presas de mayor tamaño en zonas alejadas de la costa.
- La distribución potencial de *R. bonasus* fue más restringida comparada con la de *H. americanus* y *A. narinari*, lo cual, posiblemente esté relacionado con el tamaño de las presas que puede ingerir, principalmente moluscos de conchas duras (especialmente bivalvos) cuyas conchas no superan los 7 cm.
- Al ser especies que se alimentan principalmente de moluscos de conchas duras, *A. narinari* y *R. bonasus* probablemente estén compartiendo zonas de alimentación, lo cual puede explicar que *R. bonasus* sea comúnmente capturada (incidentalmente) en las operaciones pesqueras dirigidas a *A. narinari*.
- La distribubción potencial de *G. micrura* e *H. sabinus* estuvo restringida hacia las zonas más costeras, sin embargo, la resolución espaciotemporal de las variables utilizadas en la elaboración de sus MNE no permitió que Maxent hiciera predicciones en los pixeles más cercanos a la costa.
- La batimetría fue la variable más importante en la construcción de los MNE de *G. micrura* e *H. sabinus*, presumiblemente asociada con su comportamiento para minimizar la probabilidad de ser depredados.
- En el litoral del Atlántico mexicano la distribución potencial de las especies seleccionadas y la distribución del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana tuvieron los siguientes porcentajes de traslapo: *R. bonasus* (47.36%), *H. americanus* (42.56%), *H. sabinus* (39.39%), *G. mircura* (39.06) y *A. narinari* (36.31%).

Capítulo 6. Recomendaciones

- Utilizar variables ambientales con resoluciones espaciotemporales más finas posiblemente permita que Maxent realice predicciones en los pixeles más cercanos a la costa.
- Generar y utilizar variables categóricas como tipo de fondo marino posiblemente permitan que en un futuro los MNE de especies asociadas al bentos sean lo más cercanos a la realidad.
- Contemplar el uso de la temperatura del fondo marino como una de las variables ambientales.
- El 11 de junio del 2018 se publicó la actualización de la Carta Nacional Pesquera, por lo cual, se recomienda realizar un MNE de *Himantura schmardae* debido a que en este documento se menciona que es una especie de importancia pesquera.

Literatura citada

Acevedo, K., Bohórquez-Herrera, J., Moreno, F., Moreno, C., Molina, E., Grijalba-Bendeck, M., Gómez-Canchong, P. 2007. Tiburones y rayas (subclase Elasmobranchii) descartados por la flota de arrastre camaronero en el Caribe de Colombia. Acta Biológica Colombiana, 12 (2): 69–80.

Aguiar, A. A., Valentin, J. L., Rosa, R. S. 2009. Habitat use by *Dasyatis americana* in a south-western Atlantic oceanic island. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 89 (6): 1147–1152.

Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., Anderson, R. P. 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. Ecography, 38: 541–545.

Ajemian, M. J., Powers, S. P. 2014. Towed-float satellite telemetry tracks large-scale movement and habitat connectivity of myliobatid stingrays. Environmental Biology of Fishes, 97: 1067–1081.

Alcalá, G. M. 2003. Políticas pesqueras en México (1946-2000). Contradicciones y aciertos en la planificación de la pesca nacional (Vol. II). México, El Colegio de México: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada: El Colegio de Michoacán. p. 106.

Aldeco, J., Monreal-Gómez, M. A., Signoret, M., Salas-de León, d. A., Hernández-Becerril, D. U. 2009. Occurrence of a subsurface anticyclonic eddy, fronts, and *Trichodesmium* spp. over the Campeche Canyon region, Gulf of Mexico. Ciencias Marinas, 35 (4): 333–344.

Álvarez-Torres, P., Rabalais, N. N., Piña-Gutiérrez, J. M., Padrón-Lópezc, R. M. 2017. Research and community of practice of the gulf of Mexico large marine ecosystem. Environmental Development 22: 166–174.

Anderson, R. P., Lewc, D., Peterson, A. T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. Ecological Modelling, 162: 211–232.

Anderson, R. P., Raza, A. 2010. The effect of the extent of the study región on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. Journal of Biogeography, 37: 1378–1393.

Auster, P. J., Malatesta, R. J., Langton, R. W., Watting, L., Valentine, P. C., Donaldson, S. L. S., Langton, E. W., Shepard, A. N., Babb, W. A. 1996. The impacts of mobile fishing gear on seafloor habitats in the gulf of Maine (Northwest Atlantic): Implications for conservation of fish populations, Reviews in Fisheries Science, 4:2, 185-202.

Barve, N., Barvea, V., Jiménez-Valverdea, A., Lira-Noriegaa, A., Mahera, S. P., Peterson A. T., Soberón, J., Villalobos, F. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. Ecological Modelling, 222: 1810–1819.

Bassos-Hull, K., Wilkinson, K. A., Hull, P. T., Dougherty, D. A., Omori, K. L., Ailloud, L. E., Morris, J. J., Hueter, R. E. 2014. Life history and seasonal occurrence of the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari*, in the eastern Gulf of Mexico. Environmental Biology of Fishes, 97: 1039–1056.

Belbenoit, P. 1986. Fine analysis of predatory and defensive motor events in *Torpedo marmorata* (Pisces). Journal of Experimental Biology, 121: 197–226.

Bigelow, H.B.B. & W.C. Schroeder. 1953. Sawfishes, Guitarfishes, Skates and Rays. En: Tee-Van, J., Breder, C. M., Parr, A. E., Schroeder, W. C., Chultz, L. P. (Eds.), Fishes of the Western North Atlantic. Memoir Sears Foundation for Marine research Number I, Parte 2. Yale University, New Haven, Connecticut, Estados Unidos. pp. 1-186

Bizzarro, J. J., Robinson, H. J., Rinewalt, C. S., Ebert, D. A. 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. En: Ebert, D.A., Sulikowski, J.A. (Eds.), Biology of Skates. Developments in Environmental Biology of Fishes 27. pp. 91-114.

Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Márquez-FarÍas, J. F, Tyminski, J., Hueter, R. E. 2009 a. Temporal variation in the artisanal elasmobranch fishery of Sonora, Mexico. Fisheries Research, 97: 103–117.

Bizzarro, J. J, Smith, W. D., Hueter, R. E., Villavicencio-Garayzar, C. J. 2009 b. Activities and Catch Composition of Artisanal Elasmobranch Fishing Sites on the Eastern Coast of Baja California Sur, Mexico. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 108 (3): 137-151.

Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Castillo-Géniz, J. L., Ocampo-Tórres, A., Márquez-Farías, J. F., Hueter, R. E. 2009 c. The seasonal importance of small coastal sharks and rays in the artisanal elasmobranch fishery of Sinaloa, Mexico. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 4(4): 513-531.

Boria, R. A., Olson, L. B., Goodman, S. M., Andersona, R. P. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. Ecological Modelling, 275: 73–77.

Bornatowski, H., Navia, A. F., Braga, R. R., Abilhoa, V., Maia-Corre, M. F. 2014. Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. ICES Journal of Marine Science, 71(7): 1586–1592.

Briscoe, D. K., Hobday, A. J., Carlisle, A., Scales, K., Eveson, J. P., Arrizabalaga, H., Druon, J. N., Fromentin, J. M. 2017. Ecological bridges and barriers in pelagic ecosystems. Deep–Sea Research Part II, 140: 182–192.

Blaylock, R. A. 1993. Distribution and abundance of cownose rays, *Rhinoptera bonasus* (Rhinopteridae), in lower Chesapeake Bay, Virginia. Estuaries, 16: 255–263.

Callejas-Jimenez, M., Santamaria-del-Angel, E., Gonzalez-Silvera, A., Millan-Nuñez, R., Cajal-Medrano, R. 2012. Dynamic Regionalization of the Gulf of Mexico based on normalized radiances (nLw) derived from MODIS-Aqua. Continental Shelf Research, 37: 8–14.

Calich, H., Estevanez, M., Hammerschlag, N. 2018. Overlap between highly suitable habitats and longline gear management areas reveals vulnerable and protected regions for highly migratory sharks. Marine Ecology Progress Series, 602: 183–195.

Cartamil, D. P., Vaudo, J. J., Lowe, C. G., Wetherbee, B. M., Holland, K. N. 2003. Diel movement patterns of the Hawaiian stingray *Dasyatis lata*: implications for ecological interactions between sympatric elasmobranch species. Marine Biology, 142: 841–847.

Castro J. L. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the nurseries of the southeastern coast of the United States. Environmental Biology of Fishes, 38: 37–48.

Castro-Aguirre, J. L., Espinoza-Pérez, H., Schmitter-Soto, J. J. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. México: Ed. Noriega-Limusa, 711 p.

Cedrola, P. V., González, A. M., Pettovello, A. D. 2005. Bycatch of skates (Elasmobranchii: Arhynchobatidae, Rajidae) in the Patagonian red shrimp fishery. Fisheries Research, 71: 141–150.

Chase, J. M., Leibold, M. A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago. p. 212.

Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., Pauly, D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. Fish and Fisheries, 10: 235–251.

Clark, M. R., Rowden, A. A. 2009. Effect of deepwater trawling on the macro-invertebrate assemblages of seamounts on the Chatham Rise, New Zealand. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 56 (9): 1540-1554.

Clarke, S. C., McAllister, M. K., Milner-Gulland, E. J., Kirkwood, G. P., Michielsens, C. G. J., Agnew, D. J., Pikitch, E. K., Nakano, H., Shivji, M. S. 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. Ecology Letters, 9: 1115–1126.

Collins, A. B., Heupel, M. R., Hueter, R. E., Motta, P. J. 2007. Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus.* Marine and Freshwater Research, 58: 135–144.

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

Cu-Salazar, N. H., Pérez-Jiménez, J. C., Méndez-Loeza, I., Mendoza-Carranza, M. 2014. Parámetros reproductivos de las hembras de la raya mariposa *Gymnura micrura* (Elasmobranchii) en el sur del Golfo de México. Hidrobiológica, 24 (2): 109-117.

Cuevas-Zimbrón, E., Pérez-Jiménez, J. C., Méndez-Loeza, I. 2011. Spatial and seasonal variation in a target fishery for spotted Eagle ray *Aetobatus narinari* in the southern Gulf of Mexico. Fisheries Science, 77:723–730.

Cuevas-Zimbrón, E., Pérez-Jimpenez, J. C., Méndez-Loeza, I. 2013. Efecto de factores ambientales y la asignación del esfuerzo pesquero sobre las capturas de la raya *Aetobatus narinari* (Rajiformes: Myliobatidae) en el sur del Golfo de México. Revista de Biología Tropical, 61 (3): 1341-1349.

Davis, H. C. 1958. Survival and growth of clam and oyster larvae at different salinities. Biological Bulletin, 114: 296-307.

Dedman, S., Officer, R., Brophy, D., Clarke, M., Reid, D. G. 2015. Modelling abundance hotspots for data-poor Irish Sea rays. Ecological Modelling, 312: 77–90.

DOF. 2007 a. Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. Diario Oficial de la Federación. México. 14 de febrero de 2007.

DOF. 2007 b. NOM-061-PESC-2006, especificaciones técnicas de los excluidores de tortugas marinas utilizados por la flota de arrastre camaronera en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos. Diario Oficial de la Federación. México. 22 enero de 2007.

DOF. 2009. Acuerdo por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la captura de todas las especies de camarón en aguas marinas y de los sistemas lagunarios estuarinos de jurisdicción federal del Golfo de México y Mar Caribe. Diario Oficial de la Federación. México. 30 de abril de 2009.

DOF. 2012 a. Acuerdo mediante el cual se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. Diario Oficial de la Federación. México. 24 de agosto de 2012.

DOF. 2012 b. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de camarón rosado (*Farfantepenaeus duorarum*), de la Sonda de Campeche. Diario Oficial de la Federación. México. 11 de junio de 2012. México. 4 de julio de 2012.

DOF. 2014 a. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de camarón siete barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) en las costas de los estados de Campeche y Tabasco. Diario Oficial de la Federación. México. 31 de marzo de 2014.

DOF. 2014 b. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero para las especies de camarón rojo (*Farfantepenaeus brasiliensis*) y de Roca (*Sicyonia brevirostris*) de los Caladeros de Contoy, Quintana Roo. Diario Oficial de la Federación. México. 25 de marzo de 2014.

DOF. 2014 c. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de Camarón Café (Farfantepenaeus aztecus) y Camarón Blanco (Litopenaeus setiferus) en las costas de Tamaulipas y Veracruz. Diario Oficial de la Federación. México. 12 de marzo de 2014.

Dormann, C.F., Schymanski, S.J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Romermann, C., Schroder, B. & Singer, A. 2012. Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. Journal of Biogeography, 39, 2119-2131.

Dulvy, N. K, Reynolds, J. D. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. Conservation Biology 16(2): 440-50.

Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison, L. R., Carlson, J. K., Davidson, L. N. K., Fordham, S. V., Francis, M. P., Pollock, C. M., Simpfendorfer, C. A., Burgess, G. H., Carpenter, K. E., Compagno, L. J. V., Ebert, D. A., Gibson, C., Heupel, M. R., Livingstone, S. R., Sanciangco, J. C., Stevens, J. D., Valenti, S., White, W. T. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. eLife, e00590. DOI: 10.7554/eLife.00590.001.

Ebert, D. A., Bizzarro, J. J. 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). En: Ebert, D.A., Sulikowski, J.A. (Eds.), Biology of Skates. Developments in Environmental Biology of Fishes 27. pp. 115-131.

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, L., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S., Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography, 29: 129–151.

Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., Yates, C. J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. Diversity and Distributions 17: 43–57.

Ellis, J. R., Cruz-Martinez, A., Rackham, B., Rogers, S. 2005 a. The distribution of chondrichthyan fishes around the British Isles and implications for conservation. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 35: 195–213.

Ellis, J. R., Dulvy, N. K., Jennings, S., Parker-Humphreys, M., Rogers, S. I. 2005 b. Assessing the status of demersal elasmobranchs in UK waters: a review. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 85: 1025–1048.

Ellis, J. R., Clarke, M. W., Cortés, E., Heessen, H. J., Apostolaki, P., Carlson, J. K., Kulka, D. W., 2008. Management of elasmobranch fisheries in the North Atlantic. Advances in Fisheries Science, 50: 184–228.

Elton, C. S. 1927. Animal Ecology. Sidgwick and Jackson, London.

Fisher, R. A., Call, G. C., Grubbs, R. D. 2011. Cownose Ray (*Rhinoptera bonasus*) Predation Relative to Bivalve Ontogeny. Journal of Shellfish Research, 30 (1): 187-196.

Freese, L., Auser, P. J., Heifetz, J., Wing, B. L. 1999. Effects of trawling on seafloor habitat and associated invertebrate taxa in the Gulf of Alaska. Marine Ecology Progress Series, 162: 119-126.

Frisk, M. G., Miller, T. J., Fogarty, M. J. 2002. The population dynamics of little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. Journal of Marine Science, 59: 576–586.

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. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 35: 27-35.

Frisk, M. G. 2010. Life History Strategies of Batoids. En: Carrier, J. C., Musick, J. A., y Heithaus, M. R. (Eds.), Sharks and Their Relatives II: Biodiversity, Adaptive Physiology and Conservation. CRC Press. pp. 283-318.

Gillett, R. 2008. Global study of shrimp fisheries. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Roma. p. 358.

Gilliam, D. S., Sullivan, K. M. 1993Diet and Feeding Habits of the Southern Stingray *Dasyatis americana* in the Central Bahamas. Bulletin of Marine Science, 52 (3): 1007-1013.

Goodman, M. A., Conn, P. B., Tizpatrick, E. 2011. Seasonal Occurrence of Cownose Rays (*Rhinoptera bonasus*) in North Carolina's Estuarine and Coastal Waters. Estuaries and Coasts, 34: 640–651.

González, L., Oviedo, J.L., Pech, J.A., Martínez, L.E. (2008): Presencia de elasmobranquios en las operaciones de pesca de arrastre de camarón en el litoral veracruzano durante la temporada de veda 2007. En: Memorias III Simposium Nacional de Tiburones y Rayas. (Díaz, A.W., Pérez, J., Pérez, R., Uriel, Ó., eds.), Facultad de Ciencias, UNAM, México, 25-29 agosto 2008, pp: 162–163.

González-Isaís, M., Montes-Domínguez, H. M. 1996. Primer registro de *Rhínoptera brasiliensís* (Batoidei: Rhinopteridae) en Veracruz, México. Revista de Biología Tropical, 44(2): 941-950.

Grim, J. M., Ding, A. A., Bennett, W. A. 2012. Differences in activity level between cownose rays (*Rhinoptera bonasus*) and Atlantic stingrays (*Dasyatis sabina*) are related to differences in heart mass, hemoglobin concentration, and gill surface área. Fish Physiology and Biochemistry, 38:1409–1417.

Grinnell, J. 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk, 34:427–433.

Grinnell J. 1924. Geography and evolution. Ecology, 5 (3): 225–229.

Guisande, C., Patti, B., Vaamonde, A. Manjarrés-Hernández, A., Pelayo-Villamil, P. García-Roselló, E., González-Dacosta, J., Heine, J., Granado-Lorencio, C. 2013. Factors affecting species richness of marine elasmobranchs. Biodiversity Conservation, 22: 1703–1714.

Hacohen-Domené, A., Martínez-Rincón, R. O., Galván-Magaña, F., Cárdenas-Palomo, N., Herrera-Silveira, J. 2015. Environmental factors influencing aggregation of manta rays (*Manta birostris*) off the northeastern coast of the Yucatan Peninsula. Environmental Biology of Fishes, 98: 1953–1964.

Hammerschlag, N., Gallagher, A. J., Lazarre, D. M. 2011. A review of shark satellite tagging studies. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 398: 1–8.

Hixon, M. A., Tissit, B. N. 2007. Comparison of trawled vs untrawled mud seafloor assemblages of fishes and macroinvertebrates at Coquille Bank, Oregon. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 344: 23–34.

Heithaus M. R. 2004. Predator-prey interactions. En: Carrier, J. C., Musick, J. A., Heithaus, M. R. (Eds.), Biology of sharks and their relatives, CRC Press. pp. 488 – 512.

Heithaus, M.R., Bryan, B. K., Wirsing, A. J., Dunphy-Daly, M. M. 2009. Physical factors influencing the distribution of a top predator in a subtropical oligotrophic estuary. Limnology and Oceanography, 54: 472-482.

Hoffmayer, E. R., Parsons, G. R. 2003. Food habits of three shark species from the Mississippi Sound in the northern Gulf of Mexico. Southeastern Naturalist, 2: 271–280.

Hopkins, T.E. & J.J. Cech. 2003. The influence of environmental variables on the distribution and abundance of three elasmobranchs in Tomales Bay, California. Environmental Biology of Fishes, 66: 279-291.

Hui, C. 2009. On the scaling patterns of species spatial distribution and association. Journal of Theoretical Biology, 261: 481–487.

Hui, C., Veldtman, R., McGeoch, M. A. 2010. Measures, perceptions and scaling patterns of aggregated species distributions. Ecography, 33: 95–102.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 415-427.

Hutchinson, G. E. 1978. An Introduction to Population Ecology. Yale University Press, New Haven. P. 271.

Jacobsen, I. P., Bennett, M. B. 2013. A Comparative Analysis of Feeding and Trophic Level Ecology in Stingrays (Rajiformes; Myliobatoidei) and Electric Rays (Rajiformes: Torpedinoidei). PLoS ONE, 8 (8): e71348.

Jones, M. C., Dye, S. R., Fernandes, Jose. A., Frölicher, T., Pinnegar, J. K., Warren, R., Cheung, W. W. L. 2013. Predicting the Impact of Climate Change on Threatened Species in UK Waters. PLoS ONE 8(1): e54216.

Jones, M. C., Hoffmayer, E. R., Hendon, J. M., Quattro J. M., Lewandoski, J., Roberts, M. A., Poulakis, G. R., Ajemian, M. J., Driggers, W. B., De Carvalho, M. R., Rêgo, M. G., Hazin, F., H. V., Márquez-Farías, F. J. 2017. Morphological conservation of rays in the genus *Rhinoptera* (Elasmobranchii, Rhinopteridae) conceals the occurrence of a large batoid, *Rhinoptera brasiliensis* Müller, in the northern Gulf of Mexico. Zootaxa, 4286 (4): 499–514.

Kearney, M. R., Porter, W. P. 2009. Mechanistic niche modeling: Combining physiological and spatial data to predict species. Ecology Letters, 12: 1-17.

Lahoz-Monfort, J. J., Guillera-Arroita, G., Wintle. 2014. Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. Global Ecology and Biogeography, 23: 504–515.

Lara-Lara, J. R., Arenas-Fuentes, V., Bazán-Guzmán, C., Díaz-Castañeda, V., Escobar-Briones, E., de la Cruz García-Abad, M., Gaxiola-Castro, G., Robles-Jarero, G., Sosa-Ávalos, R., Soto-González, L. A., Tapia García, M., Valdez-Holguín, E. 2008. Los ecosistemas marinos. En: Soberón, J., Halffter, G., Llorente-Bousquets, J. (Eds.). Capital natural de México, vol. I : Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. pp. 136-159.

Lara-Mendoza, R. E., Márquez-Farías, J. F. 2014. Estructura de tallas y relación peso-longitud del pez guitarra pinta, Rhinobatos glaucostigma (Rajiformes: Rhinobatidae) en la plataforma continental de Sinaloa, México. Hidrobiológica, 24 (2): 119–127.

Lara-Mendoza, R. E., Galeana-Cortazar, A. R., Díaz-Álvarez, A. G. 2016. Tendencia de la captura de rayas (Batoidea) del litoral de Tabasco: enfocada en *Hypanus americanus*. Ciencia pesquera 24 (2): 13-20.

Last, P. R., White, W. T., Carvalho, M. R., Séret, B., Stehmann, M. F. W., Naylor, J.P. 2016. Rays of the World. CSIRO, Australia. p. 790.

Lauria, V., Gristina, M., Attrill, M. J., Fiorentino, F., Garofalo, G. 2015. Predictive habitat suitability models to aid conservation of elasmobranch diversity in the central Mediterranean Sea. Scientific Reports, 5: 13245.

Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., Real, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. Global Ecology and Biogeography, 17: 145–151.

Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. Ecology Letters, 11: 995–1007.

Lowe C.G., Wetherbee, B. M., Crow, G. L., Tester, A. L. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. Environmental Biology of Fishes, 47: 203–211.

Márquez-Farías, J. F., Blanco Parra, M. P. 2006 Las rayas del Golfo de California. En: Arreguín-Sánchez, F., Beléndez-Moreno, L., Méndez-Gómez-Humarán, M. I., Solana-Sansores, R., Rangel-Dávalos, C. (Eds.), Sustentabilidad y pesca responsable de México, evaluación y manejo. Instituto Nacional de Pesca, SAGARPA. México. pp. 303-321.

Martin, C. S, Vaz, S., Ellis, J. R., Lauria, V., Coppin, F., Carpentier, A. 2012. Modelled distributions of ten demersal elasmobranchs of the eastern English Channel in relation to the environment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 418–419: 91–103.

Martínez-López, B., Parés-Sierra, A. 1998. Circulación del Golfo de México inducida por mareas, viento y la Corriente de Yucatán. Ciencias Marinas, 24 (1): 65-93.

Martínez-López, B., Zavala-Hidalgo, J. 2009. Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico. Journal of Marine Systems, 77: 1–20.

Maxwell, D. L., Stelzenmüller, V., Eastwood, P. D., Rogers, S. I. 2009. Modelling the spatial distribution of plaice (*Pleuronectes platessa*), sole (*Solea solea*) and thornback ray (*Raja clavata*) in UK waters for marine management and planning. Journal of Sea Research, 61: 258–267.

McConnaughey, R. A., Mier, K. L., Dew, C. B. 2000. An examination of chronic trawling effects on soft-bottom benthos of the eastern Bering Sea, Journal of Marine Science, 57: 1377–1388.

McEachran, J. D., Notarbartolo di Sciara, G. 1995. Peces batoideos. En: Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E., Niem, V. H. (Eds.), Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen II. Vertebrados – Parte 1. Roma, FAO. pp. 745-792.

McEachran, J. D, Fechhelm, J, D. 1998. Fishes of the gulf of Mexico. Vol. 1: Myxiniformes to Gasterosteiformes. University of Texas Press, Austin, 1112 p.

McEachran, J. D., Carvalho, M. R. 2002. Batoid fishes. En: Carpenter, K.E. (Ed.), FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes. The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 1. Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes and chimaeras. Roma, FAO. pp. 507-589.

Merow, C., Smith, M. J., Silander Jr, J. A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. Ecography, 36: 1058–1069.

Monreal-Gómez A., Salas-de-León, D. A., Velasco-Mendoza, H. 2004. La hidrodinámica del Golfo de México. En: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), Diagnóstico Ambiental del Golfo de México. INE-SEMARNAT, México. pp. 47-69.

Morán-Silva, A., Chávez-López, R., Jiménez-Badillo, M. L. Cházaro-Olvera, S., Galindo-Cortes, G., Meiners-Mandujano, C. G. 2017. Análisis de la comunidad de peces de descarte en la pesca de arrastre de camarón (temporada de lluvias 2013) en la zona centro-sur del litoral veracruzano, México. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 52 (3): 551-566.

del Moral-Flores, L. F., Morrone, J. J., Alcocer, J., Pérez-Ponce, G. 2016. Diversidad y afinidades biogeográficas de los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali) de México. Revista de Biología Tropical, 64: 1469-1486.

Murphy, H. M., Jenkins, G. P. 2010. Observational methods used in marine spatial monitoring of fishes and associated habitats: a review. Marine and Freshwater Research, 61: 236–252.

Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., Anderson, R. P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. Methods in Ecology and Evolution, 5 (11): 1198-1205.

Narayani, B. 2008. Tool for Partial-ROC ver 1.0. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.

Owens, H. L., Bentley, A. C., Peterson, A. T. 2012. Predicting suitable environments and potential occurrences for coelacanths (*Latimeria spp*.). Biodiversity Conservation, 21: 577–587.

Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L, Saupe, E. E., Barven, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C. M., Myers, C. E., Peterson, A. T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration áreas. Ecological Modelling, 263: 10– 18.

Omiri, K. I., Fisher, R. A. 2017. Summer and fall movement of cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, along the east coast of United States observed with pop-up satellite tags. Environmental Biology of Fishes, 100: 1435–1449.

Palacios-Barretto, P., Cruz, V. P., Foresti, F., Rangel, B., Uribe-Alcocer, M., Díaz-Jaimes, P. 2017. Molecular evidence supporting the expansion of the geographical distribution of the Brazilian cownose ray *Rhinoptera brasiliensis* (Myliobatiformes: Rhinopteridae) in the western Atlantic. Zootaxa, 4341 (4): 593–600.

Papastamatiou, Y. P., Lowe, C. G. 2012. An analytical and hypothesis-driven approach to elasmobranch movement studies. Journal of Fish Biology, 80 (5): 1342-1360.

Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., Peterson, A. T. 2007. Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. Journal of Biogeography 34:102–117.

Pepe, M. S. 2000. Receiver operating characteristic methodology. Journal of the American Statistical Association, 95: 308–311.

Pérez-Jiménez, J. C. 2011. Biología reproductiva de la raya *Rhinoptera bonasus* (Elasmobranchii) en el sureste del Golfo de México. Hidrobiológica, 21(2):159-167

Pérez-Jiménez, J. C., Méndez-Loeza, I., Mendoza-Carranza, M., Cuevas-Zimbrón, E. 2012. Análisis histórico de las pesquerías de elasmobranquios del sureste del golfo de México. En: Sánchez, A. J., Chiappa-Carrara, X., Brito-Pérez, R. (Eds.). Recursos acuáticos costeros del sureste (Vol. II). CONCIYTEY-UNAM, México. pp. 463-481.

Pérez-Jiménez, J. C., Méndez-Loeza, I. 2015. The small-scale shark fisheries in the southern Gulf of Mexico: Understanding their heterogeneity to improve their management. Fisheries Research, 172: 96–104.

Pérez-Jiménez, J. C., Peña-Puch, A., Méndez-Loeza, I., Giard-Leroux, A., Flores-Ramos, E. F., López-Rasgado, F. J. 2016. Las pesquerías artesanales de elasmobranquios como parte de sistemas pesqueros complejos en el sur del Golfo de México. Ciencia Pesquera, número especial 24: 113-137.

Perrigault, M., Dahl, S. F., Espinosa, E. P., Allam, B. 2012. Effects of salinity on hard clam (*Mercenaria mercenaria*) defense parameters and QPX disease dynamics. Journal of Invertebrate Pathology, 110 (1): 73-82.

Peterson, A. T., Soberón. J., Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. Science, 285 (5431): 1265-1267.

Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. Biodiversity Informatics, 3: 59-72.

Peterson, A. T., Papes, M., Soberón, J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic análisis applications in ecological niche modeling. Ecological Modelling, 213: 63-72.

Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. Journal of Biogeography, 38: 817–827.

Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson., R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M. B. 2011. Ecological Niches and Geographic Distributions. Princeton University Press. p. 316.

Peterson, A. T., Soberón, J. 2012 a. Integrating fundamental concepts of ecology, biogeography, and sampling into effective ecological niche modeling and species distribution modeling. Plant Biosystems, 146 (4): 789-796.

Peterson, A. T., Soberón, J. 2012 b. Species distribution modeling and ecological niche modeling- getting the concepts right. Natureza & Conservação, 10 (2): 102–107.

Peterson, A. T., Papes, M., Soberón, J. 2015. Mechanistic and Correlative Models of Ecological Niches. European Journey of Ecology, 1(2): 28-38.

Phillips, S. J., Dudík, M., Schapire, R. E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning, 655–662.

Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapired R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190: 231–259.

Phillips, S. J., Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. Ecography, 31, 161–175.

Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., Ferrier, S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. Ecological Applications, 19 (1): 181–197.

Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudíck, M., Schapired R. E., Blair, M. B. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. Ecography, 40: 887–893.

Pikesley, S. K., Broderick, A. C., Cejudo, D., Coyne, M. S., Godfrey, M. H., Godley, B. J., López, P., López-Jurado, L. F., Merino, S. E, Varo-Cruz, N., Witt, M. J., Hawkes, L. A. 2014. Modelling the niche for a marine vertebrate: a case study incorporating behavioural plasticity, proximate threats and climate change. Ecography, 38: 1–10.

Qiao, H., Escobar, L. E., Peterson, A. T. 2017. Accessible areas in ecological niche comparisons of invasive species: Recognized but still overlooked. Scientific reports, 7 (1):, 1213

Rábago-Quiroz, C. H., López-Martínez, J., Valdez-Holguín, J. E., Nevárez-Martínez, M. O. 2010. Distribución latitudinal y batimétrica de las especies más abundantes y frecuentes en la fauna acompañante del camarón del Golfo de California, México. Revista de Biología Tropical, 59 (1): 255-267.

Radosavljevic, A., Anderson, R. P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. Journal of Biogeography, 41: 629-643.

Ramírez-Mosqueda, E., Pérez-Jiménez, J. C., Mendoza-Carranza, M. 2012. Reproductive parameters of the southern stingray Dasyatis americana in southern gulf of Mexico. Latin American Journal of Aquatic Research, 40(2): 335-344.

Ramsden, S., Cotton, C. F., Curran, M. C. 2017. Using acoustic telemetry to assess patterns in the seasonal residency of the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. Environmental Biology of Fishes, 100:89–98.

Ready, J., Kaschner, K., South, A. B., Eastwood, P .D., Rees, T., Rius, J., Agbayani, E., Kullander, S. Froese, R. 2009. Predicting the distributions of marine organisms at the global scale. Ecological Modelling, 221, 467–478.

Rigby, C. L., White, W. T., Simpfendorfer, C. A. 2016. Deepwater Chondrichthyan Bycatch of the Eastern King Prawn Fishery in the Southern Great Barrier Reef, Australia. PLoS ONE 11(5): e0156036.

Robinson, L. M., Elith, J., Hobday, J., Pearson, R. G., Kendall, B. E., Possingham, H. P., Richardson A. J. 2011. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. Global Ecology and Biogeography, 20: 789–802.

SAGARPA. 2015. Anuario estadístico de acuacultura y pesca 2014. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, México.

Sasko, D. E., Dean, M. N., Motta, P. J., Hueter, R. E.. 2006. Prey capture behavior and kinematics of the Atlantic cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. Zoology 109: 171–181.

Saupe, E. E., Barve, V., Myers, C. E., Soberón, J., Barve, N., Hensz, C. M., Peterson, A. T., Owens, H. L., Lira-Noriega, A. 2012. Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. Ecological Modelling, 237– 238: 11– 22.

Schroeder, W. W., Berner, L., Nowlin, W.D. 1974. The oceanic waters of the Gulf of Mexico and Yucatan Strait during July 1969. Bulletin of Marine Science., 24: 1–19.

Schlaff, A. M., Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A. 2014. Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use: a review. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 24: 1089–1103.

Schlaff, A. M., Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A. 2014. Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use: a review. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 24: 1089–1103.

Schluessel. V., Bennett, M. B., Collin, S. P. 2010. Diet and reproduction in the white-spotted eagle ray *Aetobatus narinari* from Queensland, Australia and the Penghu Islands, Taiwan. Marine Freshwater Research, 61: 1278–1289.

Semeniuk, C. A. D., Dill, M. L. 2003. Cost/benefit analysis of group and solitary resting in the cowtail stingray, *Pastinachus sephen*. Behavioral Ecology, 16 (2): 417-426.

Sellas, A. B., Bassos-Hull, K., Pérez-Jiménez, J. C., Angulo-Valdés, J. A., Bernal, M. A., Hueter, R. A. 2015. Population Structure and Seasonal Migration of the Spotted Eagle Ray, *Aetobatus narinari*. Journal of Heredity, 266–275.

Shcheglovitova, M., Anderson, R. P. 2013. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. Ecological Modelling, 269, 9–17.

Shepherd, T. D., Myers, R. A. 2005. Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. Ecology Letters, 8: 1095–1104.

Siders, Z. A., Westgate, A. J., Johnston, D. W., Murison, L. D., Koopman, H. N. 2013. Seasonal Variation in the Spatial Distribution of Basking Sharks (*Cetorhinus maximus*) in the Lower Bay of Fundy, Canada. PLoS ONE 8(12): e82074.

Signoret, M., Bulit, C., Pérez, R. 1998. Patrones de distribución de clorofila a y producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. Hidrobiológica, 8 (2): 81-88.

Signoret, M., Monreal-Gómez, M. A., Aldeco, J., Salas-de-León, D. A. 2006. Hydrography, oxygen saturation, suspended particulate matter, and chlorophyll-a fluorescence in an oceanic region under freshwater influence. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 69: 153-164.

Simpfendorfer, C. A., Yeiser, B. G., Wiley. T. R., Poulakis, G. R., Stevens, P. W., Heupel, M. R. 2011. Environmental influences on the spatial ecology of juvenile smalltooth sawfish (*Pristis pectinata*): results from acoustic monitoring. PLoS One 6(2):1–12.

Snelson, F. F., Williams, S. E. 1981. Notes on the occurrence, distribution, and biology of elasmobranch fishes in the Indian River lagoon system, Florida. Estuaries, 4: 110-120.

Snelson, F. F., Mulligan, T. J., Williams, S. E. 1984. Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. Bulletin of Marine Science, 34 (1) 34:71–80.

Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters, 10:1115-1123.

Soberón, J., Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences. Estados Unidos, 106: 19644–19650.

Soberón, J., Osorio-Olvera, O., Peterson, T. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. Revista Mexicana de Biodiversidad, 88: 437–441.

Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A., Robertson, J. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. BioScience 57 (7): 573-583. ·

Speed, C. W., Field, I. C., Meekan, M. G., Bradshaw, C. J. A. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. Marine Ecology Progress Series, 408: 275–293.

Stobutzki IC, MJ Miller, DS Heales y DT Brewer. 2002. Sustainability of elasmobranchs caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. Fishery Bulletin, 100: 800-821.

Strong, W. R., Snelson, F. F., Gruber, S. H. 1990. Hammerhead Shark Predation on Stingrays: An Observation of Prey Handling by *Sphyrna mokarran*. 3: 836-840.

Thessen, A. E., Patterson, D. J. 2011. Data issues in the life sciences. Zookeys, 150: 15-51.

Thorson, T. B. 1983. Observations on the morphology, ecology, and life history of the euryhaline stingray, *Dasyatis gutata* (Bloch and Schneider) 1801. Acta Biologica Venezuelica, 2: 95-125.

Vidal, V. M. V., Vidal, F.V., Hernández, A. F., Meza, E., Zambrano, L. 1994. Winter water mass distribution in the western Gulf of Mexico affected by colliding anticyclonic ring. Journal of Oceanography, 50: 559–588.

Veloz, S. D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. Journal of Biogeography, 36: 2290–2299.

Wakida-Kusunoki, A. T., Arreguín-Sánchez, F., González-Cruz, A., Ponce-Palafox, J. T. 2010. Análisis de la distribución espacial del esfuerzo pesquero de la flota camaronera mexicana en el Golfo de México y el mar Caribe por medio del sistema satelital de monitoreo de embarcaciones. Ciencia Pesquera, 18 (1): 43-50.

Wakida-Kusunoki, A. T., Becerra-de la Rosa, I., González-Cruz, A., Amador-del Ángel, L. E. 2013. Distribución y abundancia de la fauna acompañante del camarón en la costa de Tamaulipas, México (veda del 2005). Universidad y Ciencia del Trópico Húmedo, 29 (1): 75-86.

Wallam, H. L., Bennett., W. A. 2006. Effects of parturition and feeding on thermal preference of Atlantic stingray, *Dasyatis sabina* (Lesueur). Environmental Biology of Fishes, 75: 259-267.

White, W. T., Potter, I. C. 2004. Habitat partitioning among four elasmobranch species in nearshore, shallow waters of a subtropical embayment in Western Australia. Marine Biology, 145, 1023–1032.

White, W. T., Last, P. R., Séret, B. 2016. Human interactions. En: Last PR, White WT, Carvalho MR, Séret B, Stehmann FW, Naylor GJP (Eds.), Rays of the World. CSIRO, Australia. pp. 16-20.

Worm, B., Kettemer, D. B. L, Ward-Paige, C. A., Chapman, D., Heithaus, M. R., Kessel, S. T., Gruber, S. H. 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. Marine Policy 40:194–204.

Yáñez-Arancibia, A., Day, J. W. 2004. Environmental sub-regions in the GulfofMexico coastal zone: the ecosystem approach as an integrated management tool. Ocean & Coastal Management, 47: 727–757.

Zavala-Hidalgo, J., Morey, S. L., O'Brien, J. J. 2003 a. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. Journal of Geophysical Research, 108 (C12), 3389.

Zavala-Hidalgo, J., Morey, S. L., O'Brien, J. J. 2003 b. Cyclonic Eddies Northeast of the Campeche Bank from Altimetry Data. Journal of Physical Oceanography, 33(3): 623-629.

Zavala-Hidalgo, J., Martínez, B., Gallegos, A., Morey, S. L., O'Brien, J. J. 2006. Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. Ocean Dynam. 56: 333–338

Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R., Mateos-Jasso, A., Morey, S. L., Martínez, López, B. 2014. The response of the Gulf of Mexico to wind and heat flux forcing: What has been learned in recent years? Atmósfera, 27(3): 317-334.

Zea-de la Cruz, H., Oviedo-Pérez, J. L., Balderas-Telles, J., Acosta-Barbosa, G., Balderas-Ramírez, L. A., Balam-Ché, L. I. 2016. Abundancia y estructura poblacional de la raya mariposa *Gymnura micrura* asociadas al arrastre camaronero en el Golfo de México. Ciencia Pesquera 24 (1): 15-26.

Anexos

Tabla 6. Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción de los modelos de *Hypanus americanus* (A) y *Aetobatus narinari* (B).

A		B	
Variable	**Porcentaje de contribución**	**Variable**	**Porcentaje de contribución**
Salinidad superficial del mar mínima	78.3%	Salinidad superficial del mar promedio	85.5%
Batimetría	15.3%	Batimetría	14.5 %
Pendiente	4.2%	Oxígeno disuelto máximo	0%
Temperatura superficial del mar mínima	2.2%	Clorofila *a* máxima	0%

Tabla 7. Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción de los modelos de *Rhinoptera bonasus*.

Variable	Porcentaje de contribución
Batimetría	87.5%
Temperatura superficial del mar promedio	6.8%
Salinidad superficial del mar mínima	5.3%
Pendiente	0.3%
Clorofila *a* promedio	0%
Oxígeno disuelto promedio	0%

Tabla 8. Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción de los modelos de *Gymnura micrura.*

Variable	Porcentaje de contribución
Batimetría	78.9%
Temperatura superficial del mar máxima	11.5%
Oxígeno disuelto promedio	8.3%
Pendiente	1.3%

Tabla 9. Estimación de las contribuciones relativas de las variables ambientales seleccionadas para la construcción del modelo de *Hypanus sabinus.*

Variable	Porcentaje de contribución
Batimetría	88.2%
Temperatura superficial del mar máxima	9.7%
Pendiente	1.7%
Clorofila *a* promedio	0.4%
Salinidad superficial del mar máxima	0%