

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



Doctorado en Ciencias en Ecología Marina

Pesquería y demografía de la guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, en Bahía Sebastián Vizcaíno, México

Tesis

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

Presenta:

Elea Carolina Medina Trujillo

Ensenada, Baja California, México
2021

Tesis defendida por

Elea Carolina Medina Trujillo

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Oscar Sosa Nishizaki

Director de tesis

Miembros del comité

Dra. Paola Andrea Mejía Falla

Dr. Luis Eduardo Calderon Aguilera

Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez

Dr. Enric Cortés



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián

Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez

Directora de Estudios de Posgrado

Elea Carolina Medina Trujillo © 2021

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 **Elea Carolina Medina Trujillo** como requisito parcial para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Ecología Marina.

Pesquería y demografía de la guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, en Bahía Sebastián Vizcaíno, México

Resumen aprobado por:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director de tesis

La guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, es una especie de raya bentónica cuya distribución geográfica se restringe en su mayoría a la región noroccidental de México. Es la especie de raya más importante en la pesquería artesanal de elasmobranuios de la región, presenta un alto grado de diferenciación genética a lo largo de su distribución y por tanto diferencias intraespecíficas importantes en su biología. En este trabajo se describieron aspectos reproductivos y del crecimiento de la guitarra blanca así como su demografía en Bahía Sebastián Vizcaíno que es una de las tres zonas a nivel nacional en donde se pesca esta especie de manera importante. El ciclo reproductivo de la guitarra blanca en esta bahía es anual. La ovulación y fertilización ocurren durante verano y después del cual continúa un periodo de diapausa embrionaria de ocho meses que toma lugar desde septiembre hasta abril del año siguiente, momento en el que se interrumpe la diapausa y comienza un periodo de desarrollo embrionario de cuatro meses desde mayo hasta agosto, momento en el que ocurre el nacimiento. La longitud de nacimiento estimada fue 20 cm. Longitud de madurez sexual para machos y hembras fue 90 y 92 cm, respectivamente. Existe una relación lineal entre la fecundidad y el tamaño maternal. La longitud de preñez estimada fue 103.8 cm. La guitarra blanca tiene mayor fecundidad (11 ± 3 crías) a lo largo de la costa oeste de la península de Baja California con respecto al golfo de California y también tiene la mayor fecundidad entre las especies de su género. Particularmente en Bahía Sebastián Vizcaíno, la veda de pesca parece tener una duración insuficiente para proteger una porción de las hembras reproductoras que permanecen en las áreas de la laguna una vez que se levanta la veda. Los valores de los parámetros de crecimiento estimados fueron $L_{\infty} = 138.1$ cm y $k = 0.16$ cm año⁻¹ para las hembras y $L_{\infty} = 99.9$ cm y $k = 0.29$ cm año⁻¹ para los machos. La demografía de la guitarra blanca en Bahía Sebastián Vizcaíno fue representada a partir de datos reproductivos y de edad y crecimiento generados en la zona de estudio durante el mismo periodo de tiempo para el cual también se estimó la mortalidad total. Se encontró que la población de *P. productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno está incrementando ($\lambda = 1.11$), con un tiempo generacional de 10.46 años y una tasa reproductiva de 2.93 por generación. Se considera que la población puede sostener los niveles actuales de aprovechamiento pesquero en la bahía.

Palabras claves: *P. productus*, pesquería, reproducción, crecimiento, demografía

Abstract of the thesis presented by **Elea Carolina Medina Trujillo** as a partial requirement to obtain the Doctor of Science degree in Marine Ecology

Fishery and demography of the shovelnose guitarfish, *Pseudobatos productus*, in Bahía Sebastián Vizcaíno, México

Abstract approved by:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Thesis Director

The shovelnose guitarfish, *Pseudobatos productus*, is a benthic ray species with geographical distribution mostly restricted to the northwestern region of Mexico. It is the most important ray species in the artisanal fishery of elasmobranchs in the region. It presents a high degree of genetic differentiation throughout its distribution and important intraspecific differences in its biology. In this work, we described reproductive and age and growth aspects of the species as well as its demography in Bahía Sebastián Vizcaíno, which is one of the three areas nationwide where it is fished in an important way. The reproductive cycle of the shovelnose guitarfish in this bay is annual. Ovulation and fertilization occur during summer and after which an eight-month embryonic diapause period continues, taking place from September to April of the following year, when the diapause is interrupted. Then, a four-month embryonic development period begins in May and until August, when the birth occurs. The estimated birth length was 20 cm. Length of median maturity for males and females was 90 and 92 cm, respectively. There is a linear relationship between fertility and maternal size. The estimated median length of pregnancy was 103.8 cm. The white guitar has the highest fecundity (11 ± 3 offspring) along the west coast of the Baja California peninsula with respect to the Gulf of California and also has the highest fecundity among the species of its genus. Particularly in Bahía Sebastián Vizcaíno, the fishing ban appears to be of insufficient duration to protect a portion of the breeding females that remain in the lagoon areas once the ban is lifted. The values of the estimated parameters were $L_{\infty} = 156.45$ cm, $k = 0.10$ cm year⁻¹ and $t_0 = -2.68$ years for females and $L_{\infty} = 111.96$ cm, $k = 0.17$ cm year⁻¹ and $t_0 = -2.17$ years for males. The demography of the shovelnose guitarfish was represented by parameters obtained from reproductive and growth data generated in the same period of time, which also corresponds to the period in which the total mortality used in the demographic analysis was estimated. It was found that the population of *P. productus* in Bahía Sebastián Vizcaíno is increasing ($\lambda = 1.11$), with a generation time of 11.2 years and a reproductive rate of 2.93 per generation. It is considered that the population can sustain the current levels of fishing exploitation in the bay.

Keywords: *P. productus*, fisheries, reproduction, age and growth, demography

Dedicatoria

A Dios.

Ni la hoja del árbol cae
sin que sea su voluntad

Agradecimientos

Agradezco al CICESE por permitirme ser parte de esta institución para llevar a cabo mis estudios de doctorado. Gracias a todo el personal técnico, administrativo y a todos los profesores en especial a los del Posgrado en Ecología Marina por todos los conocimientos impartidos.

Agradezco al CONACYT por la beca de doctorado proporcionada (No. 255755).

Al proyecto “Análisis de las pesquerías de elasmobranquios de la costa oeste de Baja California” del CICESE por su apoyo económico para la realización de este trabajo.

Al Monterey Bay Aquarium por el financiamiento otorgado para realizar esta investigación.

A la Fundación Carlos Slim por la cobertura económica. A la Alianza WWF-Fundación Carlos Slim y a Pelagios Kakunjá, A.C. por la coordinación general del proyecto.

A la Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca por otorgarnos el Permiso de Pesca de Fomento número PPF/DGOPA-254/16.

A la Exportadora de Sal S.A. de C.V. por el apoyo con los permisos requeridos para la realización de este estudio.

A todos los pescadores que nos apoyaron en los muestreos: Davicho, Gera, Pitufo, Rodrigo, Chema, Lupillo, Lobo, Ojón, Don Yeto, entre muchos otros. Gracias por la apertura y por recibirnos cada vez tan hospitalariamente. Sin su colaboración nada de esto hubiera sido posible.

Gracias Doc. Gracias por ofrecerme ser parte de tu equipo, es un honor trabajar contigo. Gracias por las oportunidades que me has dado, gracias por toda la experiencia, por tomar decisiones prácticas, por el seguimiento, las jaladas de oreja y las correcciones. Gracias por presionarme cuando fue necesario.

Pao, gracias por ser tan diligente con tu trabajo. Gracias por cuidar ese nivel de detalle que muy pocas personas procuran. Gracias por tus sugerencias que siempre agregan valor. Gracias por tu trato tan humano y ecuánime. Gracias por siempre tratar de acomodar tu agenda para nuestras reuniones.

Profe Luis, gracias por estar al pendiente de mi rendimiento, gracias por siempre recibirme en el cubo de buena manera, gracias por echarme porras desde la maestría, gracias por cada comentario en cada reunión que tuvimos (siempre los anotaba y buscaba poder responder a sus preguntas).

Juan Carlos, gracias por aceptar ser parte de mi comité. Tus comentarios, preguntas y sugerencias siempre eran las que me resultaban más retadoras y más interesantes. Tu pensamiento crítico hizo toda la diferencia en muchas de mis aproximaciones con la tesis.

Enric, gracias por aceptar ser parte de mi comité aunque tu agenda dijera lo contrario. Gracias por aceptarme en el “Curso de pesquerías y conservación en R” de la Ciudad de México. Gracias por ayudarme

a ver la biología de una manera más práctica y aplicada. Gracias por tus conocimientos demográficos y por enseñarme a no sólo ver el output de un número sino a pensar en su significado en términos biológicos.

Agradezco a todo el laboratorio de Ecología Pesquera y en particular a Carmen, Masao, Zuri, Kena, Luz y Emi. Gracias por las risas y los buenos momentos en el lab y en las salidas de campo. Gracias por hacer del laboratorio un equipo de trabajo de excelencia. Gracias por sacarme de dudas y de apuros. Gracias a todas las personas que me ayudaron a limpiar y procesar las muestras de mi tesis. Gracias en particular a Masao y a Zuri por la ayuda al final del camino.

Gracias México porque hace 10 años me recibiste con gente increíble y con comida inigualable. Estoy agradecida porque eres un país que cree en y que apoya a los extranjeros. Estoy en deuda con este país para siempre.

Gracias Sharon por ser un ejemplo de mujer en el mundo de la ciencia. Tienes los ojos de muchas jóvenes puestos en ti.

Gracias Dolores por la calidez que ofreces a los estudiantes en un centro tan frío. ¡Esto hace tanto la diferencia!

Gracias profe Vicente porque sigues inspirándome aún cuando ya no estás entre nosotros (siempre recuerdo tus enseñanzas).

Gracias a Rocío Linares y a Yahaira Castañeda. Les debo más de lo que se pueden imaginar.

Gracias Carmencita por estar pendiente de mi, gracias por transmitir un mensaje más humano en medio de un ambiente que puede llegar a ser tan impersonal, gracias por ser tan tú, por enseñarnos que no tiene nada de malo reconocer nuestros errores (sino todo lo contrario). En 10 años has cambiado muchísimo (para bien). Estoy agradecida por tu vida, por poder conocerte y aprender de ti y no sólo del procesamiento de las muestras. Tienes mucho para dar. Tienes mucho que enseñar, como mujer, como madre, como amiga, como ser humano. Te quiero.

A mi familia. Mamá, papá, hermana, sobrinas, mi viejo, mi tongo, mis tios, mis primos. Los amo con todo mi corazón. Gracias por todo el apoyo, por amarme incondicionalmente, por los aprendizajes, por siempre estar pendiente de mi, por recibirme con tanto entusiasmo cada vez que regreso a Venezuela. Los llevo siempre conmigo.

A mis amigos. Karla, Lau, Hefziba, Diana, Nora, Jannette, Abby, Abraham, Eddy. Soy afortunada de tenerlos. Han hecho mi caminar más divertido, más bonito, más enriquecedor y lleno de propósito. Gracias por estar en las buenas y en las malas.

Doc, ¿qué te puedo decir? Gracias por ser mi papá en México, gracias por tu amor, por tu paciencia, por tu cuidado, por tus palabras, por escucharme, por los cafés, por los abrazos, por las llamadas. Estoy feliz de haberte conocido y me encanta saber que seguirás siendo parte de mi vida. Gracias por ayudarme siempre a poner las cosas en perspectiva cuando el panorama parece cerrarse, gracias por estar ahí no sólo en los buenos momentos sino también en los tiempos difíciles, gracias por impulsarme, gracias por creer tanto en mi (incluso más de lo que a veces yo misma lo hago). Gracias por respetar mis gustos, mis decisiones, mi filosofía de vida, mis prioridades (aun cuando incluso pudieran parecer diferentes a las

tuyas). Y por si fuera poco... gracias porque por ti conocí al que hoy por hoy es mi esposo, al amor de mi vida, a mi flaco. Salgo del doctorado no con un título, sino con una familia más grande. Salgo siendo más humana y conociéndome mejor y tu tuviste todo que ver en ese proceso.

Alejandro, gracias por tanto amor y apoyo incondicional, gracias por estar conmigo, por siempre hacerme saber que cuento contigo, gracias por tus abrazos, gracias por ese carácter lleno de templanza, gracias por ser un hombre íntegro. Eres un ejemplo. Te admiro y te respeto más de lo que mis palabras pueden decir. Amo hacer mi vida contigo. Eres el mejor esposo que cualquier mujer quisiera tener. Eres la mejor prueba del amor de Dios hacia mi y estoy profundamente agradecida por eso. Lo mejor está por venir.

Por sobre todas las cosas, le doy gracias a Dios porque su fidelidad y su amor siempre se hacen evidentes en mi vida.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimiento	v
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xiii
Capítulo 1. Introducción general: Importancia de la pesca de la guitarra blanca, <i>Pseudobatos productus</i>, en Bahía Sebastián Vizcaíno en relación a la producción nacional.....	1
1.1. Introducción	1
1.2. Climatología oceanográfica del noroeste de México	3
1.3. Arte de pesca	4
1.4. Estadísticas pesqueras de <i>Pseudobatos productus</i>	4
1.4.1. Pesquería de <i>Pseudobatos productus</i> en México	6
1.5. Modelación de la idoneidad ambiental de <i>Pseudobatos productus</i>	9
1.5.1 Idoneidad ambiental de <i>Pseudobatos productus</i>	10
1.6. Discusión	12
Capítulo 2: El potencial reproductivo de <i>Pseudobatos productus</i>: variación intra e interespecífica	15
2.1. Introducción	15
2.2. Métodos	17
2.2.1. Área de estudio	17
2.2.2. Diseño de muestreo	18
2.2.3. Proporción sexual y relación peso-longitud	18
2.2.4. Madurez sexual	19
2.2.5. Fecundidad	20
2.2.6. Ciclo reproductivo	21
2.2.7. Diferencias geográficas en la reproducción de <i>P. productus</i>	21
2.2.8. Parámetros reproductivos de las especies del género <i>Pseudobatos</i>	21
2.3. Resultados	22
2.3.1. Proporción sexual y relación peso-longitud	22
2.3.2. Madurez sexual	23
2.3.3. Fecundidad	26
2.3.4. Ciclo reproductivo	27
2.3.5. Diferencias geográficas en la reproducción de <i>P. productus</i>	28
2.3.6. Parámetros reproductivos de las especies del género <i>Pseudobatos</i>	29
2.4. Discusión	32
Capítulo 3: Edad y crecimiento de la guitarra blanca, <i>Pseudobatos productus</i>, en Bahía Sebastián Vizcaíno	37
3.1. Introducción	37
3.2. Métodos	39

3.2.1. Trabajo de campo	39
3.2.2. Trabajo de laboratorio	40
3.2.3. Análisis de datos	41
3.2.3.1. Relaciones biométricas y morfométricas de los individuos	41
3.2.3.2. Relación entre la longitud de los individuos y el diámetro de sus vértebras	41
3.2.3.3. Estimación de la edad	41
- Lecturas en las vértebras	41
- Precisión y sesgo entre lectores	42
- Periodicidad de formación de los anillos de crecimiento	43
- Estructura por edades	43
3.2.3.4. Modelos de crecimiento y estimación de parámetros	43
3.3. Resultados	47
3.3.1. Relaciones biométricas y morfométricas de los individuos	47
3.3.2. Experimento de tinción	48
3.3.3. Relación entre la longitud de los individuos y el diámetro de sus vértebras	49
3.3.4. Precisión y sesgo entre lectores	50
3.3.5. Periodicidad de formación de los anillos de crecimiento	51
3.3.6. Estructura por edades	51
3.3.7. Estimación del crecimiento individual	52
3.4. Discusión	60
Capítulo 4: Demografía de la guitarra blanca, <i>Pseudobatos productus</i>, en Bahía Sebastián Vizcaíno, México	65
4.1. Introducción	65
4.2. Métodos	67
4.2.1. Frecuencia de tallas y estructura por edades	67
4.2.2. Curva de captura y estimación de la mortalidad total	67
4.2.3. Fecundidad	68
4.2.4. Supervivencia	68
4.2.5. Tasa neta reproductiva	69
4.2.6. Tiempo generacional	69
4.2.7. Tasa de crecimiento poblacional	69
4.2.8. Tasa finita poblacional	70
4.2.9. Tiempo de duplicación	70
4.3. Resultados	71
4.4. Discusión	73
Capítulo 5. Conclusiones generales	77
Literatura citada	79
Anexos	90

Lista de figuras

Figura	Página
1	Captura anual promedio de <i>Pseudobatos productus</i> durante el periodo 2006 - 2014.... 7
2	Proporción de capturas mensuales de <i>Pseudobatos productus</i> en un año promedio antes y después de la veda..... 8
3	Idoneidad ambiental de <i>Pseudobatos productus</i> (Elaborado por Zurisaday Ramírez Mendoza) 11
4	Distribución reportada vs distribución potencial de <i>Pseudobatos productus</i> (Elaborado por Zurisaday Ramírez Mendoza) 11
5	Área de estudio. Los puntos corresponden a los campos pesqueros en donde fueron obtenidas las muestras reproductivas de <i>Pseudobatos productus</i> de distintos estudios (Villavicencio-Garayzar, 1993; Timmons y Bray, 1997; Downton-Hoffmann, 2007; Romo-Curiel et al., 2017). El área rayada representa las regiones a lo largo de la costa de Sonora de donde se obtuvieron las muestras analizadas por Márquez-Farías (2007b)..... 17
6	Distribución de frecuencia de longitudes de machos (□; $n = 561$) y hembras (■; $n = 557$) de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno (BSV)..... 22
7	Masa (M_T) y longitud total (L_T) de hembras (○, ---) y machos (●, ___) de <i>Pseudobatos productus</i> . La ecuación ajustada para hembras fue $M = 0.001 L_T^{3.21}$ ($n = 369$, $r^2 = 0.98$, $P < 0.01$) y para machos fue $M = 0.003 L_T^{3.00}$ ($n = 327$, $r^2 = 0.96$, $P < 0.01$)..... 23
8	Relación entre la longitud total (L_T) de los machos de <i>Pseudobatos productus</i> con respecto a (a) el ancho de los testículos ($n = 223$), (b) el ancho de los vasos deferentes ($n = 288$), (c) la longitud interna del clasper (L_C) y (d) la ojiva de madurez sexual $P=1/(1+e^{(-0.17*(L_T-89.9)})}$ ($n = 581$; ○ inmaduros; ○ maduros) 25
9	Relación entre la longitud total (L_T) de hembras de <i>Pseudobatos productus</i> con respecto a (a) el ancho de las glándulas oviduciales ($n = 361$), (b) el ancho de los úteros ($n = 379$), (c) la ojiva de madurez sexual $P=1/(1+e^{(-0.40*(L_T-91.6)})}$ ($n = 379$) y (d) la ojiva de preñez $P=1/(1+e^{(-0.12*(L_T-103.8)})}$ ($n = 371$; ◇ inmaduras; ○ maduras; △ grávidas; □ posparto)..... 25
10	Relación entre la longitud total (L_T) de hembras de <i>Pseudobatos productus</i> con respecto al (a) número de folículos preovulatorios ($n = 55$, $r^2 = 0.534$, $P < 0.001$) y (b) la fecundidad ($n = 81$, $r^2 = 0.168$, $P < 0.001$; △ huevos uterinos; ○ embriones). Se muestran los límites de confianza del 95% para ambas relaciones..... 26
11	Variación mensual del (a) diámetro promedio de los folículos ováricos más grandes ($n = 286$) y (b) de la longitud promedio de los embriones ($n = 445$) de <i>Pseudobatos productus</i> (● promedio; □ desviación estándar; ⊥ rango). La diapausa es indicada por la presencia de huevos uterinos como longitudes cero..... 28

12	Variación mensual de los índices hepatosomáticos (IHS) y gonadosomáticos (IGS) de machos y hembras de <i>Pseudobatos productus</i> . (a) IHS-machos ($n = 65$), (b) IHS-hembras ($n = 165$), (c) IGS-machos ($n = 74$) e (d) IGS-hembras ($n = 177$; ● promedio; □ desviación estándar; \perp rango).....	29
13	Medidas registradas en los organismos de <i>Pseudobatos productus</i> y región cervical de donde se extrajeron las vértebras.....	39
14	Tipos de corte de las secciones vertebrales según el plano espacial (modificado de FAO, 2005) (a). Representación esquemática de la sección de una vértebra donde cc=corpus calcareum, i=intermedialia, f=foco, mn=marca de nacimiento, a=anillos, cr=línea desde el centro o foco hasta cada uno de los anillos (modificado de Loefer y Sedberry, 2003) (b).....	40
15	Cortes vertebrales de <i>Pseudobatos productus</i> pertenecientes al mismo individuo. Se ilustran los tres diferentes tratamientos utilizados.....	49
16	Relación entre la longitud total de los organismos y el diámetro de sus vértebras para ambos sexos de <i>Pseudobatos productus</i>	49
17	Gráficos de detección de sesgo entre lectores. Izquierda: conteos del Lector 1 vs conteos del Lector 2 ($n = 770$). Derecha: gráfico de detección de sesgo por edad. Los puntos representan promedios cada uno con su desviación estándar asociada. La línea roja discontinua (45°) en ambos gráficos representa un caso hipotético de coincidencia total entre lectores.....	50
18	Porcentajes mensuales de bordes hialinos (barras blancas) y bordes opacos (barras grises). Los tamaños de muestra se indican sobre las barras	51
19	Estructura por edades de una muestra de individuos de <i>P. productus</i> capturados en Bahía Sebastián Vizcaíno.....	52
20	Modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en las hembras de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 441$): von Bertalanffy (a y b), Logístico (c y d), Gompertz (e y f) y Bifásico (g y h). Los modelos de la derecha (b, d, f y h) son modificaciones de los modelos de la izquierda (a, c, e y g) que consideran la longitud de nacimiento como valor fijo de 20 cm LT.....	54
21	Modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en los machos de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 348$): von Bertalanffy (a y b), Logístico (c y d), Gompertz (e y f) y Bifásico (g y h). Los modelos de la derecha (b, d, f y h) son modificaciones de los modelos de la izquierda (a, c, e y g) que consideran la longitud de nacimiento como valor fijo de 20 cm LT.....	55
22	Comparación de los modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en las hembras de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 441$)	56
23	Comparación de los modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en los machos de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 348$)	56

24	Modelos de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros ajustados a los datos observados de edad-longitud de hembras ($n = 441$) y machos ($n = 348$) de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno, México.....	56
25	Frecuencia de tallas y su análisis de progresión modal para hembras (a) ($n = 557$), machos (b) ($n = 561$) y sexos combinados (c) ($n = 1,118$) de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno.....	59
26	Frecuencia de tallas de individuos de <i>P. productus</i> capturados en Bahía Sebastián Vizcaíno ($n = 773$).....	71
27	Estructura por edades de individuos de <i>P. productus</i> capturados en Bahía Sebastián Vizcaíno ($n = 773$).....	71
28	Curva de captura estimada para <i>P. productus</i> capturados en Bahía Sebastián Vizcaíno ($n = 582$)	72

Lista de tablas

Tabla	Página
1 Estudios utilizados para estimar la proporción de la guitarra blanca, <i>Pseudobatos productus</i> , a partir de la categoría “pez guitarra” de los registros oficiales.....	5
2 Captura total y promedio de <i>Pseudobatos productus</i> estimada a partir de los registros pesqueros de la base de datos de CONAPESCA durante el periodo 2006 – 2014	6
3 Descripción de los criterios usados para determinar el estado de madurez sexual de los organismos de <i>Pseudobatos productus</i> (Modificado de Kume et al., 2009).....	19
4 Parámetros reproductivos de <i>Pseudobatos productus</i> en diferentes regiones a lo largo de su distribución geográfica. Se reporta el promedio \pm d. e. (min-max) para la fecundidad. Para la longitud de madurez sexual de ambos sexos y para la longitud de nacimiento, se reporta entre paréntesis el porcentaje de la longitud máxima observada.....	30
5 Parámetros reproductivos de las especies del género <i>Pseudobatos</i> . Se reporta el promedio \pm d. e. (min-max) para la fecundidad. Para la longitud de madurez sexual de ambos sexos y para la longitud de nacimiento, se reporta entre paréntesis el porcentaje de la longitud máxima observada.....	31
6 Relaciones morfométricas de organismos de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno. La significancia estadística está sugerida así: $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**) y $P < 0.001$ (***).....	48
7 Resumen del criterio de Información de Akaike para la selección del modelo que mejor describe el crecimiento de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno	57
8 Resumen de los parámetros de crecimiento estimados mediante el ajuste de distintos modelos a los datos de edad-longitud de individuos de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno	58
9 Información de la historia de vida de <i>Pseudobatos productus</i> en Bahía Sebastián Vizcaíno producida en este trabajo y utilizada en el análisis demográfico.....	67
10 Estimaciones de la tasa de crecimiento poblacional (r), la tasa finita de crecimiento (λ), la tasa neta reproductiva (R_0), el tiempo generacional (G) y el tiempo de duplicación (t_2), en distintos escenarios de mortalidad	72

Capítulo 1. Introducción general: Importancia de la pesca de la guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, en Bahía Sebastián Vizcaíno en relación a la producción nacional

1.1. Introducción

La guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, es una raya bentónica que se encuentra comúnmente en aguas someras de bahías y estuarios con fondos lodosos o arenosos (Ebert, 2003). Por lo general habita en profundidades no mayores a los 12 metros, aunque hay reportes de su presencia hasta 91.5 m (McEachran y Notarbartolo di Sciara, 1995). Es una especie endémica del Pacífico oriental y por lo tanto tiene una distribución geográfica muy limitada que comprende desde San Francisco (Estados Unidos) hasta Sinaloa (México) incluyendo el golfo de California (Ebert, 2003). La información biológica de la guitarra blanca ha sido generada principalmente para algunas regiones tales como California y el sur de California en Estados Unidos (Talent, 1985; Timmons y Bray, 1997) y para el golfo de California, Laguna San Ignacio, Bahía Almejas, en México (Villavicencio-Garayzar, 1993; Downton-Hoffman, 2007; Márquez-Farías, 2007b; Romo-Curiel et al., 2017). Sin embargo, es importante destacar que se han observado diferencias morfológicas considerables y también diferencias intraespecíficas reproductivas de un sitio a otro (Medina-Trujillo et al., 2020).

La guitarra blanca es la especie de raya comercialmente más importante en la pesquería artesanal de elasmobranquios del golfo de California (Márquez-Farías, 2011; Saldaña-Ruiz et al., 2016) y de la costa oeste de Baja California (Cartamil et al., 2011). Aunque la carne de la guitarra blanca se considera de baja calidad y por tanto tiene poco valor comercial, se captura en volúmenes importantes (Cartamil et al., 2011). Esta especie también es parte de la captura incidental de la pesca industrial de camarón que opera en el golfo de California, pero no se sabe en que magnitud (Márquez-Farías, 2011; Meltzer et al., 2012).

Los batoideos, así como los tiburones, pueden ser muy vulnerables a la sobrepesca debido a que comparten características generales en sus historias de vida tales como crecimiento lento, madurez sexual tardía y baja fecundidad, que resultan en un bajo potencial reproductivo y por lo tanto en un crecimiento poblacional lento (Stevens et al., 2000; Dulvy y Reynolds, 2002). Al considerar el caso particular de la guitarra blanca que es una raya bentónica, poco activa (Ebert, 2003), cuyos patrones de movimientos probablemente sean muy locales y por lo tanto tiene una distribución limitada, con un comportamiento

de agregación y con tendencia a ser capturada en grandes volúmenes (Cartamil et al., 2011), se vuelve evidente la necesidad de evaluar el estado de sus poblaciones especialmente en las regiones donde la especie es más aprovechada.

Pseudobatos productus ha sido catalogada en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Farrugia et al., 2016) como “Casi amenazada” principalmente por las siguientes razones: 1) las capturas en algunas regiones como Bahía Almejas han disminuido desde los años noventa, 2) se desconoce el tamaño de sus poblaciones, pero se sospecha que han disminuido cerca de un 30% en las últimas tres generaciones y 3) en México no existen medidas de manejo particulares para esta especie. Sin embargo, es oportuno aclarar que, como medida de regulación en el Pacífico mexicano, la guitarra blanca está sujeta al periodo de veda establecido en el 2012 que comprende del primero de mayo al 31 de julio de cada año (DOF, 2012). Esta veda fue establecida debido a que estos tres meses son determinantes en el periodo reproductivo de varias especies de elasmobranchios y también es la época en la que estas especies eran mayormente aprovechadas por la pesquería comercial, siendo el caso de la guitarra blanca (Márquez-Farías, 2011). Así mismo, en la Norma Oficial Mexicana 029 (NOM-029-PESC-2006; Pesca responsable de tiburones y rayas, Especificaciones para su aprovechamiento; Diario Oficial de la Federación, 14/02/2007), la cual entró en vigor en mayo de 2007, se establecieron las bases iniciales para regular el aprovechamiento del recurso especificando el equipo y el esfuerzo pesquero permitido mientras se generaba mayor información biológica pesquera que permitiera evaluar el impacto de la pesca sobre las poblaciones de batoides. En México, las capturas de rayas se empezaron a registrar en los anuarios estadísticos oficiales de pesca en 1997. Actualmente se puede tener acceso electrónico a las estadísticas pesqueras de la categoría “rayas y similares”, y más específicamente de su subgrupo “pez guitarra”, desde el año 2006 y hasta la fecha. En esta base de datos se puede obtener la información por especie o “especie genérica” (como el caso de la categoría “pez guitarra”) de cada una de las oficinas de pesca de las entidades nacionales. Anteriormente, en estos registros las especies también eran identificadas con los nombres científicos. Sin embargo, se reportaron inconsistencias entre los nombres comunes y científicos de las especies e incluso especies mal identificadas (Saldaña-Ruiz et al., 2016).

Este primer capítulo hace una revisión de la información pesquera existente para poner en contexto pesquero las localidades más importantes a nivel nacional en donde se aprovecha la guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, haciendo énfasis en Bahía Sebastián Vizcaíno que es el área de estudio de esta tesis. Para lograrlo, se hace una descripción general de las características oceanográficas del noroeste de México, así como también una revisión y evaluación de 1) las estadísticas pesqueras oficiales

disponibles en cada oficina de pesca a lo largo de la distribución de la especie y 2) las referencias bibliográficas que dan información sobre su pesquería.

1.2. Climatología oceanográfica del noroeste de México

El noroeste de México incluye a la región de distribución de *Pseudobatos productus* en este país (Fig. 1). En esta región se encuentran dos regiones oceanográficas distintas, la costa oeste de la península de Baja California y el golfo de California. Las diferencias en el hábitat entre ambas regiones han sido la base para análisis filogeográficos del género *Pseudobatos*, que sugieren su reciente diversificación asociada al ambiente oceanográfico, principalmente en el golfo de California (Sandoval y Beheregaray, 2020).

La costa oeste de la península de Baja California está influenciada por la dinámica del Sistema de la Corriente de California. La porción sur de este sistema se comporta como un sistema de corriente de límite oriental (Durazo, 2015), produciendo zonas de surgencias con una alta productividad asociada (Lynn y Simpson, 1987). En la parte media de la península, a la altura de Punta Eugenia, el sistema produce una zona de transición con alta biodiversidad debido a la mezcla de aguas frías y ricas en nutrientes de la Corriente de California con aguas más cálidas del sur, siendo este el límite entre dos biomas (Castro et al., 2017; Durazo, 2015).

El golfo de California es una región semi-cerrada de 1,130 km de largo, 80-209 km de ancho y un área aproximada de 200,000 km² ubicada entre la península y los estados de Sonora, Sinaloa y Nayarit. El golfo tiene una temperatura superficial del mar variable y una alta productividad primaria principalmente en la zona norte y central durante invierno y primavera debido a diversos procesos oceanográficos como giros, frentes y surgencias (Álvarez-Romero et al., 2013). Las condiciones de la superficie del océano están dominadas en gran medida por el forzamiento atmosférico estacional (vientos débiles del sureste soplan durante el verano y más fuertes del noroeste durante el invierno) y la dinámica del océano. Las temperaturas más elevadas se encuentran en el norte y en la boca del golfo durante el verano, mientras que las más bajas se encuentran en la mitad norte y alrededor de las islas del medio del golfo durante todo el año (Lluch-Cota et al., 2007). Por otra parte, los giros de inversión estacional que ocurren a gran escala en el golfo norte son ciclónicos de junio a septiembre y anticiclónicos de noviembre a abril. El enriquecimiento de nutrientes en el golfo se debe principalmente a la fuerte mezcla de mareas durante

todo el año alrededor de las islas grandes y al afloramiento costero impulsado por el viento durante el invierno a lo largo de la costa oriental (Lluch-Cota et al., 2007).

La costa peninsular del golfo de California es mayoritariamente rocosa, pero tiene tramos arenosos dispersos y una plataforma estrecha que carece aportes de ríos debido a las condiciones climáticas subdesérticas. La costa continental, por el contrario, se caracteriza por largas playas de arena, grandes lagunas costeras y bahías abiertas fangosas, una amplia plataforma y grandes suministros de agua dulce que llegan a la costa directamente a través de las lagunas (Lluch-Cota et al., 2007).

1.3. Arte de pesca

Las redes de enmalle de fondo son el arte de pesca principal utilizado en la pesquería artesanal de *Pseudobatos productus*. Las redes usualmente son hechas de monofilamento y su luz de malla es variable; tienen una longitud máxima que puede variar entre 750 y 1,000 m y una altura máxima de 50 m. En el golfo de California por lo general se utilizan redes con una luz de malla de 6 pulgadas mientras que en la costa oeste de la península de Baja California la luz de malla de las redes puede variar entre 3.5 y 8 pulgadas (Márquez-Farías y Blanco-Parra, 2006; DOF, 2007; Márquez-Farías, 2011; García-Rodríguez y Sosa-Nishizaki, 2020).

1.4. Estadísticas pesqueras de *Pseudobatos productus*

Se realizó una revisión de las estadísticas oficiales de las capturas de la Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA) disponibles al público general desde el año 2006 a través del portal <http://www.gob.mx/conapesca>. Esto con la finalidad de obtener la información mensual y anual de las capturas en peso vivo de la guitarra blanca en el periodo 2006 - 2014. En esta base de datos, las capturas por especies aparecen reflajadas con los nombres comunes o agrupadas en “especies genéricas”. La guitarra blanca entra en la categoría denominada como “pez guitarra”. Sin embargo, y considerando la distribución reportada para todos los peces guitarra en el Pacífico mexicano, dentro de esta misma categoría también entran otras cuatro especies: *Pseudobatos glaucostigmus*, *Pseudobatos leucorhynchus*, *Zapteryx exasperata* y *Zapteryx xyster*. Por lo tanto y debido a que existen inconsistencias entre los nombres

comunes y los nombres científicos de las especies en la base de datos de CONAPESCA, se consideró la categoría “pez guitarra” como la información base y a partir de esos totales se procedió a estimar la proporción correspondiente únicamente a la guitarra blanca siguiendo la metodología descrita por Saldaña-Ruiz et al. (2016). Para conocer dicha proporción, se utilizaron estudios previos en donde se describe la composición específica de la captura en la pesquería artesanal de elasmobranquios a lo largo de la distribución reportada para *Pseudobatos productus* en México (Tabla 1). Estos trabajos fueron realizados en distintos años pero para efectos de este análisis se supone que las proporciones reportadas no han variado significativamente en el periodo 2006 - 2014.

Tabla 1. Estudios utilizados para estimar la proporción de la guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, a partir de la categoría “pez guitarra” de los registros oficiales.

Referencia	Año	Estado
Cartamil et al. (2011)	2006 - 2008	Costa oeste de Baja California
Ramírez-Amaro et al. (2013)	2000 - 2010	Costa oeste de Baja California Sur
Smith et al. (2009)	1998 - 1999	Costa este de Baja California
Bizarro et al. (2009a)	1998 - 1999	Sinaloa
Bizarro et al. (2009b)	1998 - 1999	Costa este de Baja California Sur
Bizarro et al. (2009c)	1998 - 1999	Sonora

Para evaluar la distribución geográfica de las capturas y así poder evaluar las regiones más importantes en cuanto al aprovechamiento de la guitarra blanca en el país, se procedió a estimar las capturas de la especie en cada una de las oficinas de pesca que coinciden con su distribución reportada en México (Tabla 2). Se obtuvo la información de la categoría “pez guitarra” en un total de 32 oficinas de pesca. Sin embargo, sólo en 20 de ellas se tuvo información específica para la guitarra blanca. En las otras 12 oficinas de pesca la captura correspondió a alguna otra especie de guitarra en la zona. Estas oficinas fueron: Los Mochis, Topolobampo, Guasave, La Reforma, Culiacán, Novolato, Mazatlan, Tecuala, Santiago Ixcuintla en Sinaloa y Santa Rosalía, Loreto y La Paz en Baja California Sur.

Finalmente se realizó una comparación en las proporciones mensuales de las capturas de *Pseudobatos productus* estimadas a partir de los registros oficiales antes (2006 - 2012) y después (2013 - 2014) de la implementación de la veda, en un año promedio.

1.4.1. Pesquería de *Pseudobatos productus* en México

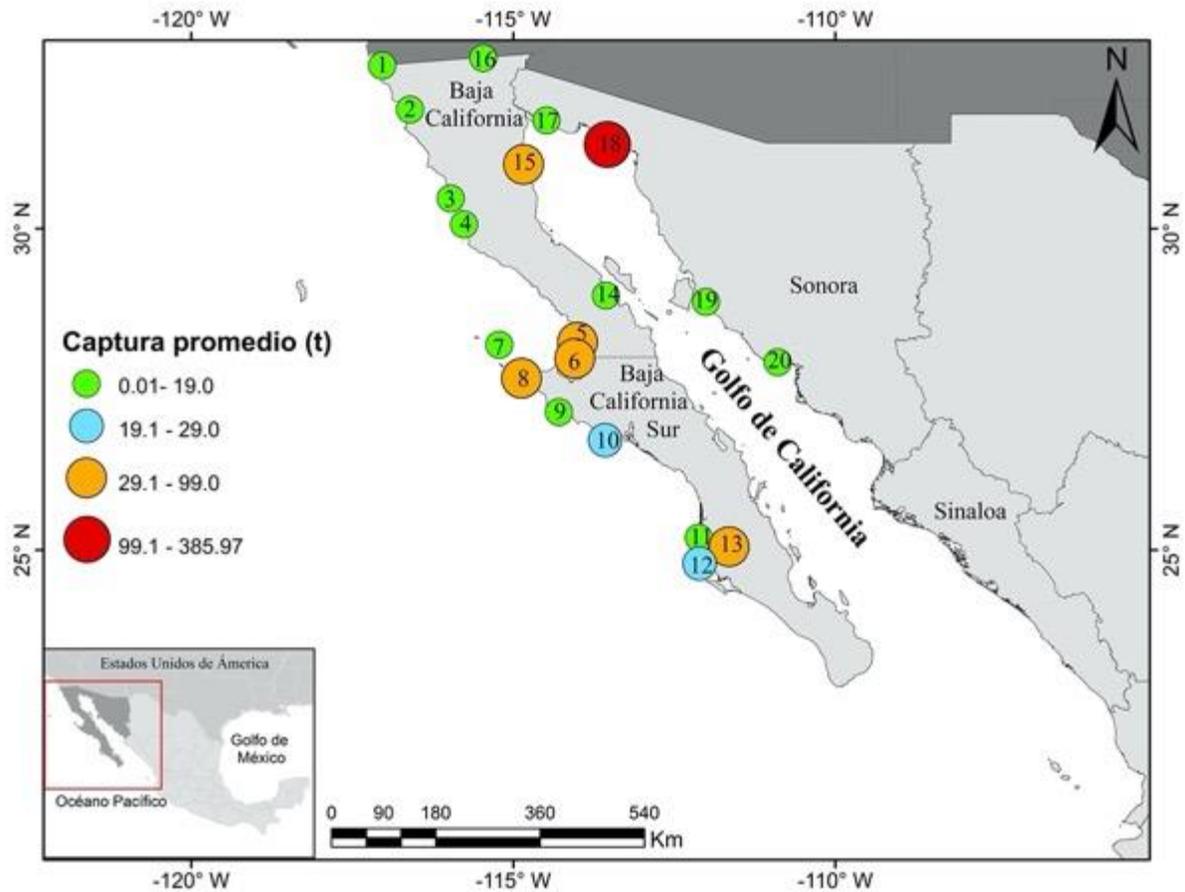
La captura total estimada de la guitarra blanca en el periodo 2006 - 2014 registrada en las estadísticas pesqueras del país fue de 6,496 t. En un año promedio, se estima que se capturan 730 t de esta especie, de las cuales 259 t (el 36%) corresponden a la costa oeste de la península de Baja California mientras que 470 t (el 64%) se capturan en el golfo de California. Sin embargo, de ese 64% de producción, 386 t (el 82%) son registradas únicamente en Puerto Peñasco que es la oficina de pesca que reporta la producción más alta de guitarra blanca (Tabla 2).

Tabla 2. Captura total y promedio de *Pseudobatos productus* estimada a partir de los registros pesqueros de la base de datos de CONAPESCA durante el periodo 2006 – 2014.

Estado	No	Oficina	Total (t)	Promedio (t)
BC	1	Tijuana	0.12	0.12
BC	2	Ensenada	1.27	0.16
BC	3	San Quintín	27.98	4
BC	4	El Rosario	20.33	2.26
BC	5	Villa de Jesús María	268.28	29.81
BCS	6	Guerrero Negro	354.62	39.4
BC	7	Isla Cedros	23.63	2.63
BCS	8	Bahía Tortugas	336.15	37.35
BCS	9	Bahía Asunción	39.24	4.36
BCS	10	Punta Abreojos	255.13	28.35
BCS	11	Pto. Adolfo López Mateo	0.01	0.01
BCS	12	San Carlos	187.81	20.87
BCS	13	Cd. Constitución	807.9	89.77
BC	14	Bahía de los Ángeles	75.36	8.37
BC	15	San Felipe	558.51	62.06
BC	16	Mexicali	3.82	3.82
Sonora	17	Golfo de Santa Clara	58.38	7.3
Sonora	18	Puerto Peñasco	3,473.70	385.97
Sonora	19	Bahía Kino	1.69	1.69
Sonora	20	Guaymas	2.51	1.25
TOTAL			6,496.44	729.55

Al evaluar geográficamente las zonas más importantes de la pesquería de la guitarra blanca, se observan tres regiones principales: el norte del golfo de California, Bahía Sebastián Vizcaíno y Punta San Carlos (Fig. 1). La primera región considerando los registros de las oficinas de pesca ubicadas en San Felipe y Puerto Peñasco, la segunda considerando los registros de Villa de Jesús María, Guerrero Negro y Bahía

Tortugas y la tercera región que viene dada por los registros de Ciudad Constitución. En el norte del golfo de California se capturan en promedio 448 t, en Bahía Sebastián Vizcaíno 107 t y en Punta San Carlos 90 t.



Oficinas de pesca

1	Tijuana	6	Guerrero Negro	11	Pto. Adolfo López Mateo	16	Mexicali
2	Ensenada	7	Isla Cedros	12	San Carlos	17	Golfo de Santa Clara
3	San Quintín	8	Bahía Tortugas	13	Cd. Constitución	18	Puerto Peñasco
4	El Rosario	9	Bahía Asunción	14	Bahía de los Ángeles	19	Bahía Kino
5	Villa de Jesús María	10	Punta Abreojos	15	San Felipe	20	Guaymas

Figura 1. Captura anual promedio de *Pseudobatos productus* durante el periodo 2006 - 2014

Al estudiar en qué proporción es capturada la guitarra blanca en un año promedio previo al establecimiento de la veda, se observa que, en las oficinas de pesca con los mayores registros, los meses más importantes eran junio, julio y agosto con proporciones de captura de 15 - 55%. Sin embargo, en los

años posteriores una vez que ya la veda había entrado en vigencia, las mayores capturas de guitarra blanca son registradas en estas mismas oficinas de pesca los meses de abril, agosto y septiembre. En los casos puntuales de Puerto Peñasco y San Felipe, se observó una proporción de 15 y 16% en los meses de noviembre y enero, respectivamente (Fig. 2).

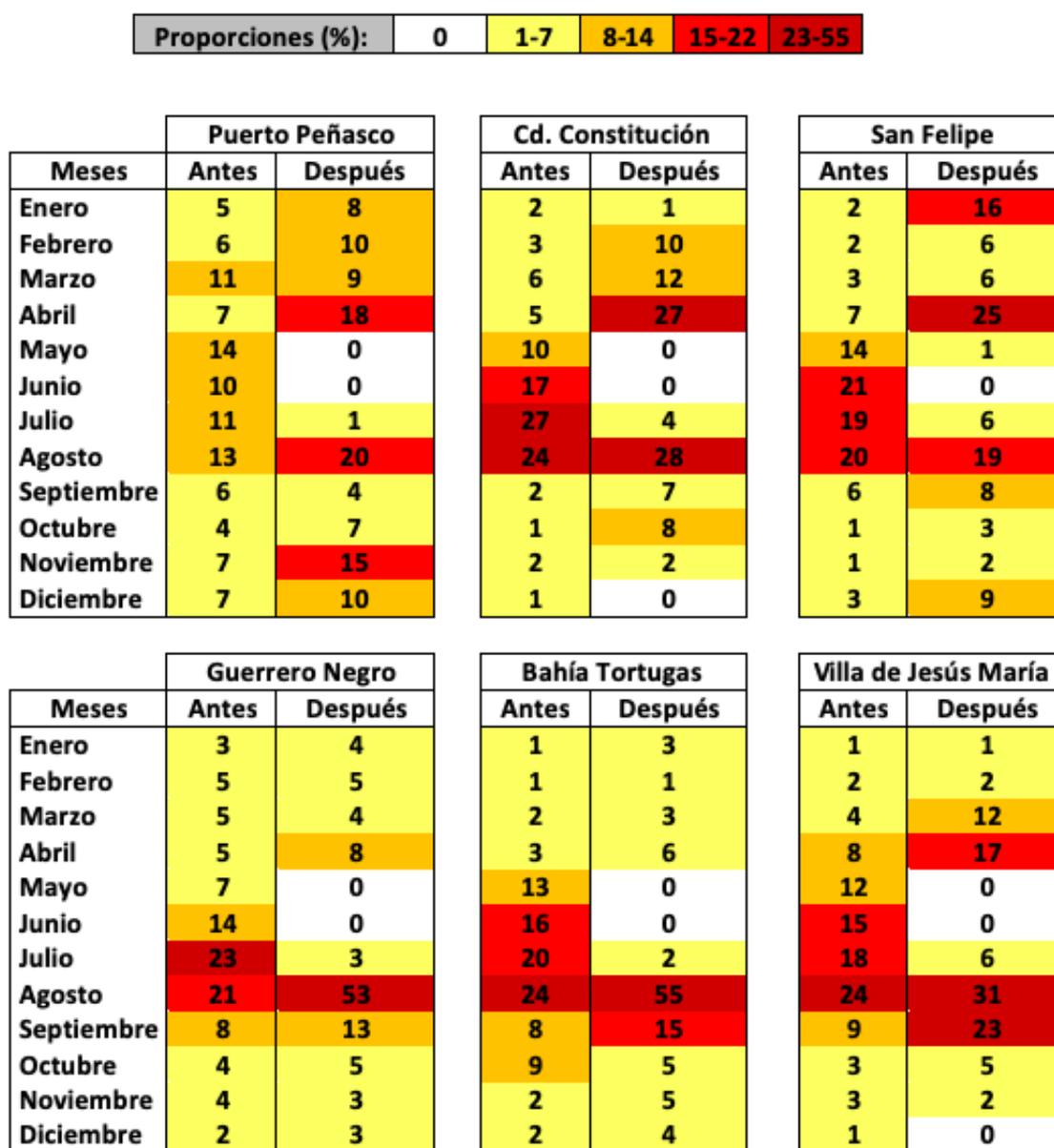


Figura 2. Proporción de capturas mensuales de *Pseudobatos productus* en un año promedio antes y después de la veda.

1.5. Modelación de la idoneidad ambiental de *Pseudobatos productus*

En colaboración con la M. en C. Zurisaday Ramírez Mendoza del Laboratorio de Ecología Pesquera del CICESE, se modeló la idoneidad ambiental de *P. productus*. La idoneidad ambiental de esta especie se modeló con el algoritmo de máxima entropía (MaxEnt) versión 3.3.3k (Phillips et al. 2006). Con base en los registros georreferenciados de presencia de una especie y un conjunto de variables ambientales predictoras, MaxEnt estima la probabilidad de que un área presente condiciones favorables para que esta se encuentre presente (Phillips et al., 2004; Phillips et al., 2006). La idoneidad ambiental se estima mediante la búsqueda de una distribución de probabilidad que maximice la entropía (es decir, lo más cercana posible a la uniforme) en el área de estudio, pero que al mismo tiempo esté restringida por los valores medios de las variables ambientales en los sitios de presencia (Phillips et al., 2004; Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011).

Los registros de presencia de *Pseudobatos productus* se obtuvieron de las siguientes fuentes: literatura (artículos científicos, tesis y reportes), datos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), y de bases de datos globales disponibles en línea accesibles a través de Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org>), Ocean Biogeographic Information System (OBIS, <http://www.iobis.org/es>), Fishbase (<http://www.fishbase.org/search.php>) y de la Unidad Informática para la Biodiversidad del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNIBIO, <http://unibio.unam.mx>). Posteriormente, se eliminaron los registros duplicados y se realizó un filtrado espacial para reducir la autocorrelación espacial y el sesgo por muestreo (Aiello-Lammens et al. 2015). Finalmente, el conjunto total de registros de presencias se dividió en dos grupos: el 70% de los registros que se utilizó para construir el modelo y el 30% restante para evaluar su desempeño.

Las variables ambientales consideradas en el modelo de idoneidad ambiental fueron: temperatura superficial del mar (TSM, °C), concentración superficial de clorofila a (mg m^{-3}), topografía dinámica absoluta (m) y la batimetría (m). La TSM y la Chl se obtuvieron de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio de los Estados Unidos (NASA, por sus siglas en inglés) disponibles en el portal Ocean Color Web (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). La ADT se obtuvo del portal de Copernicus Marine Environmental Monitoring Service (COPERNICUS, <http://marine.copernicus.eu>). Los datos de batimetría se descargaron de la Carta Batimétrica Global de los Océanos (GEBCO: <http://www.gebco.net/>). Estos datos fueron obtenidos a diferentes resoluciones espaciales por lo que se homogeneizaron a una resolución de 0.08333° (~ 9 km) y fueron incluidas en tres métricas: mínimo, máximo y promedio anual. La colinealidad entre los predictores ambientales (Dormann et al., 2012) se evaluó con el coeficiente de

correlación de Pearson (ρ). Si $\rho \geq 0.70$, se realizó un análisis de componentes principales para determinar que variable descartar. De esta forma se determinó el conjunto de variables que serían utilizadas en el modelo.

La idoneidad ambiental en cada celda de $0.08333^\circ \times 0.0833^\circ$ se expresó en una escala de 0 (sin condiciones adecuadas) a 100% (condiciones adecuadas). El desempeño predictivo del modelo se evaluó utilizando estadísticas de la característica operativa del receptor parcial (ROC, por sus siglas en inglés) aplicadas al 30% del subconjunto de datos que se dejaron fuera para evaluar el modelo (Peterson et al. 2008). El ROC parcial es una medida basada en la capacidad discriminatoria del modelo comparada con un modelo aleatorio o nulo. Las estadísticas de ROC parcial se calcularon en NicheToolBox (<http://shiny.conabio.gob.mx>).

Posteriormente, se estimó la distribución potencial de *Pseudobatos productus*. El modelo de idoneidad ambiental se transformó a binario (0 ausente, 1 presente), para esto se consideró que la especie estaba presente en las celdas cuyo valor de idoneidad fue $\geq 30\%$. Por último, se realizó una comparación entre la distribución de *Pseudobatos productus* reportada por la Lista Roja de la UICN y la distribución potencial estimada.

1.5.1. Idoneidad ambiental de *Pseudobatos productus*

Se recopilaron un total de 103 registros de presencia para *Pseudobatus productus*. Las regiones que presentaron mayor idoneidad ambiental para la especie en la costa oeste de la península fueron: la costa del Southern California Bight, el complejo lagunar de Guerrero Negro, Punta San Carlos, Bahía Magdalena y Bahía Almejas. Con respecto al golfo de California, las regiones con mayor idoneidad ambiental fueron: Bufe y Punta Final, desde Punta Chivato hasta Loreto, La Paz y desde Puerto Peñasco hasta Guaymas (Fig. 3). El desempeño del modelo fue mejor que lo esperado en un modelo aleatorio, esto con base en la prueba de ROC parcial ($p < 0.001$).

Al comparar la distribución reportada para la especie en la Lista Roja de la UICN con la distribución potencial estimada en este trabajo, se observa que ambas tienen el mismo límite al norte (San Francisco) pero al sur la distribución de la Lista Roja termina en el estado de Sonora y la distribución potencial termina en el estado de Nayarit. Además, la distribución potencial está mucho más restringida hacia las zonas costeras que la distribución reportada por la Lista Roja (Fig. 4).

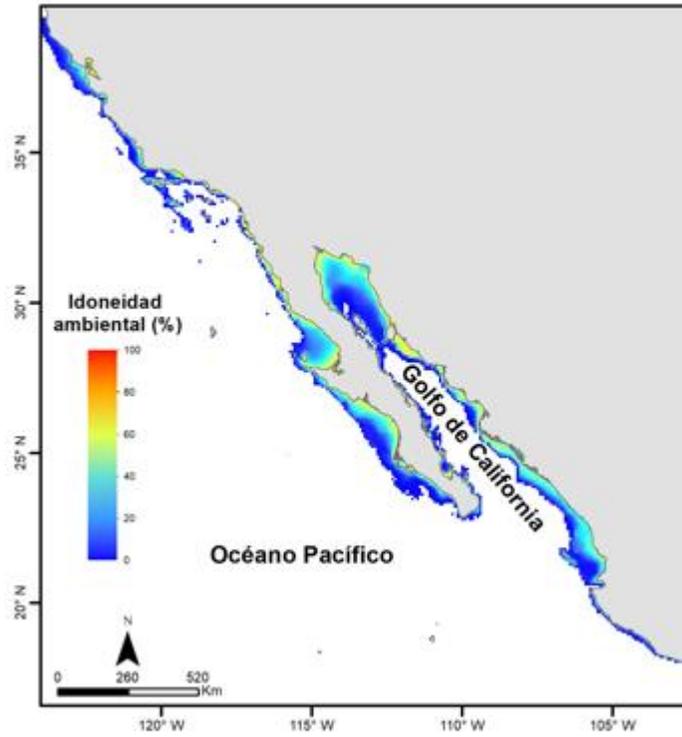


Figura 3. Idoneidad ambiental de *Pseudobatos productus* (Elaborado por Zurisaday Ramírez Mendoza).

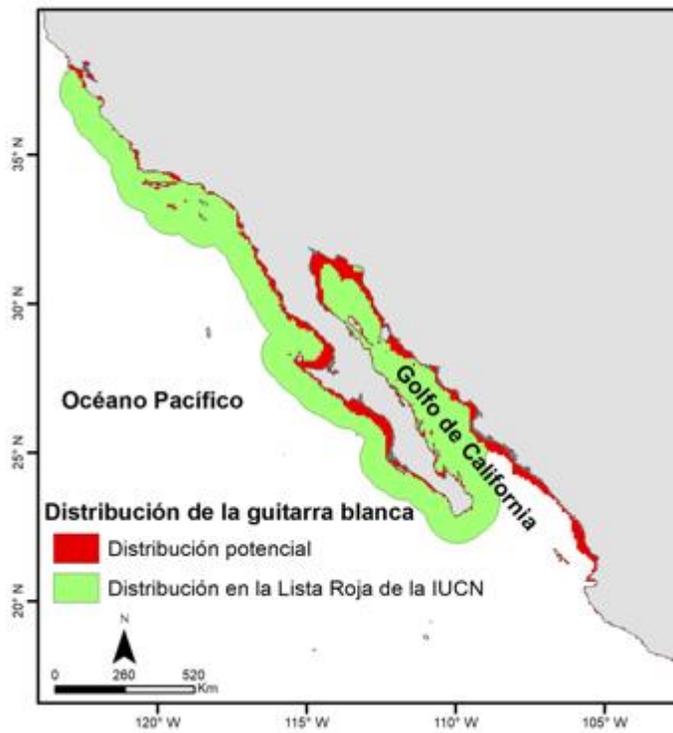


Figura 4. Distribución reportada vs distribución potencial de *Pseudobatos productus* (Elaborado por Zurisaday Ramírez Mendoza).

1.6. Discusión

En este estudio se reporta una captura promedio de 730 t de *P. productus* en un año. Esta estimación no está muy alejada de la reportada en el estudio llevado a cabo por Saldaña-Ruiz et al. (2016), en donde se analizaron las capturas de las especies de rayas de la región considerando también los registros de pesca oficiales. Estos autores estimaron una captura promedio anual de 800 t. Las diferencias entre ambas estimaciones pueden deberse a que estos autores trabajaron con totales de diferentes grupos tales como mantas, rayas, pez guitarra y otros. En cambio, en este trabajo se utilizó únicamente la categoría de “pez guitarra” como la información inicial a partir de la cual se calcularon las proporciones de las distintas especies de guitarras. De cualquier forma, las estimaciones de captura presentadas en ambos estudios deben ser tomadas con cautela puesto que el método utilizado si bien es una alternativa para poder iniciar cualquier análisis pesquero pertinente y necesario en la región, también es un método para el que se necesita hacer varios supuestos (ejemplo: que las proporciones de las especies se mantienen constantes en el periodo de estudio) y que se basa en estadísticas que si bien son oficiales, tienen varias deficiencias. Entre ellas se deben mencionar: 1) asignación equivocada de nombres científicos a nombres comunes de especies y, 2) asignación de nombres científicos inconsistente a lo largo de los años (Saldaña-Ruiz et al., 2016).

De la captura de *P. productus* en un año promedio en el noroeste del Pacífico, el golfo de California aporta más de la mitad (64%). Ya se ha discutido en la literatura sobre la importancia de esta región para la biodiversidad y la pesquería de rayas y elasmobranquios en general (Márquez-Farías y Blanco-Parra 2006; Saldaña-Ruiz et al., 2016). Estos altos valores de capturas podrían deberse al traslape entre áreas de agregación de la especie y las actividades de pesca en la zona costera (Villavicencio-Garayzar, 1996; Saldaña-Ruiz et al., 2016) y es que normalmente los pescadores se dirigen a estos sitios para llevar a cabo sus faenas de pesca. En este sentido, al considerar el mapa de las capturas anuales promedio de la guitarra blanca (Fig. 1) y contrastarlo con el mapa de idoneidad ambiental (Fig. 3), se observa que en las tres grandes regiones geográficas con las mayores capturas se tienen valores altos de idoneidad ambiental (> 60%). Estos valores indican una alta probabilidad de presencia de la especie en esas regiones. Por lo tanto, es congruente que varias de estas zonas de agregación coincidan con las regiones de mayor idoneidad ambiental y de mayor importancia comercial. También vale la pena destacar que la presencia de una extensa plataforma continental es una característica común entre estas regiones y que podría ser parte de la explicación de la distribución y el importante aprovechamiento de la especie en las tres zonas.

Al observar la distribución potencial de la guitarra blanca (Fig. 4), podemos observar que esta abarca los estados de Sinaloa y Nayarit. Sin embargo, la especie no es importante en las capturas de estos estados. Esto es congruente con los bajos valores de idoneidad ambiental encontrados para *P. productus* tanto en Sinaloa como en Nayarit (≤ 40). Parece no ser un ambiente idoneo para la guitarra blanca pero sí lo es para otra de las especies de guitarras de la región, *P. glaucostigmus* (Ramírez-Mendoza et al. en prep). Existe un traslape en las distribuciones potenciales de ambas especies de guitarras empezando la distribución potencial de la segunda precisamente desde las costas de Sinaloa hacia el sur (Ramírez-Mendoza et al. en prep).

Cuando se compara la distribución de la guitarra blanca reportada en la Lista Roja de la UICN con el modelo generado a partir de MaxEnt (Fig. 4), se puede observar que en este último se representa una distribución más costera de la especie. Esto se debe a que en los mapas de la Lista Roja se interpolan los puntos en donde existen registros georreferenciados y esto genera una sobreestimación de la zona de distribución (Ramírez-Mendoza et al. en prep). En cambio, en la distribución potencial estimada a partir de MaxEnt, al considerar la biología y el comportamiento de la guitarra blanca, se utilizó la batimetría (de 500 metros) como una variable limitante. Es por esto que la distribución potencial es una estimación más detallada y más restringida a la zona costera.

Al evaluar las proporciones mensuales de las capturas de *P. productus* en un año promedio antes y después de la veda se pudo observar que en las oficinas de pesca más importantes, los mayores registros antes de la implementación de la veda se tienen en los meses de junio, julio y agosto con proporciones de captura de 15-55%. Sin embargo, en el año promedio posterior a la veda las mayores capturas de guitarra blanca fueron registradas en estas mismas oficinas de pesca los meses de abril, agosto y septiembre. Las proporciones de cero captura en los meses de verano del año tipo posterior a la veda, pueden o no ser reales. Es decir, podría haber captura incidental no reportada debido a que algún registro distinto a “cero” no sería legal y esto podría influir directamente en lo que se reporta de las capturas. El comportamiento que se observa en las estadísticas de pesca en el alza de los registros de capturas durante abril, agosto y septiembre (después de la implementación de la veda), pudieran deberse a un intento de prevención (en el caso del mes de abril) y recuperación económica (en el caso de agosto y septiembre) por parte de los pescadores al tratar de aprovechar el recurso cuando es permitido y así contrarrestar lo que dejan de ganar en términos económicos durante los meses de veda.

La mayoría de las especies de rayas han sido descritas como susceptibles a la sobreexplotación debido a que sus principales áreas de reproducción, alumbramiento y crianza están en zonas costeras,

además de su madurez sexual tardía y a su baja fecundidad (Márquez-Farías, 2007b; Salomón-Aguilar, 2015). Sin embargo, *P. productus* en particular, presenta altas fecundidades (Medina-Trujillo et al., 2020) por lo que tal vez pudiera ser lo suficientemente resiliente al aprovechamiento pesquero en la región. Por esto, es necesario realizar análisis poblaciones en cada zona de importancia comercial puesto que ya se han reportado diferencias morfológicas y reproductivas importantes para la especie en las distintas regiones (Medina-Trujillo et al., 2020). De esta manera, se podrán implementar medidas de manejo más finas que consideren las diferencias regionales intraespecíficas de estas poblaciones. En este sentido, y considerando las tres regiones principales de pesca, en caso de que se necesitara optimizar el uso de recursos económicos y humanos para el monitoreo de *P. productus* a nivel nacional, se podría sugerir concentrar los esfuerzos en estas tres zonas que son las más importantes con respecto al aprovechamiento de la especie: el norte del golfo de California, Bahía Sebastián Vizcaíno y Punta San Carlos.

Capítulo 2. El potencial reproductivo de *Pseudobatos productus*: variación intra e interespecífica

2.1. Introducción

La guitarra blanca, *Pseudobatos productus* (Ayes, 1854), es una especie de raya bentónica endémica del Pacífico oriental que presenta una distribución limitada que va desde el norte de California hasta el golfo de California (GC), incluyendo parte de la costa del estado de Sinaloa en México. (Fischer et al., 1995; Ebert, 2003). *Pseudobatos productus* puede alcanzar una longitud total de 170 cm (L_T) y se encuentra frecuentemente en bahías someras (~12m de profundidad) y en estuarios con fondos lodosos o arenosos, aunque también se ha reportado la presencia de esta especie en profundidades de hasta 91.5m (Ebert, 2003). *Pseudobatos productus* es la especie de batoideo más importante de la pesca artesanal de elasmobranquios en el GC (Márquez-Farías, 2011; Saldaña-Ruiz et al., 2016) y en la costa oeste de la península de Baja California (COPBC; Cartamil et al., 2011; Ramírez-Amaro et al., 2013). Además, *P. productus* es la especie más capturada en la pesquería artesanal de elasmobranquios con redes de enmalle en Bahía Sebastián Vizcaíno (BSV; Cartamil et al., 2011). Una vez capturada, *P. productus* es vendida fresca, seca y/o en filetes en salmuera en el mercado local y nacional (Márquez-Farías, 2011). Esta especie también abarca una proporción importante de la captura incidental en la pesquería industrial de camarón en el GC (Bizarro et al., 2009c; Márquez-Farías, 2011) y en BSV, aunque el volumen de captura incidental es desconocido.

En reconocimiento de la importancia de los elasmobranquios en los ecosistemas marinos, México ha establecido regulaciones específicas para la pesquería de tiburones y rayas (NOM-029-PESC-2006; DOF, 2007) tales como equipo y esfuerzo de pesca autorizado. A partir del 2012, todas las pesquerías de elasmobranquios están sujetas a una temporada de veda que se extiende del 1 de mayo al 31 de julio de cada año a lo largo de la costa del Pacífico mexicano (DOF, 2012). *Pseudobatos productus* está clasificada como casi amenazada en la Lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, UICN (Farrugia et al., 2016), debido a la presión pesquera en México (Saldaña-Ruiz et al., 2016) y a los torneos de pesca recreativa en los Estados Unidos (Carlisle et al., 2006). Sin embargo, el estado de la población de *Pseudobatos productus* no ha sido evaluado apropiadamente y tampoco se han desarrollado regulaciones específicas o planes de manejo para esta especie.

Para evaluar el impacto de la pesquería en las poblaciones de *P. productus* es necesario comenzar con una estimación de las características de la historia de vida (p. ej. constante de crecimiento, longitud máxima, proporción sexual, tamaño de madurez sexual y fecundidad; Walker, 2005). En particular, para desarrollar estrategias de manejo efectivas de *P. productus*, son necesarios estudios detallados de la vulnerabilidad de sus poblaciones y de su respuesta a la presión de la pesquería. Hasta la fecha, ha sido descrita la biología reproductiva de *P. productus* en la sección norte del GC (Márquez-Farías, 2007b; Romo-Curiel et al., 2017), en la sección sur de la COPBC (Villavicencio-Garayzar, 1993; Downton-Hoffmann, 2007) y en el sur de California (Timmons y Bray, 1997). También se ha publicado algo de información respecto a la fecundidad, la longitud de madurez sexual, el ciclo reproductivo y la relación nutricional entre la madre y embrión. No obstante, existen vacíos de información para esta especie en áreas geográficas claves dentro de su distribución. Específicamente, la biología y dinámica poblacional de *P. productus* no ha sido descrita para BSV, que corresponde a una zona pesquera importante para esta especie.

Para cualquier análisis poblacional es necesario contar con parámetros reproductivos específicos. Esto es particularmente importante para los estudios demográficos y evaluaciones de stock pesquero que deben considerar la variabilidad espacial para desarrollar estrategias y regulaciones de manejo efectivas (Walker, 2007).

En elasmobranquios, las características de la historia de vida pueden variar entre poblaciones de la misma especie separadas geográficamente (Walker y Hislop, 1998; Stevens, 1999; Neer y Thompson, 2005; Kume et al., 2009; Taylor et al., 2016). Sin embargo, la variación geográfica en características de la historia de vida como la longitud de madurez o la fecundidad es aun desconocida para muchas especies de elasmobranquios (Taylor et al., 2016). Además, la variación intraespecífica de estas características debe ser especialmente considerada en especies que presentan un grado importante de diferenciación genética y estructura entre diferentes regiones, como es el caso de *P. productus* (Sandoval-Castillo et al., 2004).

El objetivo de este estudio fue describir la biología reproductiva de *P. productus* en BSV y contrastar los resultados con 1) los parámetros reproductivos observados para esta especie en otras regiones sujetas a un alto nivel de explotación por la pesquería artesanal de elasmobranquios y 2) los parámetros reproductivos de otras especies del género *Pseudobatos*. Este análisis contribuirá a la generación de un set de estudios demográficos necesarios para evaluar la vulnerabilidad ecológica de *P. productus* y desarrollar estrategias de manejo más efectivas para esta especie (Walker, 2005, 2007).

2.2. Métodos

2.2.1. Área de estudio

Se evaluó la condición reproductiva de los organismos de *P. productus* en BSV (Fig. 5). Esta bahía está ubicada en la sección sur del Sistema de la Corriente de California. Durante primavera y verano, BSV está influenciada por aguas de la Corriente de California y por surgencias costeras locales, mientras que la hidrografía y las comunidades del fitoplancton están asociadas con condiciones subtropicales durante otoño e invierno (Durazo et al., 2010; Martínez-Fuentes et al., 2016). De esta manera, BSV es un área altamente productiva capaz de mantener a poblaciones de varias especies, muchas de las cuales tienen un alto valor comercial (Hernández-Rivas et al., 2000). Bahía Sebastián Vizcaíno es conocida como un área pesquera importante en donde se capturan más de 20 especies de elasmobranquios (Cartamil et al., 2011).

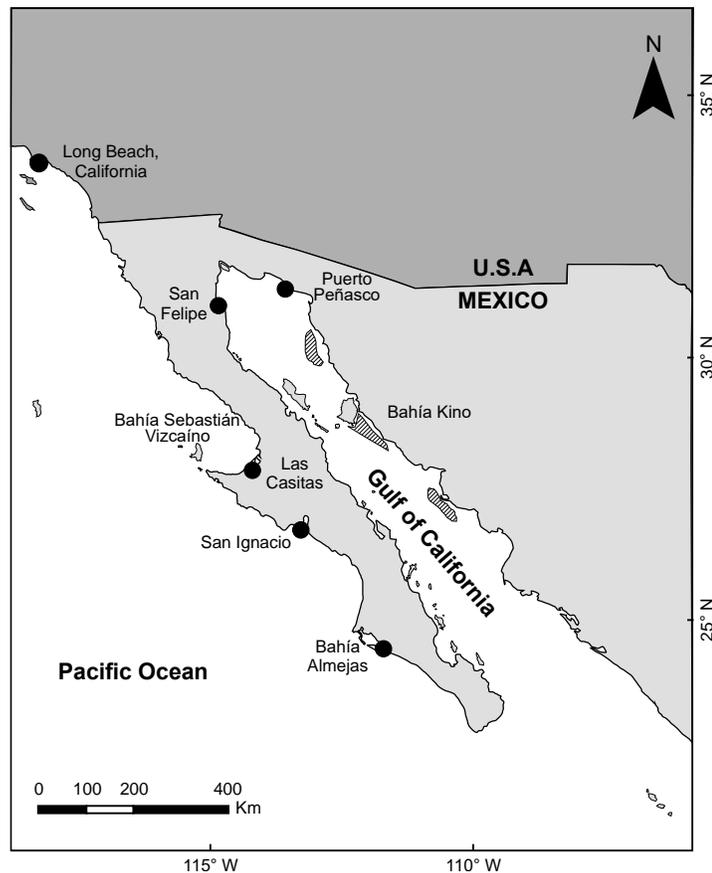


Figura 5. Área de estudio. Los puntos corresponden a los campos pesqueros en donde fueron obtenidas las muestras reproductivas de *Pseudobatos productus* de distintos estudios (Villavicencio-Garayzar, 1993; Timmons y Bray, 1997; Downton-Hoffmann, 2007; Romo-Curiel et al., 2017). El área rayada representa las regiones a lo largo de la costa de Sonora de donde se obtuvieron las muestras analizadas por Márquez-Farías (2007b).

2.2.2 Diseño de muestreo

Se llevaron a cabo muestreos mensuales entre agosto de 2014 y agosto de 2017 en el campo pesquero Las Casitas. Los organismos muestreados provenían de la pesquería artesanal de elasmobranquios en el área, así como también de muestreos independientes llevados a cabo durante el periodo de veda (desde mayo hasta julio) con el permiso de pesca científica No PPF/DGOPA-254/16, emitido por la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA). *Pseudobatos productus* es una especie objetivo en la pesquería de la Bahía que es mayormente capturada con redes de enmalle de fondo con dimensiones de 1000 m de largo y luz de malla de 6 pulgadas (García-Rodríguez y Sosa-Nishizaki, 2020).

Para cada organismo se registró la longitud total, L_T (como una línea recta desde la punta del hocico hasta el final de la aleta caudal estando el organismo en posición natural), el peso total (M_T) y el sexo. Cuando fue posible, se obtuvo el peso de los hígados utilizando una balanza digital (precisión de $\pm 0.1g$) y los órganos reproductivos fueron removidos, congelados y almacenados para su análisis posterior en el laboratorio. Para las hembras, se registró el número y el diámetro de todos los folículos ováricos así como también el ancho del útero y de las glándulas oviducuales con un caliper digital (precisión de $\pm 0.01cm$). Además, se contabilizó el número de huevos o embriones en cada útero en las hembras grávidas. Cada embrión fue medido (L_T), pesado (M_T) y sexado cuando el grado de desarrollo lo permitió. En el caso de los machos, se registró la longitud interna de los claspers y el ancho de los testículos y vasos deferentes.

2.2.3. Proporción sexual y relación peso-longitud

La proporción sexual general y las diferencias entre las proporciones sexuales de cada estación astronómica fueron evaluadas utilizando un test de bondad de ajuste χ^2 de Pearson basado en una proporción sexual esperada de 1:1. Las estaciones astronómicas están definidas como el solsticio de verano del 21 de Junio, el solsticio de invierno del 22 de Diciembre, el equinoccio de primavera del 21 de Marzo y el equinoccio de otoño del 22 de Septiembre. Las diferencias de L_T entre machos y hembras fueron evaluadas utilizando el test de Mann-Whitney. La relación entre L_T y M_T fue graficada para cada sexo y descrita a través del modelo potencial $M_T = a L_T^b$, en donde a y b son constantes de ajuste. Las diferencias en estas relaciones entre machos y hembras fueron evaluadas a través de un Análisis de Covarianza (ANCOVA). El nivel de significancia se determinó utilizando un nivel de alfa de 0.05. Todos los análisis se realizaron con el programa STATISTICA v.7 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

2.2.4. Madurez sexual

Para determinar la madurez sexual de cada organismo se utilizaron los criterios modificados de Kume et al. (2009; Tabla 3). Se evaluó el estado de desarrollo de las diferentes estructuras reproductivas en machos (claspers, testículos y vasos deferentes) y hembras (úteros, glándulas oviducales y folículos ováricos).

Tabla 3. Descripción de los criterios usados para determinar el estado de madurez sexual de los organismos de *Pseudobatos productus* (Modificado de Kume et al., 2009).

Estado	Machos	Hembras
Inmaduro	Claspers: cortos y flexibles con la horquilla cerrada.	Ovarios: sin óvulos desarrollados o sin actividad vitelogénica indicada por ovocitos blanquecinos.
	Testículos: no desarrollados.	Glándulas oviducales: sin diferenciación de los oviductos.
	Vasos deferentes: línea delgada blanquizca sobre la superficie dorsal de la cavidad abdominal.	Úteros: filiformes y sin vascularización aparente.
Maduro	Claspers: alargados y calcificados.	Ovarios: con ovocitos vitelogénicos amarillos.
	Testículos: con lóbulos desarrollados.	Glándulas oviducales: diferenciadas de los oviductos.
	Vasos deferentes: anchos, desarrollados y enrollados.	Úteros: anchos y vascularizados.
Grávida		Úteros: con huevos o embriones.
Posparto		Úteros: vascularizados, flácidos y estriados.

La madurez sexual se abordó de dos maneras. En primer lugar, se evaluó la relación entre la L_T de los organismos con respecto al ancho de las glándulas oviducales y al ancho de los úteros (en hembras) y con respecto a la longitud del clasper, y al ancho de los testículos y vasos deferentes (en machos). En segundo lugar, se ajustó un modelo logístico a los datos de madurez sexual transformados a escala binaria (0 = organismos inmaduros, 1 = organismos maduros; Mollet et al., 2000). La función logística se ajustó a los datos aplicando técnicas de regresión no lineal. El modelo ajustado se describe en la Ec. (1):

$$P = \left[1 + e^{-b(L_{T_i} - L_{T_{50}})} \right]^{-1} \quad (1)$$

donde P es la proporción de individuos maduros como una función del L_{T_i} , L_{T_i} es la longitud total de i -ésimo organismo, b es un parámetro de ajuste y $L_{T_{50}}$ la longitud a la cual se espera que el 50% de los individuos de la población sean sexualmente maduros.

Para evaluar el punto de inflexión en el cual el tamaño de las estructuras reproductivas comienza a incrementar rápidamente con respecto a la L_T de los organismos, se ajustó una ecuación logística modificada (Piner et al., 2005; Mejía-Falla et al., 2012; Romero-Caicedo y Carrera-Fernández, 2015) directamente a los datos de madurez sexual que se muestra a continuación:

$$S_{RS(L_{T_i})} = S_{RS_{min}} + (S_{RS_{max}} - S_{RS_{min}}) \left[1 + e^{b(a-L_{T_i})} \right]^{-1} \quad (2)$$

donde $S_{RS(L_{T_i})}$ es el tamaño de la estructura reproductiva a la L_T , $S_{RS_{min}}$ y $S_{RS_{max}}$ corresponden a los valores mínimo y máximo de S_{RS} , b es un parámetro de ajuste y a es el punto de inflexión.

La longitud de de preñez fue estimada para hembras que tenían úteros con huevos o embriones encapsulados (Walker, 2005; Mejía-Falla et al., 2012; Romero-Caicedo y Carrera-Fernández, 2015) siguiendo el método descrito para estimar la longitud de madurez sexual.

2.2.5. Fecundidad

Se determinó el número de folículos preovulatorios (NFP) en ambos ovarios. Los folículos preovulatorios se identificaron por ser folículos amarillos alargados (> 18 mm de diámetro) debido a la acumulación de yema por el proceso vitelogénico, que fueron separados de los folículos pequeños con base en un análisis modal. Se asumió que estos folículos de gran tamaño se ovularían durante el siguiente ciclo reproductivo (Walker, 2005). Se determinó la fecundidad (F) para cada hembra grávida a través del número de huevos uterinos o embriones encapsulados presentes en ambos úteros. Se comparó el número de folículos preovulatorios y la fecundidad con respecto a la L_T de las hembras correspondientes para evaluar si ambas estimaciones variaban con la longitud de la madre.

Las diferencias en la proporción sexual de los embriones y entre la L_T de los embriones de diferente sexo se evaluó utilizando un test de bondad de ajuste χ^2 de Pearson y un test de Mann-Whitney, respectivamente. Debido a las características de la pesquería no se pudieron capturar organismos neonatos; por lo tanto, la longitud de nacimiento fue inferida a partir de la longitud promedio de los embriones con el saco vitelino completamente consumido.

2.2.6. Ciclo reproductivo

Los índices biológicos gonadosomáticos (IGS) y hepatosomáticos (IHS) se estimaron de la siguiente manera:

$$IGS = \text{Tamaño de la estructura reproductiva} \times L_T^{-1} \times 100 \text{ (mm)} \quad (3)$$

$$IHS = \text{Masa del hígado} \times \text{Body mass}^{-1} \times 100 \text{ (gr)} \quad (4)$$

La variación mensual de los promedios del IGS y del IHS fue utilizada para inferir el periodo de apareamiento (Kyne y Bennett, 2002). Para hembras, se utilizó el IGS y el cambio mensual en el promedio de los diámetros de los folículos ováricos más grandes como indicadores de vitelogénesis, desarrollo folicular y periodo de ovulación. El cambio en los promedios mensuales del IGS, del IHS y del diámetro de los folículos ováricos más grandes fue evaluado con el test de Kruskal-Wallis. Además, la presencia de embriones en el útero y el cambio en el tiempo de la longitud promedio de los embriones permitió inferir la duración del periodo gestacional y los tiempos de nacimiento (Kume et al., 2009).

2.2.7. Diferencias geográficas en la reproducción de *P. productus*

Los parámetros reproductivos de *P. productus* en BSV se contrastaron con aquellos que han sido reportados para otros sitios en los cuales la especie también es comercialmente importante (Villavicencio-Garayzar, 1993; Timmons y Bray, 1997; Downton-Hoffman, 2007; Márquez-Farías, 2007b; Romo-Curiel et al., 2017).

2.2.8. Parámetros reproductivos de las especies del género *Pseudobatos*

Con base en datos moleculares y morfológicos, Séret et al. (2016) re-clasificó la fauna de rayas del mundo y definió nuevas familias, géneros y especies. *Pseudobatos* es un nuevo género definido provisionalmente. Por lo tanto, se realizó una revisión general de la información reproductiva disponible del género ya definido *Rhinobatos*. Luego, al contrastar los parámetros reproductivos de *P. productus* con los de otras especies del mismo género, se limitó la comparación a las especies que se mantienen como *Pseudobatos* después de la re clasificación de Séret et al. (2016).

2.3. Resultados

2.3.1. Proporción sexual y relación peso-longitud

Se encontró una proporción sexual general de 1:1 en las capturas de *P. productus* ($\chi^2 = 0.29$, n hembras = 848, n machos = 943, $P > 0.05$). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la proporción sexual durante primavera ($\chi^2 = 4.66$, n hembras = 110, n machos = 71, $P < 0.05$) que es cuando predominan las hembras (1:0.6, H:M).

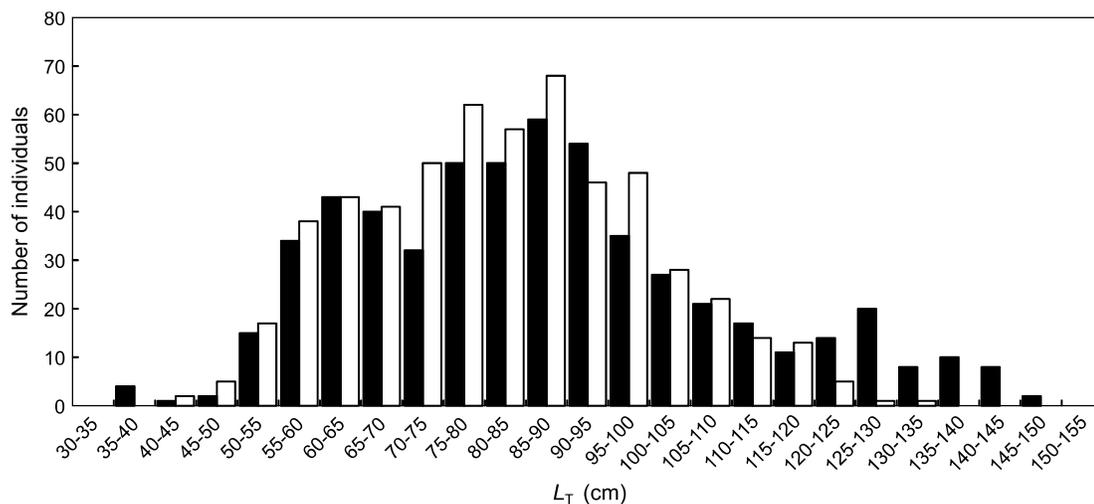


Figura 6. Distribución de frecuencia de longitudes de machos (□; $n = 561$) y hembras (■; $n = 557$) de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno (BSV).

Se midieron un total de 1,118 organismos (557 hembras, 561 machos) de los cuales las hembras fueron más grandes (37.0-147.5 cm, promedio \pm d.e. = 87.6 ± 22.4 cm) que los machos (41.2-131.0 cm, 82.3 ± 17.1 cm; $W = 173934$, $P < 0.01$). La mayoría de los organismos medidos estaban en el rango 75-90 cm de L_T (promedio \pm d.e. = 82.9 ± 4.3 cm; Fig. 6). La relación L_T vs M_T presentó diferencias significativas entre los sexos para los organismos mayores a 80 cm de L_T ($F_{3,692} = 3350$, $P < 0.001$; excluyendo hembras grávidas) y las hembras presentaron mayor masa (máximo = 13 kg, promedio \pm d.e. = 2.4 ± 2.0 kg) en comparación con los machos (máximo = 7.4 kg, promedio \pm d.e. = 1.8 ± 1.1 kg). La ecuación ajustada para hembras fue $M_T = 0.001 L_T^{3.21}$ ($n = 369$, $r^2 = 0.98$, $P < 0.01$) mientras que para machos fue $M_T = 0.003 L_T^{3.00}$ ($n = 327$, $r^2 = 0.96$, $P < 0.01$; Fig. 7).

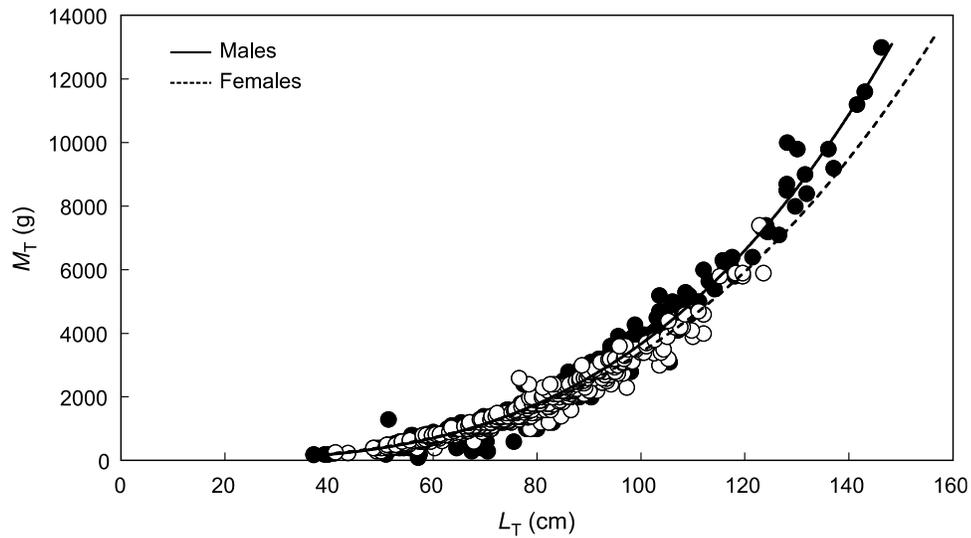


Figura 7. Masa (M_T) y longitud total (L_T) de hembras (○, ---) y machos (●, —) de *Pseudobatos productus*. La ecuación ajustada para hembras fue $M = 0.001 L_T^{3.21}$ ($n = 369$, $r^2 = 0.98$, $P < 0.01$) y para machos fue $M = 0.003 L_T^{3.00}$ ($n = 327$, $r^2 = 0.96$, $P < 0.01$).

2.3.2. Madurez sexual

Se observaron machos maduros e inmaduros a través de todo el año y ambos testículos fueron funcionales en todos los machos. El macho maduro más pequeño fue de 76.5 cm L_T mientras que el macho inmaduro más grande alcanzó 98.8 cm L_T . Se observó un traslape entre individuos maduros e inmaduros entre 80-100 cm L_T . El incremento en el ancho de los testículos ($W_{T(L_{Ti})}$, $n = 223$), de los vasos deferentes ($W_{VD(L_{Ti})}$, $n = 288$) y en la longitud de clasper ($L_{C(L_{Ti})}$, $n = 581$) con respecto a L_T se describe en las ecuaciones 5, 6 y 7, respectivamente (Fig. 8a, b y c):

$$W_{T(L_{Ti})} = 0.4 + (3.7 - 0.4) \left[1 + e^{0.06(102.8 - L_{Ti})} \right]^{-1} \quad (5)$$

$$W_{VD(L_{Ti})} = 0.1 + (1.8 - 0.1) \left[1 + e^{0.05(101.5 - L_{Ti})} \right]^{-1} \quad (6)$$

$$L_{C(L_{Ti})} = 2.35 + (21.9 - 2.35) \left[1 + e^{0.06(83.7 - L_{Ti})} \right]^{-1} \quad (7)$$

Los puntos de inflexión estimados en los cuales el ancho de los testículos, de los vasos deferentes y la longitud de clasper comienzan a incrementar de manera notoria con la longitud de los individuos fueron 102.8 (IC 95% = 100.5-105.1), 101.5 (IC 95% = 99.1-103.8) y 83.7 cm L_T (IC 95% = 83.0-84.3), respectivamente. La longitud de madurez sexual fue 89.9 (IC 95% = 88.8-91.0; $n = 581$; Fig. 8d), la cual fue 68.6% de la longitud máxima observada en machos.

Se observaron hembras inmaduras, maduras y grávidas durante todo el año, aunque las hembras grávidas predominaron durante verano. Hembras con embriones desarrollados macroscópicamente se observaron solamente en junio, julio y agosto. La longitud de la hembra madura más pequeña y de la hembra inmadura más grandes fue 85 y 99.5 cm, respectivamente. El útero, glándulas oviducales y los ovarios de ambos lados fueron funcionales en todas las hembras. El incremento del ancho de las glándulas oviducales ($W_{OG(L_{Ti})}$, $n = 361$) y del útero ($W_{U(L_{Ti})}$, $n = 369$) con respecto a L_T se describen en las ecuaciones 8 y 9 respectivamente (Fig. 9a y b):

$$W_{OG(L_{Ti})} = 0.22 + (3.06 - 0.22) \left[1 + e^{0.05(104.9 - L_{Ti})} \right]^{-1} \quad (8)$$

$$W_{U(L_{Ti})} = 0.09 + (8.54 - 0.09) \left[1 + e^{0.05(117.2 - L_{Ti})} \right]^{-1} \quad (9)$$

Los puntos de inflexión estimados en los cuales el ancho de las glándulas oviducales y del útero comienzan a incrementar marcadamente con la longitud de los individuos fueron 104.9 (IC 95% = 103.4-106.3) y 117.2 cm L_T (IC 95% = 115.5-118.9), respectivamente. La longitud de madurez sexual fue estimada en 91.6 cm (IC 95% = 91.0-92.2; $n = 379$; Fig. 9c), que representa el 62.1% de la longitud máxima observada en hembras. La hembra grávida más pequeña midió 85 cm y la longitud de preñez estimada fue 103.8 cm L_T (IC 95% = 101.6-106.0; $n = 371$; Fig. 9d).

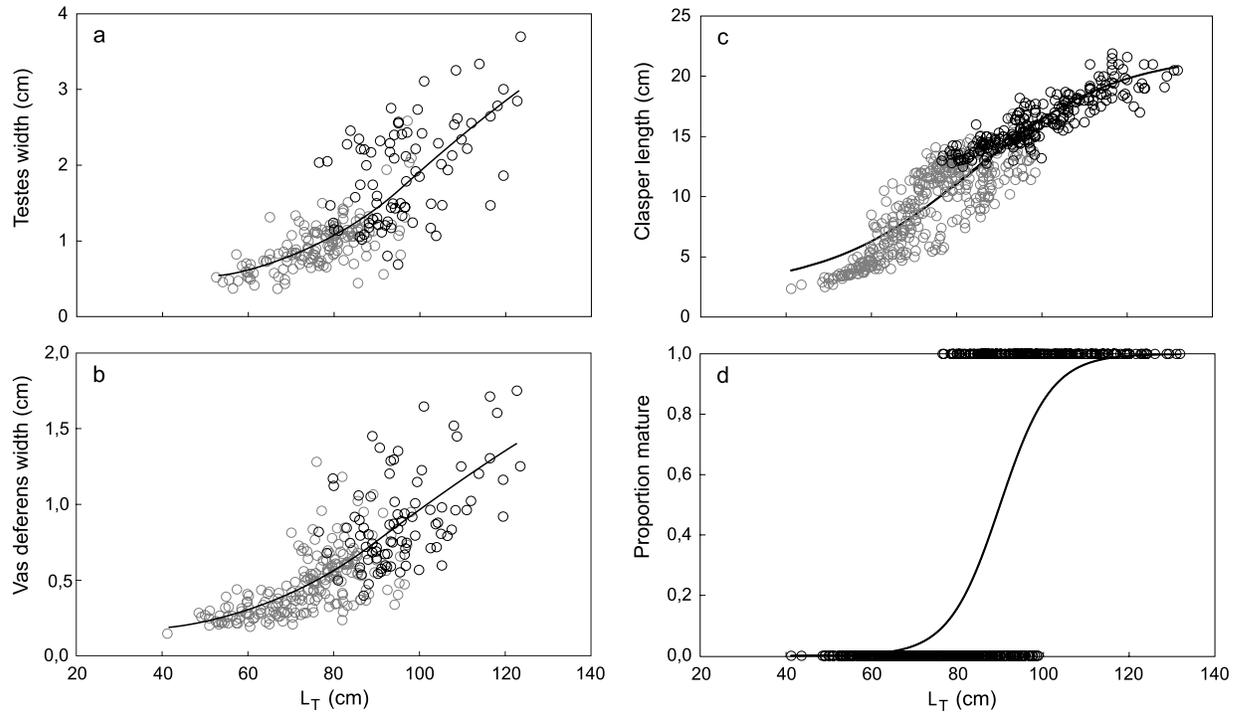


Figura 8. Relación entre la longitud total (L_T) de los machos de *Pseudobatos productus* con respecto a (a) el ancho de los testículos ($n = 223$), (b) el ancho de los vasos deferentes ($n = 288$), (c) la longitud interna del clasper (L_c) y (d) la ojiva de madurez sexual $P = 1/(1+e^{(-0.17*(L_T-89.9)})}$ ($n = 581$; \circ inmaduros; \circ maduros).

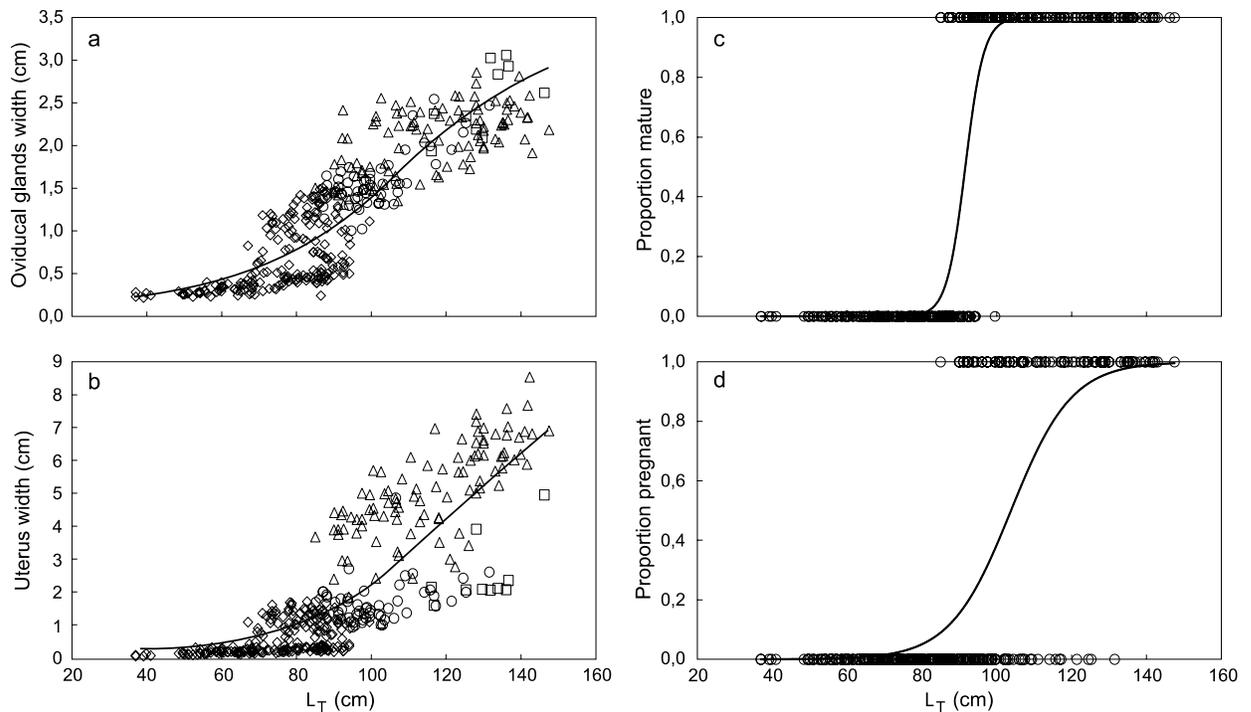


Figura 9. Relación entre la longitud total (L_T) de hembras de *Pseudobatos productus* con respecto a (a) el ancho de las glándulas oviducal ($n = 361$), (b) el ancho de los úteros ($n = 379$), (c) la ojiva de madurez sexual $P=1/(1+e^{(-0.40*(L_T-91.6)})}$ ($n = 379$) y (d) la ojiva de preñez $P=1/(1+e^{(-0.12*(L_T-103.8)})}$ ($n = 371$; \diamond inmaduras; \circ maduras; \triangle grávidas; \square posparto).

2.3.3. Fecundidad

Un total de 66 folículos ováricos fueron observados en una sola hembra. Durante los meses de junio, julio y agosto, se encontraron dos clases de tamaño de folículos ováricos en hembras de BSV ($n = 58$). Los folículos más pequeños variaron entre 2-18 mm de diámetro (promedio \pm d.e. = 8 ± 3 mm, $n = 1060$, moda = 7 mm) mientras que los más grandes variaron entre 18-41 mm (29 ± 5 mm, $n = 985$, moda = 30 mm). Se observó un promedio de 18 ± 5 folículos preovulatorios (min-max = 10-28, moda = 19) y una relación positiva entre el número de folículos preovulatorios y la longitud maternal ($NFP = 0.245 \times L_T - 12.374$, $r^2 = 0.534$, $n = 55$, $P < 0.001$; Fig. 10a).

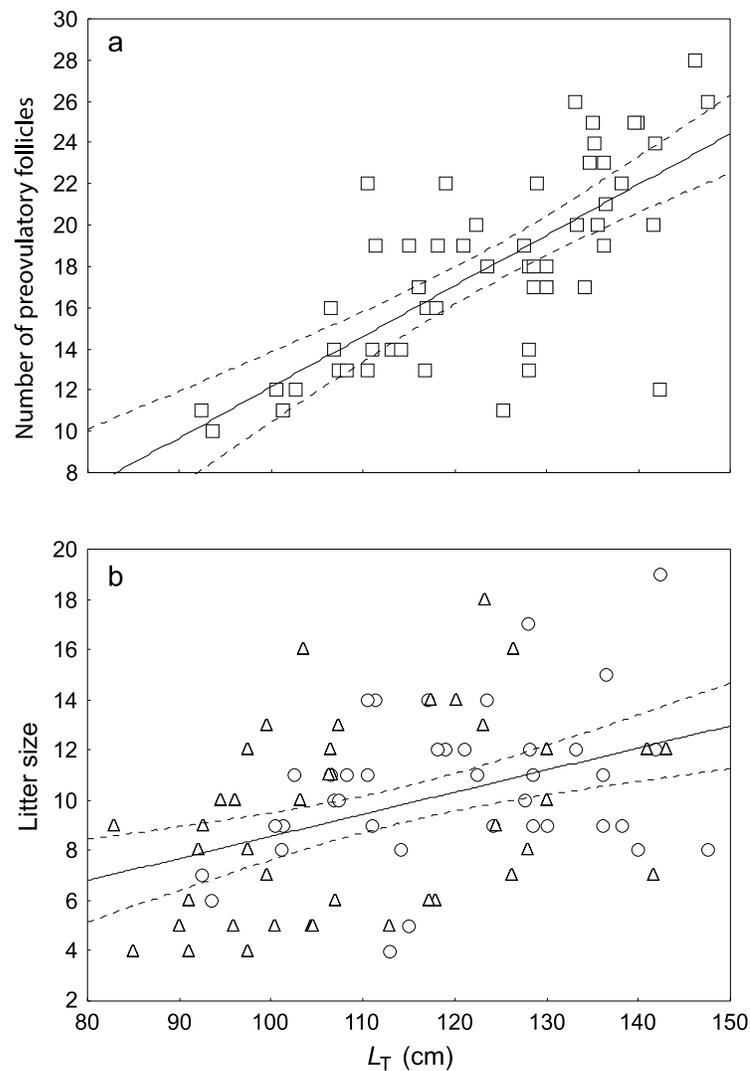


Figura 10. Relación entre la longitud total (L_T) de hembras de *Pseudobatos productus* con respecto al (a) número de folículos preovulatorios ($n = 55$, $r^2 = 0.534$, $P < 0.001$) y (b) la fecundidad ($n = 81$, $r^2 = 0.168$, $P < 0.001$; Δ huevos uterinos; \circ embriones). Se muestran los límites de confianza del 95% para ambas relaciones.

El número de huevos o embriones tendió a ser el mismo en ambos úteros. En total, se evaluaron 445 embriones (140 hembras, 144 machos y 161 de sexo indeterminado) en 47 hembras diferentes. La fecundidad varió entre 4-19 embriones (promedio \pm d.e. = 11 ± 3 , moda = 9). No se encontraron diferencias significativas en la longitud de los embriones entre sexos ($W = 10002$, $P > 0.05$). La proporción sexual de los embriones no se desvió significativamente de la proporción 1:1 ($\chi^2 = 0.02$, $n = 284$, $P > 0.05$).

La L_T promedio de los embriones fue diferente entre los meses de junio, julio y agosto. El rango de tamaño de los embriones fue 15-65 mm (promedio \pm d.e. = 34 ± 11 mm) en junio, 108-112 (110 ± 1 mm) en julio y 132-214 (174 ± 17 mm) en agosto. De junio a julio y de julio a agosto los embriones mostraron tasas de crecimiento de 76 mm y 63 mm, respectivamente. Todos los embriones de 200 mm L_T o mayores tenían el saco vitelino completamente consumido, lo que sugiere que 200 mm es la longitud de nacimiento. Por último, se observó una relación positiva pero moderada entre la fecundidad y la longitud materna ($F = 0.088 \times L_T - 0.238$, $r^2 = 0.168$, $n = 81$, n embriones = 412, n huevos = 382, $P < 0.001$; Fig. 10b).

2.3.4. Ciclo reproductivo

Todas las hembras grávidas contenían folículos preovulatorios durante verano. El cambio en el diámetro promedio mensual de los folículos ováricos más grandes fue significativo ($\chi^2 = 82.204$, $P < 0.001$). El diámetro promedio de los folículos ováricos más grandes incrementó marcadamente de enero a agosto, mes en el que el diámetro presentó un decremento abrupto ($n = 286$; Fig. 11a). Este incremento progresivo en el diámetro promedio de los folículos ováricos más grandes es indicativo del proceso de vitelogénesis desde finales de otoño y hasta verano, cuando es muy probable que ocurra la ovulación. La presencia de folículos preovulatorios coincidió con los meses de desarrollo embrionario durante junio, julio y agosto, cuando los embriones totalmente desarrollados alcanzaron la longitud máxima (Fig. 11b). También se observaron hembras con huevos encapsulados en el útero desde agosto hasta junio del año siguiente (n huevos = 385). Sin embargo, hembras con embriones desarrollados macroscópicamente solo fueron observadas en junio, julio y agosto. Todas las hembras grávidas presentes en septiembre contenían huevos uterinos, pero no embriones.

El cambio en los promedios mensuales del IHS y del IGS para hembras y machos fue significativo ($\chi^2 = 70.171$, $n = 165$, d.f. = 10, $P < 0.001$; $\chi^2 = 74.878$, $n = 177$, d.f. = 9, $P < 0.001$; $\chi^2 = 26.874$, $n = 65$, d.f. = 8, $P < 0.001$ y $\chi^2 = 39.735$, $n = 74$, d.f. = 8, $P < 0.001$; respectivamente). Los valores más altos del IHS para

machos (Fig. 12a) y hembras (Fig. 12b) se observaron durante la primera mitad del año mientras que para el resto del año fueron bajos. El IGS de ambos sexos tendió a incrementar progresivamente desde principios del año y hasta septiembre (cuando se presentaron los valores mayores) para luego disminuir hasta diciembre (Figs. 12c y d). Finalmente, se observaron patrones contrastantes entre el IHS y el IGS para hembras durante los meses de junio, julio y agosto.

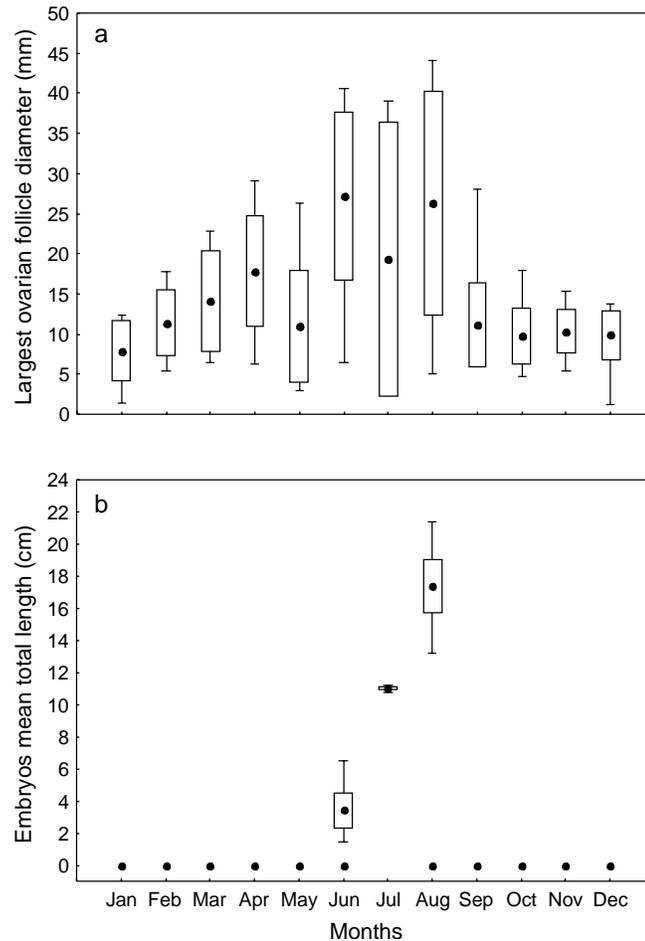


Figura 11. Variación mensual del (a) diámetro promedio de los folículos ováricos más grandes ($n = 286$) y (b) de la longitud promedio de los embriones ($n = 445$) de *Pseudobatos productus* (● promedio; □ desviación estándar; I rango). La diapausa es indicada por la presencia de huevos uterinos como longitudes cero.

2.3.5. Diferencias geográficas en la reproducción de *P. productus*

Los parámetros reproductivos de *P. productus* a lo largo de su distribución se presentan en la Tabla 4. Los individuos de *Pseudobatos productus* en BSV presentaron mayor L_T en comparación con los individuos del GC y de la COPBC. La longitud de madurez sexual de hembras y machos de *P. productus* a lo largo de la costa de Sonora (57 y 55 cm L_T , respectivamente) fue casi la mitad de lo que se ha sido reportado para Long Beach (99 y 90-100 cm L_T , respectivamente) o BSV (92 y 90 cm L_T , respectivamente; Tabla 4). La

fecundidad promedio de *P. productus* fue mayor en BSV en comparación con los valores reportados para los otros sitios estudiados dentro de la distribución de la especie. El ciclo reproductivo de *P. productus* es anual, sin embargo, pareciera comenzar 1-2 meses antes en el GC que a lo largo de la COPBC (Tabla 4).

2.3.6. Parámetros reproductivos de las especies del género *Pseudobatos*

Los parámetros reproductivos de las especies de *Pseudobatos* se muestran en la Tabla 5. Entre las especies amphi-americanas con información publicada (*P. leucorhynchus*, *P. percellens*, *P. prahli*, *P. lentiginosus* y *P. productus*), *P. productus* es la especie con los registros de L_T mayores. Por lo tanto, *P. productus* también alcanza la madurez sexual a una L_T mayor mientras que la fecundidad promedio de esta especie es al menos el doble de las otras especies de *Pseudobatos*.

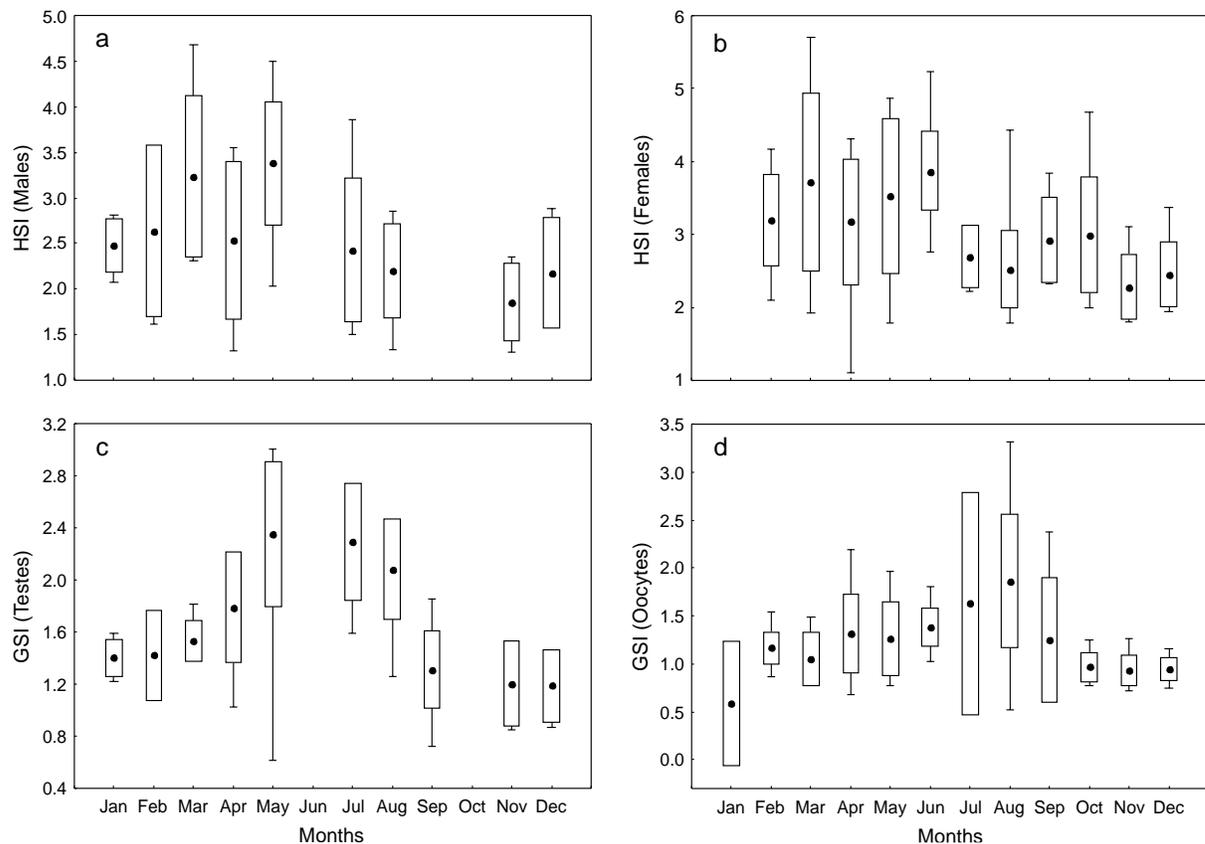


Figura 12. Variación mensual de los índices hepatosomáticos (IHS) y gonadosomáticos (IGS) de machos y hembras de *Pseudobatos productus*. (a) IHS-machos ($n = 65$), (b) IHS-hembras ($n = 165$), (c) IGS-machos ($n = 74$) e (d) IGS-hembras ($n = 177$; ● promedio; □ desviación estándar; ┘ rango).

Tabla 4. Parámetros reproductivos de *Pseudobatos productus* en diferentes regiones a lo largo de su distribución geográfica. Se reporta el promedio \pm d. e. (min-max) para la fecundidad. Para la longitud de madurez sexual de ambos sexos y para la longitud de nacimiento, se reporta entre paréntesis el porcentaje de la longitud máxima observada.

Región geográfica	Golfo de California		Costa oeste de la Península de Baja California			
	Sonora	Norte del golfo de California	Bahía Almejas	Laguna San Ignacio y Bahía Almejas	Bahía Sebastián Vizcaíno	Long Beach, California
L_T max (Hembras) (cm)	101	115	137	142	148	130
L_T max (Machos) (cm)	66		98	114	131	114
Fecundidad	5 \pm 2.24 (1 - 10)	6.54 \pm 4.23 (1 - 30)	9-11 (6 - 16)	8 o 10 (4 - 18)	11 \pm 3 (4 - 19)	9 (6 - 16)
L_T 50% (Hembras) (cm)	57 (56%)		>70 (51%)	99 (70%)	92 (62%)	99 (76%)
L_T 50% (Machos) (cm)	55 (83%)			80 (70%)	90 (69%)	90 - 100 (79 - 88%)
Ovulación	Jun - Oct	Jul	Jul - Ago	Ago	Ago	
Periodo de gestación (m)	11 - 12 m (Abr - Jul)		12	12	12	
Desarrollo embrionario	4 - 5 m	3 m (Abr - Jun)	Abr - Ago	3 - 4 m (May - Ago)	3 - 4 m (May - Ago)	
Diapausa	Puede ocurrir (Jul - Mar)	Jul - Mar	Puede ocurrir (Ago - Abr)	Ago - Abr	Sep - Apr	
Periodo de nacimiento	Jun - Oct	Jul	Jul - Aug	Ago	Ago	
Longitud de nacimiento (cm)	17.5 (17%)	17.5 \pm 0.8 (15%)	20 - 24 (15 - 18%)	20 - 24 (14 - 17%)	20 (14%)	23 (18%)
Embrión más grande (cm)	17.5	19.2	21.5	19.2	21.4	
Periodo de apareamiento	Jun - Jul	Jul	Jul - Aug	Ago	Ago	
Proporción sexual	1:1		1:1		1:1	
Años del estudio	1999 - 2003	2004 - 2007	1990 - 1991	1992 - 2005	2014 - 2017	1988 - 1991
Referencia	Márquez-Farías (2007b)	Romo-Curiel et al. (2017)	Villavicencio-Garayzar (1993)	Downton-Hoffmann (2007)	Este trabajo	Timmons y Bray (1997)

Tabla 5. Parámetros reproductivos de las especies del género *Pseudobatos*. Se reporta el promedio \pm d. e. (min-max) para la fecundidad. Para la longitud de madurez sexual de ambos sexos y para la longitud de nacimiento, se reporta entre paréntesis el porcentaje de la longitud máxima observada.

Especie	<i>P. leucorhynchus</i>	<i>P. leucorhynchus</i>	<i>P. percellens</i>	<i>P. percellens</i>	<i>P. percellens</i>	<i>P. prahli</i>	<i>P. lentiginosus</i>	<i>P. productus</i>
Referencia	Payán et al. (2011)	Romero-Caicedo y Carrera-Fernández (2015)	Grijalba-Bendeck et al. (2008)	Rocha y Gadig (2013)	Tagliafico et al. (2013)	Prieto-Veloz (2015)	Hensley et al. (1998)	Este trabajo
Región de estudio	Pacífico colombiano	Pacífico ecuatoriano	Santa Marta (Caribe colombiano)	Atlántico Sur Occidental (Brasil)	La Pared (Venezuela)	Santa Rosa - Santa Elena (Ecuador)	Golfo de México	Bahía Sebastián Vizcaino (México)
L_T max (Hembras) (cm)	76	106	73.5	102		86		148
L_T max (Machos) (cm)	64.3	89	60.9	101		78		131
Fecundidad	3.5 \pm 1.15 (1 - 6)	2.5 \pm 1.5 (1 - 7)	2 - 4	5 \pm 4 (2 - 13)		2.9 \pm 1 (1 - 6)	6.6	11 \pm 3 (4 - 19)
L_T 50% (Hembras) (cm)	48.5 (64%)	57.8 (54%)	47.4 (64%)	58.3 (57%)	51	61.7 - 66.0 (74%)		92 (62%)
L_T 50% (Machos) (cm)	51.2 (80%)	60.9 (68%)	50.4 (83%)	54.8 (54%)	52	61.4 - 64.2 (80%)		90 (69%)
Ovulación		May - Jun y Nov - Dic		Aug - Nov		Feb		Ago
Periodo de gestación (m)		5 - 6 m						12 m
Desarrollo embrionario		Jul- Nov				Dic - Feb		4 m (May - Ago)
Periodo de nacimiento	Ago		Feb - Mar y Oct - Nov	Mar - Jul		Ene - Feb	Jun - Jul	Ago
Longitud de nacimiento (cm)	19 - 19.5 (25 - 26%)	20 - 26 (19 - 25%)	17 - 17.4 (23 - 24%)	20 (20%)		20 - 22.5 (23 - 26%)		20 (14%)
Presencia de huevos uterinos		Todo el año		Oct - Jun		Casi todo el año		Todo el ao
Diapausa	No sugerida		Aparente (8 meses)	Posible		No sugerida		Sep - Abr
Embrión más grande (cm)	19.5	26		19.7	18.7	22.5		21.4
Periodo de apareamiento						Feb - Mar		Ago
Proporción sexual	1:1	1:1	1:1	1:1		1:1		1:1
Años del estudio	2001 - 2007	2013 - 2015	2005 - 2006	2007 - 2009	2007	2013 - 2014	1982	2014 - 2017
Distribución mundial de la especie	Desde Ecuador hasta México (Sinaloa, Baja California, Baja California Sur)		Desde las islas del Caribe y Panamá hasta Brasil			Desde el noroeste de Costa Rica hasta el norte de Perú	Desde el sureste de Estados Unidos y Golfo de México hasta Nicaragua	Desde la Bahía de San Francisco (California, EE. UU.) Hasta el sur del Golfo de California (México)
Categoría en la Lista Roja de la UICN	Casi amenazada		Casi amenazada			Datos insuficientes	Casi amenazada	Casi amenazada

2.4. Discusión

A pesar de que *P. productus* es numéricamente el batoideo más importante en la pesquería artesanal de elasmobranquios de BSV, su biología reproductiva no ha sido descrita para esta región (Cartamil et al., 2011; Sosa-Nishizaki et al., 2015). Este estudio representa una línea base para la comparación de los parámetros reproductivos de *P. productus* entre regiones comercialmente importantes, mientras que también provee una base para evaluar la variación interespecífica.

Los organismos de *Pseudobatos productus* en BSV presentaron mayores L_T que las reportadas previamente para esta especie en otras áreas. La presencia de un gran número de organismos de *P. productus* entre 75-90 cm L_T y la falta de organismos de longitudes menores de 50 cm en las capturas en BSV podría deberse a la selectividad de las artes de pesca utilizadas en la bahía. Las redes de enmalle de fondo son el arte de pesca principal utilizado en GC y BSV; sin embargo, mientras que en BSV las redes de enmalle tienen una luz de malla de 6.0 pulgadas (García-Rodríguez y Sosa-Nishizaki, 2020), en GC la pesquería artesanal utiliza redes con luz de malla que varían entre 3.5 y 8.0 pulgadas (Márquez-Farías y Blanco-Parra, 2006; Márquez-Farías, 2011). Además, el predominio de hembras durante la primavera puede deberse a hembras sexualmente maduras y reproductoras que ingresan a la bahía para cumplir sus ciclos reproductivos.

Los coeficientes de crecimiento alométrico de *P. productus* obtenidos para hembras ($b = 3.21$) y machos (3.00) en este estudio son cercanos a los reportados para la COPBC (hembras = 3.22 y 3.17, machos = 3.00; Villavicencio-Garayzar, 1993; Downton-Hoffmann, 2007) y más bajos que los reportados para el GC (hembras = 3.43, machos = 3.34; Márquez-Farías, 2007b). Sin embargo, los coeficientes de crecimiento alométrico de las hembras del GC incrementaron notablemente debido a la inclusión de una gran proporción de hembras grávidas en el análisis (Márquez-Farías, 2007b). Debido a que los organismos encontrados en BSV presentaron mayores L_T , también alcanzaron mayor masa en comparación con los individuos de la costa oeste de Baja California Sur (Downton-Hoffman, 2007) o del GC (Márquez-Farías, 2007b).

Se encontraron diferencias en los puntos de inflexión de las estructuras reproductivas en machos y hembras. Las diferencias en las estimaciones de los puntos de inflexión del ancho de los testículos, de los vasos deferentes y de la longitud del clasper, así como las diferencias en las estimaciones de los puntos de inflexión del ancho de las glándulas oviduciales y del útero con respecto a la longitud total, pueden

deberse a la gran dispersión observada en la información de madurez sexual. Además, las diferencias entre las estimaciones de los puntos de inflexión y las longitudes de madurez sexual para ambos sexos, puede estar relacionada a que la definición de madurez de un individuo se basó en la evaluación del desarrollo de todas las estructuras reproductivas en cada caso. Las relaciones consideradas más informativas y también más comparativas son aquellas basadas en la longitud de clasper y del ancho uterino.

La longitud de madurez sexual de *P. productus* también fue un parámetro reproductivo muy variable entre las diferentes zonas geográficas en que se distribuye la especie. Esto también concuerda con la variabilidad en las L_T observada entre regiones (Villavicencio-Garayzar, 1993; Timmons y Bray, 1997; Downton-Hoffmann, 2007; Márquez-Farías, 2007b; Romo-Curiel et al., 2017). Sin embargo, la longitud de madurez sexual de *P. productus* en BSV fue parecida a la reportada para Long Beach, California (Timmons y Bray, 1997). Las hembras grávidas en el GC fueron más pequeñas (de 60 cm L_T , promedio $L_T = 74$ cm; Márquez-Farías, 2007b) que las reportadas en este estudio para BSV, en donde la hembra grávida más pequeña fue de 85 cm L_T y la longitud en la cual el 50% de las hembras estaban grávidas fue 104 cm L_T .

La fecundidad de *P. productus* en BSV corresponde al mayor valor que ha sido reportado para esta especie. Como se ha observado en otras regiones y documentado ampliamente para diferentes especies de elasmobranchios, este estudio también encontró una relación lineal entre el tamaño de la camada y la longitud de la madre (Walker, 2005). A medida que aumenta la longitud de la madre, también aumenta el tamaño de su cavidad abdominal y, en consecuencia, la probabilidad de tener más descendencia (Conrath, 2004; Romo-Curiel et al., 2017). La longitud total del embrión más grande y la longitud de nacimiento en este estudio fueron consistentes con las observadas en otras áreas de la COPBC, como Bahía Almejas y Laguna San Ignacio, y ligeramente superiores a los valores reportados para el GC. Dado que una mayor longitud materna se asocia con una mayor fecundidad, las madres más grandes también tienen una mayor capacidad para producir folículos ováricos más grandes y embriones con mayores reservas de vitelo durante la gestación (Colonello et al., 2007; Romo-Curiel et al., 2017). Estas características dan como resultado embriones con mayor longitud al nacer, lo que puede conferir un menor riesgo de depredación y una mayor probabilidad de supervivencia (Carrier et al., 2004).

El ciclo reproductivo de *P. productus* en BSV es anual. Aparentemente, la ovulación y la fecundación ocurren después del nacimiento de las crías en agosto y son seguidas inmediatamente por un periodo de ocho meses de diapausa embrionaria de septiembre a abril del año siguiente. Los embriones comienzan a desarrollarse en mayo, se vuelven macroscópicamente visibles en junio, el desarrollo continúa hasta agosto cuando nacen las crías y el ciclo reproductivo comienza nuevamente. La sincronía

observada entre el ciclo ovárico y el periodo de gestación permite a las hembras dar a luz a sus crías y a los individuos de la población aparearse en el mismo año (Márquez-Farías, 2007b). Mientras que la cohorte de folículos ováricos más grande es ovulada, la cohorte de folículos ováricos más pequeña continúa su desarrollo hasta el año siguiente. De esta manera, es posible que las hembras adultas estén grávidas y contengan grandes folículos preovulatorios simultáneamente que pueden ser fertilizados tan pronto como nazcan las crías.

Esta descripción del ciclo reproductivo también está respaldada por las tendencias del IHS y del IGS. Es bien sabido que el hígado tiene reservas de energía en forma de glucógeno que se transfieren a las gónadas para su uso en procesos reproductivos (Walker, 2005). Las similitudes entre la variación en el IHS y el diámetro del folículo ovárico más grande indican que la masa hepática aumenta durante la vitelogénesis. El valor más alto de IHS se produjo cuando los organismos estaban cerca de la ovulación, lo que coincide con los registros reportados de aumento de la masa hepática antes de la fertilización (Walker, 2005).

Se observaron organismos maduros e inmaduros de ambos sexos durante todo el año en BSV. Sin embargo, las hembras grávidas predominaron durante finales de primavera y principios de verano. Durante este periodo, su acercamiento a las lagunas menos profundas coincidió con la interrupción de la diapausa y la continuación del desarrollo embrionario. Este movimiento migratorio también se ha descrito en otras regiones. En Bahía Almejas y Laguna San Ignacio en la COPBC, se ha reportado que las hembras reproductoras llegan a las áreas costeras a finales de abril y principios de mayo y se van a finales de julio o principios de agosto después de dar a luz a sus crías (Villavicencio-Garayzar, 1993; Downton-Hoffmann, 2007). Una vez que se produce el nacimiento de las crías, las hembras grávidas se alejan de la costa o se retiran a aguas más profundas y entran en un periodo de diapausa embrionaria que tiene lugar desde otoño a primavera (Abascal-Monroy et al., 2012).

La diapausa embrionaria se ha descrito para muchas especies de elasmobranquios. La familia Rhinobatidae parece tener predisposición a evolucionar en este rasgo (Waltrick et al., 2012). Además de *P. productus*, esta característica reproductiva también se ha sugerido como posible o aparente para *P. porcellens* (Grijalba-Bendeck et al., 2008; Rocha y Gading, 2013). En la literatura se han discutido varias causas posibles de la evolución de este rasgo (Waltrick et al., 2012). La diapausa embrionaria podría ser una estrategia reproductiva para aumentar la supervivencia de los recién nacidos por diferentes razones, como: a) permitir que los organismos nazcan cuando la temperatura del mar es más alta para que se puedan lograr constantes de crecimiento más altas, reduciendo el riesgo de depredación (Branstetter,

1990) y, b) para reducir la competencia por la comida o el espacio, así como un menor riesgo de depredación, cuando la temperatura del mar está disminuyendo y el principal alimento de los neonatos es abundante (White et al., 2002; Marshall et al., 2007). La evolución de este rasgo también se ha explicado de otras formas: a) como consecuencia de una compensación entre el tamaño de nacimiento y el tamaño de la camada después de una reducción forzada en el tiempo de desarrollo (probablemente por el espacio restringido dentro de la madre) (Simpfendorfer, 1992), b) para permitir que las hembras recuperen sus requerimientos energéticos después de los eventos de nacimiento, ovulación y apareamiento (Sandell, 1990) y, c) extender la gestación permitiendo que el parto y el apareamiento estén sincronizados (lo que es deseable cuando la agregación de machos y hembras solo ocurre durante periodos cortos de tiempo) (Kyne y Bennett, 2002).

Pseudobatos productus muestra periodos reproductivos bien definidos y un ciclo anual tanto en el GC como a lo largo de la COPBC. En Bahía Almejas y Laguna San Ignacio, el ciclo reproductivo es consistente con lo observado en BSV (Villavicencio-Garayzar, 1993; Downton-Hoffmann, 2007). Sin embargo, el ciclo reproductivo completo parece comenzar 1-2 meses antes en el GC con respecto a la COPBC. En la sección norte del GC la diapausa comienza en julio y cesa en marzo del año siguiente dado que los embriones son macroscópicamente visibles a principios de abril (Romo-Curiel et al., 2017). Debido a que la ocurrencia de la diapausa embrionaria se ha atribuido a cambios en la temperatura del agua, las diferencias oceanográficas regionales pueden explicar por qué la diapausa y el ciclo reproductivo completo comienzan 1-2 meses antes en el GC en comparación con la COPBC. El GC recibe aportes de aguas superficiales tropicales cálidas antes que la COPBC que está influenciada principalmente por las aguas frías que son características de la Corriente de California (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Durazo et al., 2010).

Las comparaciones de los rasgos del ciclo de vida entre las especies del género *Pseudobatos* sugieren que *P. productus* y *P. percellens* tienen estrategias opuestas. *Pseudobatos productus* alcanza mayor L_T y mayor fecundidad pero con una longitud de nacimiento menor (14% de la longitud máxima observada), mientras que *P. percellens* presenta menor L_T y menor fecundidad pero tiene una longitud de nacimiento mayor (20-24% de la longitud máxima observada) (Tabla 5). A pesar de estas diferencias, ambas especies presentan la diapausa embrionaria como táctica reproductiva, aparentemente de igual duración. *P. leucorhynchus*, *P. prahli* y *P. lentiginosus* parecen tener rasgos de historia de vida intermedios. Al comparar las distribuciones geográficas de las cinco especies, *P. productus* muestra la distribución más restringida mientras que *P. leucorhynchus* y *P. prahli* tienen las distribuciones más amplias.

Estas especies de *Pseudobatos* están clasificadas como Casi Amenazadas por la UICN, excepto *P. prahli*, que está catalogada como con Datos Insuficientes (Bizzarro, 2016; Casper y Burgess, 2016; Casper et al., 2016; Farrugia et al., 2016; Kyne, 2016). Los argumentos comunes considerados en su clasificación incluyen: a) conocimiento muy limitado o nulo sobre el ciclo de vida, b) especies de batoides objetivo más comunes en las pesquerías artesanales, c) datos limitados sobre desembarques y capturas incidentales en toda su área de distribución y, d) la disminución de la población que se infiere como resultado de altos niveles continuos de explotación.

Los individuos de *Pseudobatos productus* tienen más probabilidades de ser capturados por la pesca artesanal cuando se acercan a aguas costeras poco profundas. La veda que existe de mayo a julio de cada año para las aguas del pacífico mexicano se estableció para brindar protección durante las etapas reproductivas importantes de muchas especies de elasmobranquios que se explotan comercialmente en la zona (DOF, 2012). Es fundamental evaluar en qué medida esta veda está protegiendo a *P. productus* en BSV, dado que una porción de las hembras reproductoras de esta especie aún se encuentra en las áreas de la laguna completando su ciclo reproductivo una vez que se levanta la veda. Pueden permanecer en las áreas de la laguna solo unos días o incluso hasta las dos primeras semanas de agosto, lo que aumenta su vulnerabilidad de ser pescadas. Para evaluar la respuesta de las poblaciones de elasmobranquios, su resiliencia y vulnerabilidad a las presiones pesqueras dentro de un área, es de fundamental importancia generar información biológica suficientemente detallada para cada sitio en el que se encuentra una especie, especialmente si la especie también muestra un alto grado de diferenciación genética y estructura a lo largo de su distribución geográfica.

Capítulo 3: Edad y crecimiento de la guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, en Bahía Sebastián Vizcaíno

3.1. Introducción

La guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, es una de las cinco especies de guitarra presentes en el Pacífico mexicano. Tiene una distribución muy limitada que va desde San Francisco (Estados Unidos) hasta Sinaloa (México) incluyendo el golfo de California, GC (Fischer et al., 1995). *P. productus* es una especie de hábitos bénticos que se encuentra comúnmente en aguas someras de bahías y estuarios con fondos lodosos o arenosos. Generalmente se encuentra en profundidades de máximo 12 metros, aunque hay reportes de su presencia hasta 91.5 m (Ebert, 2003). *P. productus* es la especie de raya comercialmente más importante en la pesquería artesanal de elasmobranquios del GC (Márquez-Farías, 2011; Saldaña-Ruiz et al. 2016) y de la costa oeste de la Península de Baja California, COPBC (Cartamil et al., 2011; Sosa-Nishizaki et al., 2015). Esta especie también es parte importante de la captura incidental de la pesca industrial de camarón que opera en el GC (Bizarro et al., 2009c, Márquez-Farías, 2011) y en Bahía Sebastián Vizcaíno, aunque no se conoce en qué proporción.

Pseudobatos productus ha sido catalogada en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Farrugia et al., 2016) como “Casi amenazada” principalmente porque se sospecha que sus poblaciones han disminuido cerca de un 30% en las últimas generaciones. En México no existen medidas de manejo particulares para esta especie. Sin embargo, como medida de regulación en el Pacífico mexicano, la guitarra blanca está sujeta al periodo de veda establecido en el 2012 que comprende del primero de mayo al 31 de julio de cada año (DOF, 2012). Esta veda fue establecida pensando en proteger la época reproductiva de varias especies tales como la guitarra blanca y que a su vez coincidía con el periodo de mayor aprovechamiento pesquero en la región (Márquez-Farías, 2011). Además, en la Norma Oficial Mexicana 029 (NOM-029-PESC-2006; Pesca responsable de tiburones y rayas, Especificaciones para su aprovechamiento; Diario Oficial de la Federación, 14/02/2007), que entró en vigor en mayo de 2007, se establecieron las bases iniciales para regular el aprovechamiento del recurso especificando el equipo y el esfuerzo pesquero permitido mientras se generaba mayor información biológica pesquera que permitiera evaluar el impacto de la pesca sobre las poblaciones de batoideos.

Los parámetros del crecimiento de una especie son parte de las características de su historia de vida que, junto con sus aspectos reproductivos, constituyen la información biológica necesaria para poder

evaluar el impacto del aprovechamiento pesquero sobre la población de esa especie (Cortés, 2016). Esto se puede lograr mediante análisis poblacionales tales como estudios demográficos y evaluaciones de stocks pesqueros (Simpfendorfer, 2005; Walker, 2007). Se sabe que *P. productus* presenta diferencias en sus características de su historia de vida entre diferentes regiones geográficas (Medina-Trujillo et al., 2020). Por lo tanto, es necesario que las evaluaciones poblacionales consideren la variabilidad espacial para que las regulaciones y las estrategias de manejo desarrolladas se lleven a cabo de manera más efectiva. De esta manera, es prioritario el generar la información biológico-pesquera necesaria básica en cada localidad.

Los estudios sobre la edad y el crecimiento de las especies aportan información esencial para comprender la historia de vida de los organismos y su dinámica poblacional. Información como la longevidad, la edad de madurez sexual y la tasa de mortalidad son características básicas descriptivas de las poblaciones que permiten realizar evaluaciones robustas (Campana, 2001; Goldman, 2005).

Hasta la fecha se sabe muy poco sobre la edad y el crecimiento de la guitarra blanca. En la costa oeste de Baja California Sur, más específicamente en Laguna San Ignacio y Bahía Almejas, se describieron los parámetros del crecimiento de esta especie con base en la lectura de las marcas formadas en las vértebras a través de conteos hechos en imágenes de cortes vertebrales longitudinales (Downton-Hoffmann, 2001, 2007). De manera similar, en el sur de California también se realizó un análisis de la edad y el crecimiento de la guitarra blanca pero en este caso utilizando las vértebras completas (Timmons y Bray, 1997). En la costa oeste de Baja California Sur el crecimiento de la guitarra blanca se describió mediante la curva de crecimiento de von Bertalanffy y en el sur de California se describió de manera lineal. En el golfo de California, también se realizó una descripción del crecimiento de la especie con muestras provenientes de desembarques de la pesca artesanal de rayas en diferentes localidades de Sonora durante 1998 a 2005 y de captura incidental de cruceros de investigación en camaroneros arrastreros llevados a cabo por el Instituto Nacional de la Pesca (Márquez-Farías, 2007a). En el golfo, así como en Laguna San Ignacio y Bahía Almejas, el crecimiento de la especie fue mejor descrito mediante el modelo de crecimiento de von Bertalanffy. Sin embargo, los parámetros resultantes fueron diferentes.

Es importante esclarecer de qué manera se describe mejor el crecimiento de la especie y en el caso particular de esta tesis, en Bahía Sebastián Vizcaíno, puesto que de ello dependen las evaluaciones poblacionales posteriores tales como los análisis demográficos. Es por esto, que el objetivo particular de este capítulo es describir la edad y determinar los parámetros del crecimiento de la guitarra blanca en Bahía Sebastián Vizcaíno.

3.2. Métodos

3.2.1. Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensuales en el campo pesquero Las Casitas de la Laguna Ojo de Liebre (Bahía Sebastián Vizcaíno, México), como se explicó en el capítulo 2. Para cada individuo muestreado se registró la longitud total (LT, en cm), el peso total (MT, en g) y el sexo de cada ejemplar de *P. productus*. Cuando fue posible, se registraron también las siguientes medidas morfológicas: el ancho del disco (AD, distancia a través de la porción más ancha del disco), la longitud del cuerpo (LC, distancia desde la punta del morro hasta el extremo distal de la aleta pélvica), la longitud del disco (LD, distancia desde la punta del morro hasta el extremo distal de la aleta pectoral), la longitud alterna (LA, distancia entre el origen de la primera y de la segunda aleta dorsal) y la longitud del clasper (CL, distancia desde la punta del órgano hasta la terminación anterior de la cloaca). Todas las medidas se hicieron en línea recta, es decir, sin seguir el contorno del cuerpo. Para la determinación de la edad y el crecimiento de *P. productus*, a cada organismo de un subgrupo de los individuos medidos, se le extrajo un segmento de aproximadamente 10 vértebras de la región cervical de la columna vertebral (Fig. 13). Cada segmento fue limpiado del exceso de tejido adherido y congelado para su posterior procesamiento en el laboratorio.

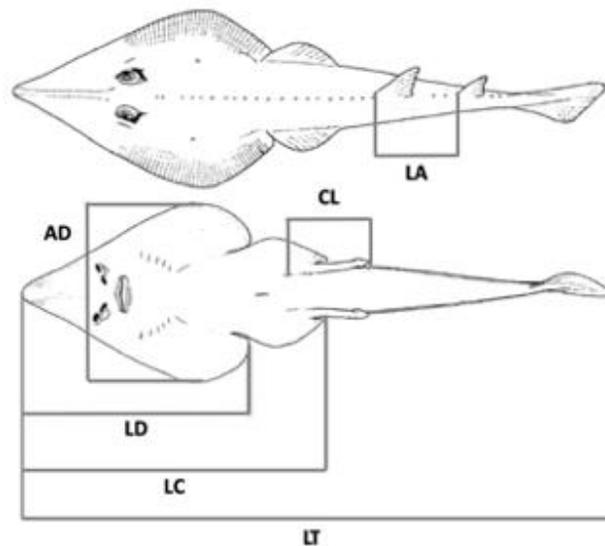


Figura 13. Medidas registradas en los organismos de *Pseudobatos productus* y región cervical de donde se extrajeron las vértebras.

3.2.2. Trabajo de laboratorio

Una vez en el laboratorio, cada vértebra fue limpiada sumergiéndola en peróxido de hidrógeno (H_2O_2) al 3% durante 5 minutos. Una vez limpias y secas, se midió el diámetro de cada vértebra y se procedió a cortarlas a lo largo de su plano sagital o longitudinal con una cortadora micrométrica de baja velocidad ISOMET (Buehler) con cuchilla de filo de diamante y 0.25 mm de grosor (Fig. 14). Se obtuvieron secciones de 0.3 mm de grosor, que contenían el centro o foco de la estructura, en las cuales se realizó el conteo de las marcas de crecimiento. Todos los cortes fueron fijados en portaobjetos de vidrio con resina Cytoseal para facilitar su manipulación y su posterior observación en el microscopio.

Con la finalidad de evaluar la utilidad y el tipo de tinción a utilizar para facilitar las lecturas de las marcas, se seleccionó una submuestra de 10 organismos y de cada uno se cortaron de manera sagital tres vértebras. Dos cortes fueron teñidos con rojo de alizarina y cristal violeta y se compararon con el tercer corte sin teñir como blanco. También se evaluó el uso de luz reflejada y luz transmitida, así como de un fondo oscuro y claro para mejorar la observación de las marcas. El tratamiento de tinción adecuado para observar las marcas de crecimiento se seleccionó de manera cualitativa.

Se generaron imágenes amplificadas de las secciones vertebrales mediante la utilización de un microscopio conectado a una cámara fotográfica digital. Posteriormente, los marcas de crecimiento fueron cuantificadas.

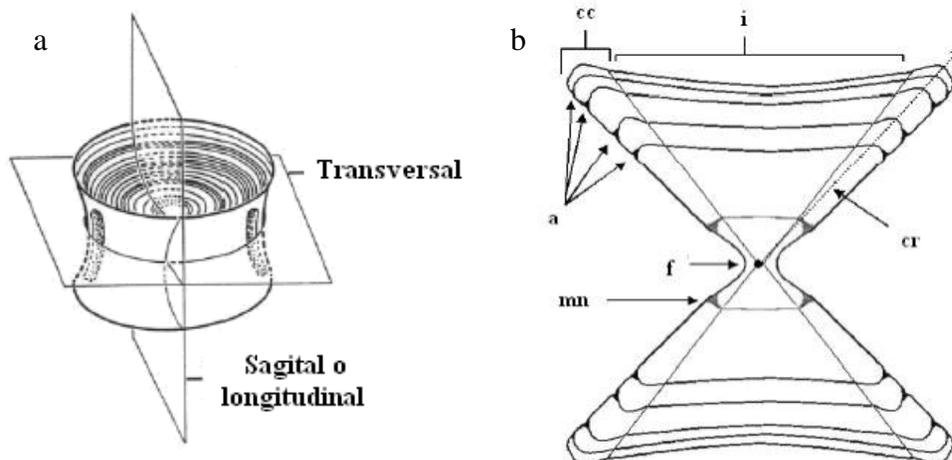


Figura 14. Tipos de corte de las secciones vertebrales según el plano espacial (modificado de FAO, 2005) (a). Representación esquemática de la sección de una vértebra donde cc=corpus calcareum, i=intermedalia, f=foco, mn=marca de nacimiento, a=anillos, cr=línea desde el centro o foco hasta cada uno de los anillos (modificado de Loefer y Sedberry, 2003) (b).

3.2.3. Análisis de datos

3.2.3.1. Relaciones biométricas y morfométricas de los individuos

Se generaron ecuaciones de conversión entre las diferentes medidas morfológicas (LT, LC, LD y AD) y se realizó un ANCOVA con el propósito de evaluar estadísticamente la diferencia en las pendientes de cada relación biométrica entre hembras y machos. Además, se evaluó la relación entre el peso total y la longitud total de los organismos mediante una relación potencial del tipo $MT = a LT^b$, en donde a y b son constantes de ajuste (Latour, 2005). Se determinó si la relación entre el peso y la longitud es de tipo alométrico ($b \neq 3$) o isométrico ($b = 3$) mediante una prueba t de Student (Zar, 1996). Los valores promedios de la longitud total de los organismos medidos también fueron comparados entre sexos mediante un análisis de varianza (ANOVA).

3.2.3.2. Relación entre la longitud de los individuos y el diámetro de sus vértebras

Para determinar si las vértebras reflejan correspondientemente el crecimiento de los organismos se evaluó la relación entre la longitud de los organismos con respecto al diámetro de las vértebras mediante un análisis de regresión lineal. Posteriormente, mediante una prueba de pendientes y elevaciones, se determinó si el sexo afecta dicha relación.

3.2.3.3. Estimación de la edad

- Lecturas en las vértebras

Una vez que los cortes vertebrales fueron fijados en portaobjetos, fueron posteriormente observados en un microscopio estereoscópico y fotografiados con una cámara digital Nikon 5300. Se utilizaron las imágenes digitales generadas de cada corte vertebral para realizar las lecturas de las marcas de crecimiento. Las lecturas se realizaron siguiendo la nomenclatura de Cailliet et al. (2006), en donde se entiende un anillo de crecimiento como aquel conformado por una banda opaca y otra hialina que pueden ser evidentes tanto en la intermedalia como en el corpus calcareum (Fig. 14). Las lecturas fueron realizadas

por dos lectores independientes habiendo establecido previamente los criterios para el conteo de las marcas en lecturas de prueba iniciales en donde se analizaron cortes provenientes de ejemplares de distinto tamaño.

La definición de la marca de nacimiento se basó principalmente en dos criterios: 1) considerándola como la primera banda hialina ubicada de manera distal al foco que se encuentra asociada a un cambio en el ángulo de crecimiento de la vértebra (Goldman, 2005) y 2) realizando una comparación visual entre las vértebras de los embriones más grandes (20-21.4 cm) y las vértebras de individuos adultos. La comparación de los tamaños de las vértebras, la ausencia de marcas intrauterinas en la vértebra de los embriones y la descripción de la marca de nacimiento en la bibliografía, establecieron las bases para la definición de la marca de nacimiento.

En las lecturas de prueba iniciales se establecieron los siguientes criterios: 1) se consideró la ausencia de bandas intrauterinas y 2) el conteo de las marcas de crecimiento se realizó registrando las bandas hialinas en la región del corpus calcareum, debido a que las marcas de crecimiento no siempre fueron evidentes en la intermedialia.

- Precisión y sesgo entre lectores

El sesgo entre lectores se evaluó mediante gráficas de sesgo de edad (Campana, 2002). Para evaluar la precisión de las lecturas entre lectores, se calculó el porcentaje de acuerdo (PA) de la siguiente forma: $PA = A/\lambda * 100$, donde A es el número de acuerdos y λ es el número de lecturas (Goldman, 2005). De igual manera se estimó el error promedio porcentual (PEP) y el coeficiente de variación (CV) entre lectores, tomando en cuenta las diferencias entre cada lectura con respecto al promedio de las lecturas para cada organismo (Beamish y Fournier, 1981; Chang, 1982; Campana, 2001). Valores bajos de estos índices indican una precisión alta entre lectores. Las fórmulas de estos índices se expresan de la siguiente manera:

$$PEP = \frac{100}{n} \left(\frac{1}{L} \sum_{i=1}^L \left| \frac{X_{ij} - \bar{X}_j}{\bar{X}_j} \right| \right), \quad CV = \left(\frac{100}{n} \right) \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^L \frac{(X_{ij} - \bar{X}_j)^2}{L-1}}{\bar{X}_j}} \quad (10)$$

donde L es el número lecturas realizadas para cada organismo (por cada lector), X_{ij} es la i -ésima lectura del j -ésimo organismo, \bar{X}_j es la lectura promedio del j -ésimo organismo y n es el número de lecturas para toda la muestra.

- Periodicidad de formación de los anillos de crecimiento

Para la validación indirecta de la formación de los anillos de crecimiento y considerando que el ciclo reproductivo de esta especie es de un año, se realizó una valoración del tipo de borde (opaco o hialino) observado en las imágenes de los cortes vertebrales. Posteriormente se evaluó el porcentaje de cada tipo de borde con respecto a los meses de un año tipo.

- Estructura por edades

Para la asignación de los grupos de edad no se consideró la marca de nacimiento. Es decir, los organismos únicamente con la marca de nacimiento fueron asignados al grupo de edad 0, esto es, organismos con menos de 1 año de vida. Los organismos con una marca de crecimiento se incluyeron en el grupo de edad 1, el cual comprende individuos con un anillo de crecimiento y una banda hialina iniciando su formación, es decir, organismos con más de un año de vida y menos de 2 y así sucesivamente (Mora, 2017). El resto de los grupos de edad se conformaron utilizando los mismos criterios. Al asignar a todos los organismos sus respectivos grupos de edad se estableció la estructura por edades, tanto para machos como para hembras. Para evaluar diferencias en las estructuras por edades debidas al sexo, se realizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov.

3.2.3.4. Modelos de crecimiento y estimación de parámetros

Los datos de edad-longitud de la guitarra blanca fueron utilizados para estimar los parámetros del crecimiento mediante el ajuste de ocho diferentes modelos:

- El modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938) de tres parámetros (L_∞ , k y t_0) (MCVB3). La función viene expresada como:

$$L_T = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (11)$$

donde L_T es la longitud total estimada en el tiempo t , L_∞ la longitud máxima teórica a la que puede llegar el pez o la longitud promedio asintótica, k la constante de crecimiento anual, t el tiempo en años y t_0 una constante de ajuste del modelo.

- El modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938) de dos parámetros (L_∞ y k) que incorpora la longitud de nacimiento (L_0) (MCVB2). La ecuación es la siguiente:

$$L_T = L_\infty - (L_\infty - L_0)e^{-kt} \quad (12)$$

- El modelo de crecimiento logístico de tres parámetros (L_∞ , k y t_0) (Ricker, 1979) (MCL3). Se expresa de la siguiente manera:

$$L_T = L_\infty (1 + e^{-k(t-t_0)})^{-1} \quad (13)$$

- El modelo de crecimiento logístico de dos parámetros (L_∞ y k) (Ricker, 1979) que incluye la talla de nacimiento (L_0) (MCL2). La función viene expresada como:

$$L_T = L_\infty \left(1 + ((L_\infty - L_0)/L_\infty)(e^{-kt})\right)^{-1} \quad (14)$$

- El modelo de crecimiento de Gompertz de tres parámetros (L_∞ , k y t_0) (Ricker, 1979) (MCG3). La ecuación es la siguiente:

$$L_T = L_\infty \left(e^{-e^{-k(t-t_0)}}\right) \quad (15)$$

- El modelo de crecimiento de Gompertz de dos parámetros (L_∞ y k) (Ricker, 1979) que considera la longitud de nacimiento (L_0) (MCG2). Se expresa de la siguiente manera:

$$L_T = L_0 \left(e^{(\ln(L_\infty/L_0)(1-e^{-kt}))} \right) \quad (16)$$

- El modelo de crecimiento bifásico de cinco parámetros (L_∞ , k , t_0 , h y t_h) (Soriano et al., 1992) (MCBF5). La función viene expresada como:

$$L_T = L_\infty \left(1 - e^{\left(-k(t-t_0) \left(1 - \frac{h}{(t-t_h)^2 + 1} \right) \right)} \right) \quad (17)$$

donde t_h es la edad a la cual ocurre la transición o el punto de inflexión entre las dos fases del crecimiento y h es la diferencia máxima en longitud entre el modelo de von Bertalanffy y el modelo bifásico a la edad t_h .

- El modelo de crecimiento bifásico de cuatro parámetros (L_∞ , k , h y t_h) (Soriano et al., 1992) que considera la longitud de nacimiento (L_0) (MCBF4). La ecuación es la siguiente:

$$L_T = L_\infty - (L_\infty - L_0) \left(e^{\left(-k t \left(1 - \frac{h}{(t-t_h)^2 + 1} \right) \right)} \right) \quad (18)$$

En todos los modelos de crecimiento que consideran la longitud de nacimiento, esta fue fijada como un valor constante de 20 cm (Medina-Trujillo et al., 2020). Es decir, no fue uno de los parámetros estimados en ninguno de los casos.

La estimación de los parámetros de cada modelo se llevó a cabo mediante el método de máxima verosimilitud (V) (Burnham y Anderson, 2002). El cálculo se realizó por medio de iteraciones, empleando el algoritmo de Newton y minimizando la función objetivo (-V). Dicha función se describe a continuación:

$$-V = -\left(-\left(\frac{n}{2} \right) (\ln(2\pi) + 2 \ln\left(\frac{\sqrt{SRC}}{n} \right) + 1) \right) \quad (19)$$

donde n es el número de casos y SRC la sumatoria de los residuos al cuadrado de las longitudes observadas y las esperadas.

La selección del modelo que mejor describe el crecimiento se basó en la información biológica conocida de la especie y en los resultados estadísticos obtenidos. En este sentido, se consideraron la longitud de nacimiento y las longitudes máximas observadas en campo para evaluar cuán precisas resultaron las estimaciones por parte de los modelos de crecimiento. Además, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés), el cual considera un criterio de bondad de ajuste y penaliza el número de parámetros, siguiendo el principio de parsimonia, de manera que el mejor modelo es aquel que presenta un menor valor de AIC (Burnham y Anderson, 2002). La ecuación para calcular AIC es la siguiente:

$$AIC = -\ln V * 2 + 2\theta \quad (20)$$

donde $-\ln V$ es el logaritmo natural negativo de la verosimilitud obtenido para el modelo candidato y θ es el número de parámetros estimados en cada modelo.

Luego, para estimar el soporte estadístico con el que cuentan los modelos candidatos se calcularon las diferencias de Akaike definidas mediante la siguiente ecuación:

$$\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_{c,min} \quad (21)$$

donde $AIC_{c,min}$ es el modelo con el valor de AIC más bajo (modelo de mejor ajuste) y $AIC_{c,i}$ es el valor de cada uno de los demás modelos de crecimiento candidatos. Los valores de Δ_i se interpretaron como sigue: $\Delta_i < 2$ significa que el modelo cuenta con un alto soporte estadístico, $4 < \Delta_i < 7$ se considera que el modelo tiene bajo soporte estadístico y $\Delta_i > 10$ significa que el modelo no tiene soporte estadístico (Burnham y Anderson, 2002).

Por último, se evaluaron las ponderaciones de Akaike (W_i) para conocer la evidencia a favor de cada modelo candidato. Las ponderaciones se calcularon de la siguiente manera:

$$w_i = e^{-0.5*\Delta_i} / \sum_{k=1}^8 e^{-0.5*\Delta_k} \quad (22)$$

También se calcularon las longevidades teóricas respectivas para esta especie como el tiempo (en años) que toma alcanzar el 99% de la L_∞ estimada ($7\ln(2)/k$; Fabens, 1965).

Las curvas de crecimiento seleccionadas fueron comparadas estadísticamente entre sexos mediante una prueba F al considerar los valores de la suma de los errores al cuadrado de cada ajuste, así como también el número de parámetros de cada modelo.

Adicionalmente se realizó un Análisis Electrónico de la Frecuencia de Tallas (ELEFAN) (Pauly, 1987; Pauly y David, 1981) como una manera alternativa de estimar los parámetros de crecimiento utilizando toda la información de estructuras de tallas con la que se cuenta. Este método se basa en la identificación de los grupos modales de las distribuciones y su evolución estacional, para proyectar la curva de crecimiento que se ajuste mejor a la serie de datos y de esta forma estimar los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy.

Con base en el modelo de crecimiento seleccionado y conociendo las longitudes de madurez sexual ($LT_{50\%}$) estimadas en el capítulo de reproducción (Hembras: 92 cm LT y machos: 90 cm LT; Medina-Trujillo et al., 2020), se estimó la edad a la cual se espera que el 50% de las hembras y de los machos sean sexualmente maduros.

Todas las pruebas estadísticas llevadas a cabo se basaron en un nivel de significancia del 95%. En caso de no cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, los análisis estadísticos realizados fueron los equivalentes no paramétricos de los propuestos.

3.3. Resultados

3.3.1. Relaciones biométricas y morfométricas de los individuos

Se midieron un total de 1,118 organismos (557 hembras, 561 machos) de los cuales las hembras fueron más grandes (37.0-147.5 cm, promedio \pm d.e. = 87.6 ± 22.4 cm) que los machos (41.2-131.0 cm, 82.3 ± 17.1 cm; $W = 173934$, $P < 0.01$). Todas las relaciones morfométricas resultaron estadísticamente significativas y diferentes entre sexos. Los parámetros de todas las regresiones se resumen en la Tabla 6. En el caso de la relación LT vs MT se encontraron diferencias significativas entre sexos para los organismos mayores a 80 cm de LT ($F_{3,692} = 3350$, $P < 0.001$; excluyendo hembras grávidas). La ecuación ajustada para hembras fue $MT = 0.001 LT^{3.23}$ ($n = 369$, $r^2 = 0.92$, $P < 0.01$) mientras que para machos fue $MT =$

$0.003 LT^{3.05}$ ($n = 327$, $r^2 = 0.96$, $P < 0.01$). El crecimiento de *P. productus* es de tipo isométrico ($t = 0.003$, $P > 0.05$ en hembras y $t = 0.128$, $P > 0.05$ en machos).

Tabla 6. Relaciones morfométricas de organismos de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno. La significancia estadística está sugerida así: $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**) y $P < 0.001$ (***)

Relación	Sexo	n	Parámetros de la regresión			F
			a	b	r ²	
LT vs LC	Hembras	81	1.855	3.734	0.989	17.705***
	Machos	58	2.021	-1.923	0.984	
LT vs LD	Hembras	83	2.634	-1.047	0.991	13.863***
	Machos	55	2.842	-5.254	0.981	
LT vs AD	Hembras	144	3.034	0.625	0.977	57.844***
	Machos	162	3.549	-7.755	0.962	
LT vs LA	Hembras	547	5.684	3.039	0.980	88.434***
	Machos	553	5.144	8.403	0.957	
Peso vs LT	Hembras	369	0.001	3.234	0.921	8.1331**
	Machos	327	0.003	3.050	0.960	

3.3.2. Experimento de tinción

La aplicación de ambos tipos de tinciones (rojo de alizarina y cristal violeta) ayudaron a la distinción y observación de los anillos de crecimiento. Sin embargo, las vértebras sin ningún tipo de tratamiento también permitieron una adecuada observación de las marcas (Fig. 15). De manera cualitativa se determinó que la utilización de un fondo oscuro, vértebras teñidas con cristal violeta, luz transmitida y cortes de 0.3 mm de grosor, fue el mejor escenario para evidenciar más efectivamente las marcas de crecimiento y realizar los conteos correspondientes. En el caso de las vértebras sin tinción, utilizar un fondo claro ayudó más que un fondo oscuro.

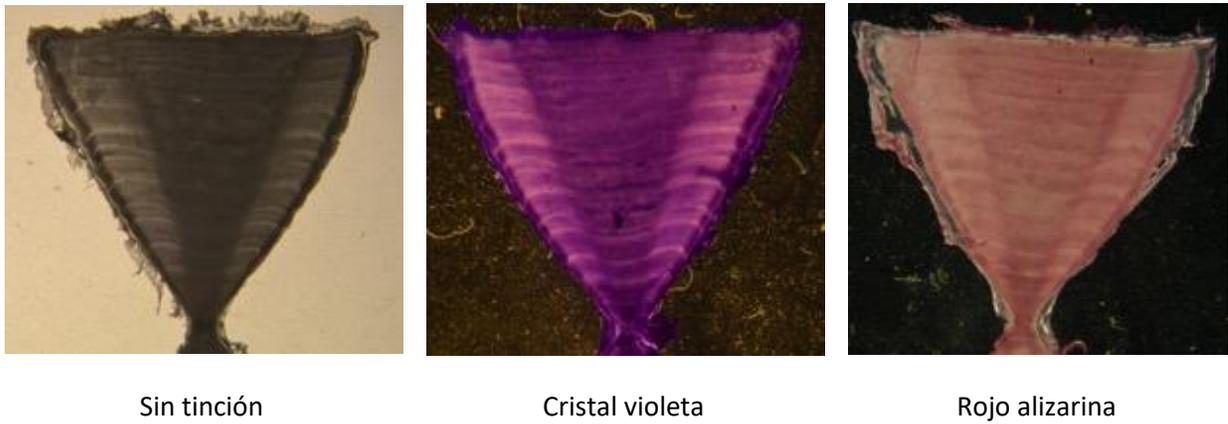


Figura 15. Cortes vertebrales de *Pseudobatos productus* pertenecientes al mismo individuo. Se ilustran los tres diferentes tratamientos utilizados.

3.3.3. Relación entre la longitud de los individuos y el diámetro de sus vértebras

La relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total fue lineal y significativa con un coeficiente de determinación de $r^2 = 0.88$ para machos ($y = 10.402x + 17.561$, $n = 358$) y $r^2 = 0.95$ para hembras ($y = 9.9195x + 19.577$, $n = 490$). Una prueba de pendientes y elevaciones mostró diferencias significativas entre sexos ($F = 4.481$, $P < 0.05$, Fig. 16). La relación proporcional y significativa entre ambas variables demuestra la utilidad de las vértebras para estimar la edad de los individuos.

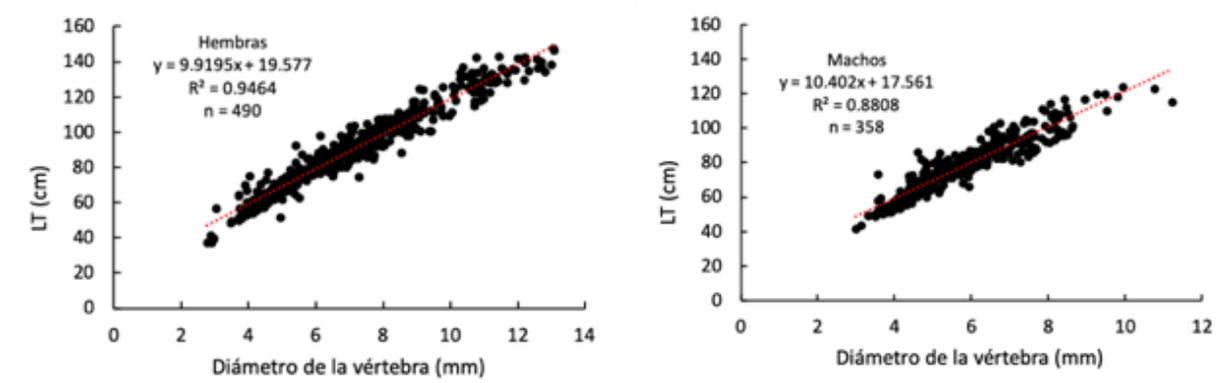


Figura 16. Relación entre la longitud total de los organismos y el diámetro de sus vértebras para ambos sexos de *Pseudobatos productus*.

3.3.4. Precisión y sesgo entre lectores

De los 1,118 organismos medidos, 848 fueron muestreados para la estimación de la edad. De esos 848 individuos se descartaron 59 por considerarse ilegibles o por haber una diferencia mayor a 2 años entre las lecturas.

Los conteos de los anillos de crecimiento mostraron una alta precisión entre lectores. Se obtuvo un PA del 70%. Además se obtuvo un error promedio de 6.0% y un coeficiente de variación de 7.9%. Ambos valores son cercanos a lo sugerido por Campana (2001) para que un estudio de edad y crecimiento sea adecuado (PEP < 5.5% y CV < 7.6%). Los gráficos de detección de sesgo muestran conteos similares entre lectores (Fig. 17). La relación de los conteos del Lector 1 vs los conteos del Lector 2 fue lineal ($y = 0.9774x + 0.1468$, $r^2 = 0.9275$, $n = 770$). De igual manera, se encontró una relación lineal entre los promedios de los conteos del Lector 2 con respecto a los conteos del Lector 1 ($y = 0.9983x + 0.0229$, $r^2 = 0.9937$, $n = 770$). Visualmente, las mayores diferencias entre las lecturas se encontraron en los organismos mayores de 15 años. Con la información de los índices de precisión y de las gráficas de sesgo, se concluye que las lecturas fueron fiables para estimar la edad.

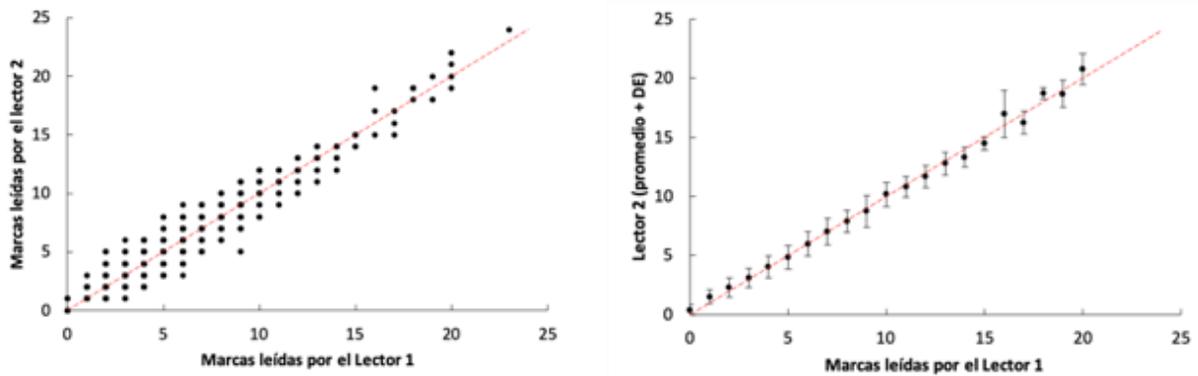


Figura 17. Gráficos de detección de sesgo entre lectores. Izquierda: conteos del Lector 1 vs conteos del Lector 2 ($n = 770$). Derecha: gráfico de detección de sesgo por edad. Los puntos representan promedios cada uno con su desviación estándar asociada. La línea roja discontinua (45°) en ambos gráficos representa un caso hipotético de coincidencia total entre lectores.

3.3.5. Periodicidad de formación de los anillos de crecimiento

En el análisis del tipo de borde se observó un incremento en el porcentaje de los bordes hialinos desde abril hasta los meses de verano y luego un decremento desde septiembre hasta diciembre. De esta manera, los porcentajes más altos de bordes opacos se tuvieron en los meses de noviembre y diciembre y los más bajos desde junio a septiembre. El porcentaje más alto de bordes hialinos fue observado en el mes de septiembre. Se supone que la formación de las marcas de crecimiento ocurre anualmente (Fig. 18).

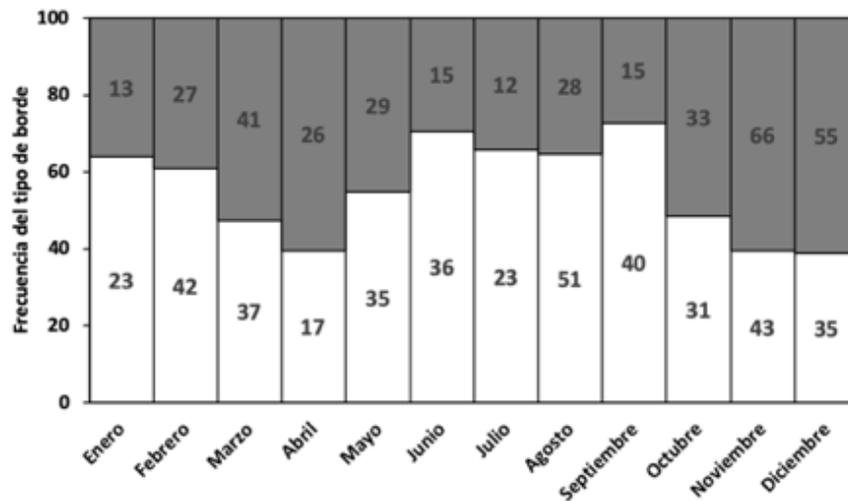


Figura 18. Porcentajes mensuales de bordes hialinos (barras blancas) y bordes opacos (barras grises). Los tamaños de muestra se indican sobre las barras.

3.3.5. Estructura por edades

Considerando una periodicidad anual para la formación de los anillos de crecimiento, las edades máximas estimadas fueron 15 y 24 años para machos y hembras, respectivamente. La estructura de edades de la muestra estuvo conformada por 22 grupos de edad para las hembras (0-20 y 24 años) y 16 grupos de edad para los machos (0-15 años). El grupo de edad de 24 años está representado por una única hembra.

Los grupos de edad más frecuentes fueron 4 y 5 años para machos (55%) y hembras (64%), respectivamente. La prueba de Kolmogorov-Smirnov no mostró diferencias significativas en la estructura de edades debidas al sexo ($D = 0.36$, $P > 0.05$) (Fig. 19).

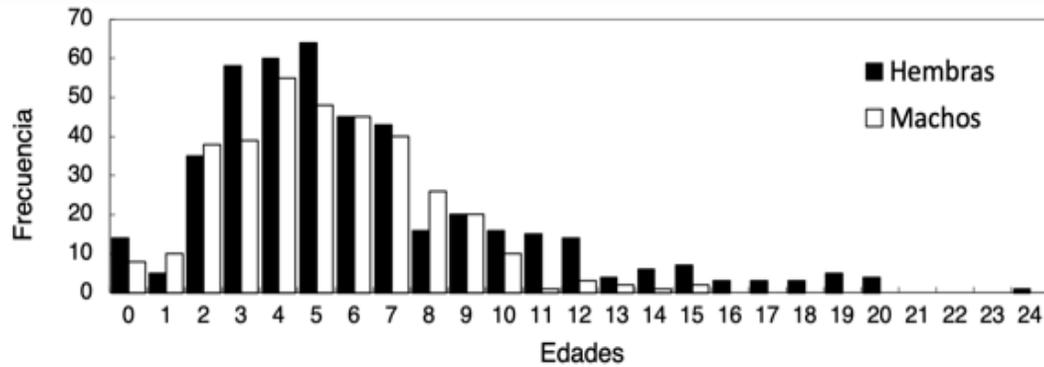


Figura 19. Estructura por edades de una muestra de individuos de *P. productus* capturados en Bahía Sebastián Vizcaíno.

3.3.7. Estimación del crecimiento individual

Matemáticamente hablando, el modelo que mejor se ajustó a los datos de edad-longitud de hembras, machos y sexos combinados fue el bifásico de cinco parámetros (MCBF5) (menor valor del AIC, $\Delta_i=0$ y W_i de 0.91, 0.58 y 0.99, respectivamente; Tabla 7). Sin embargo, este modelo, así como todos los otros modelos que no consideran la longitud de nacimiento en sus ecuaciones, predice una L_0 errónea del doble de la conocida (Figs. 20 y 21). Por otro lado, al observar los ajustes de los otros modelos de crecimiento que sí consideran la longitud de nacimiento en sus ecuaciones y para los cuales este valor se fijó como constante, se puede notar que en todos los casos la L_∞ resulta subestimada cuando se compara con las longitudes máximas observadas de ambos sexos (148 cm en hembras y 124 cm en machos) (Figs. 22 y 23, Tabla 8). De estos ajustes, el modelo de von Bertalanffy de dos parámetros (MCVB2) fue el que estimó una L_∞ más grande. Por lo tanto, este fue seleccionado como el modelo que mejor describe los datos de edad-longitud de hembras, machos y sexos combinados de la especie.

Los valores de los parámetros estimados para hembras por el MCVB2 fueron $L_\infty= 138.06$ cm y $k= 0.16$ cm año⁻¹ (Tabla 8). De acuerdo a este modelo, las alcanzan la longitud de madurez sexual (92 cm LT) alrededor de los 6 años. A partir de esta edad, el crecimiento disminuye y crecen en promedio unos 41 cm entre los 6 y los 20 años que es cuando alcanzan el 96% de la longitud máxima estimada. En cuanto a los machos, los valores de los parámetros estimados fueron $L_\infty= 99.94$ cm y $k= 0.29$ cm año⁻¹ (Tabla 8). Así, la longitud de madurez sexual (90 cm LT) la alcanzarían alrededor de los 7 años. A partir de esa edad, el crecimiento disminuye notablemente y crecen en promedio 6 cm entre los 7 y los 10 años que es cuando alcanzan el 96 % de la longitud máxima estimada. Los organismos de esta especie nacen de 20 cm LT y, de

acuerdo a este modelo de crecimiento, esta talla es duplicada al cabo del primer año de edad. En el caso de los datos de ambos sexos combinados, los valores de los parámetros estimados fueron $L_{\infty}= 129.56$ cm y $k= 0.17$ cm año⁻¹ (Tabla 8).

Las curvas del MCVB2 y los parámetros estimados para machos y hembras fueron estadísticamente diferentes ($F = 64.59$; $P < 0.001$). Las hembras mostraron valores mayores de L_{∞} a los estimados para machos, mientras que su constante de crecimiento fue menor (Fig. 24).

Los resultados del análisis de progresión modal (Fig. 25) se muestran resumidos en la Tabla 8. Las frecuencias de talla mensuales muestran una rápida evolución de un grupo principal de individuos desde el periodo Ene-Feb hasta finales del primero año y de manera sucesiva durante los siguientes años 4-5, denotando un rápido crecimiento de los organismos desde su nacimiento. Sin embargo, las modas son menos aparentes en las clases de edades posteriores. Los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy estimados mediante el ELEFAN son distintos a los obtenidos del ajuste de los modelos. Las longitudes infinitas de ambos sexos son mayores al límite de confianza superior estimado para este parámetro por el MCVB2. Sólo en el caso de la constante de crecimiento de las hembras, el valor estimado mediante el ELEFAN cae dentro de los límites de confianza del MCVB2.

Las longevidades estimadas para hembras y machos correspondientes a las constantes de crecimiento encontradas mediante el ajuste del MCVB2 y del ELEFAN son 31 y 17 años en el primer caso y de 32 y 21 años en el segundo caso, respectivamente.

Con base en los parámetros de crecimiento estimados en este trabajo para la especie, se encontró que la edad de madurez sexual (edad a la cual se espera que el 50% de la población sea sexualmente madura) de la guitarra blanca en Bahía Sebastián Vizcaíno es de 6 y 7 años para hembras y machos, respectivamente.

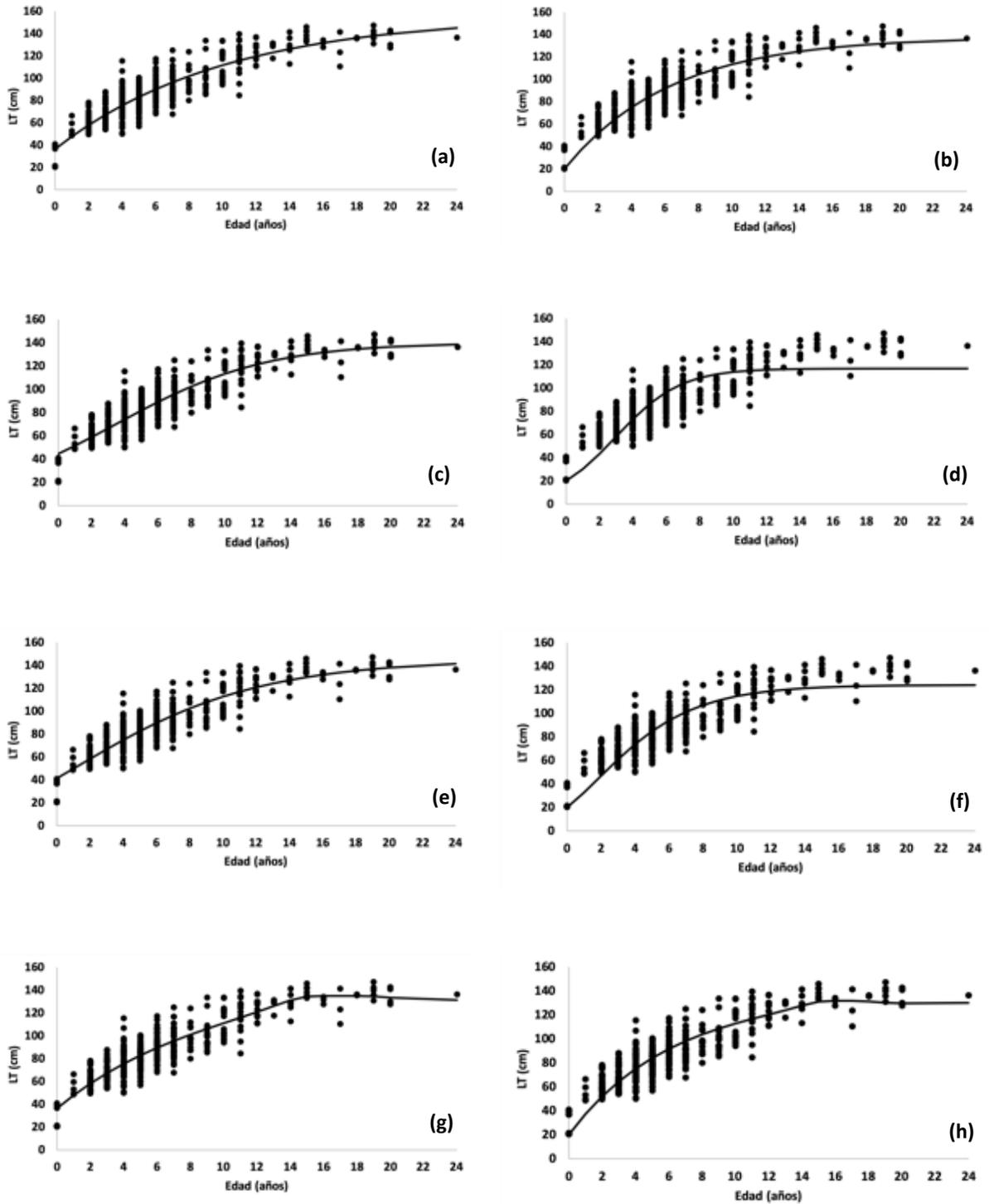


Figura 20. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en las hembras de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 441$): von Bertalanffy (a y b), Logístico (c y d), Gompertz (e y f) y Bifásico (g y h). Los modelos de la derecha (b, d, f y h) son modificaciones de los modelos de la izquierda (a, c, e y g) que consideran la longitud de nacimiento como valor fijo de 20 cm LT.

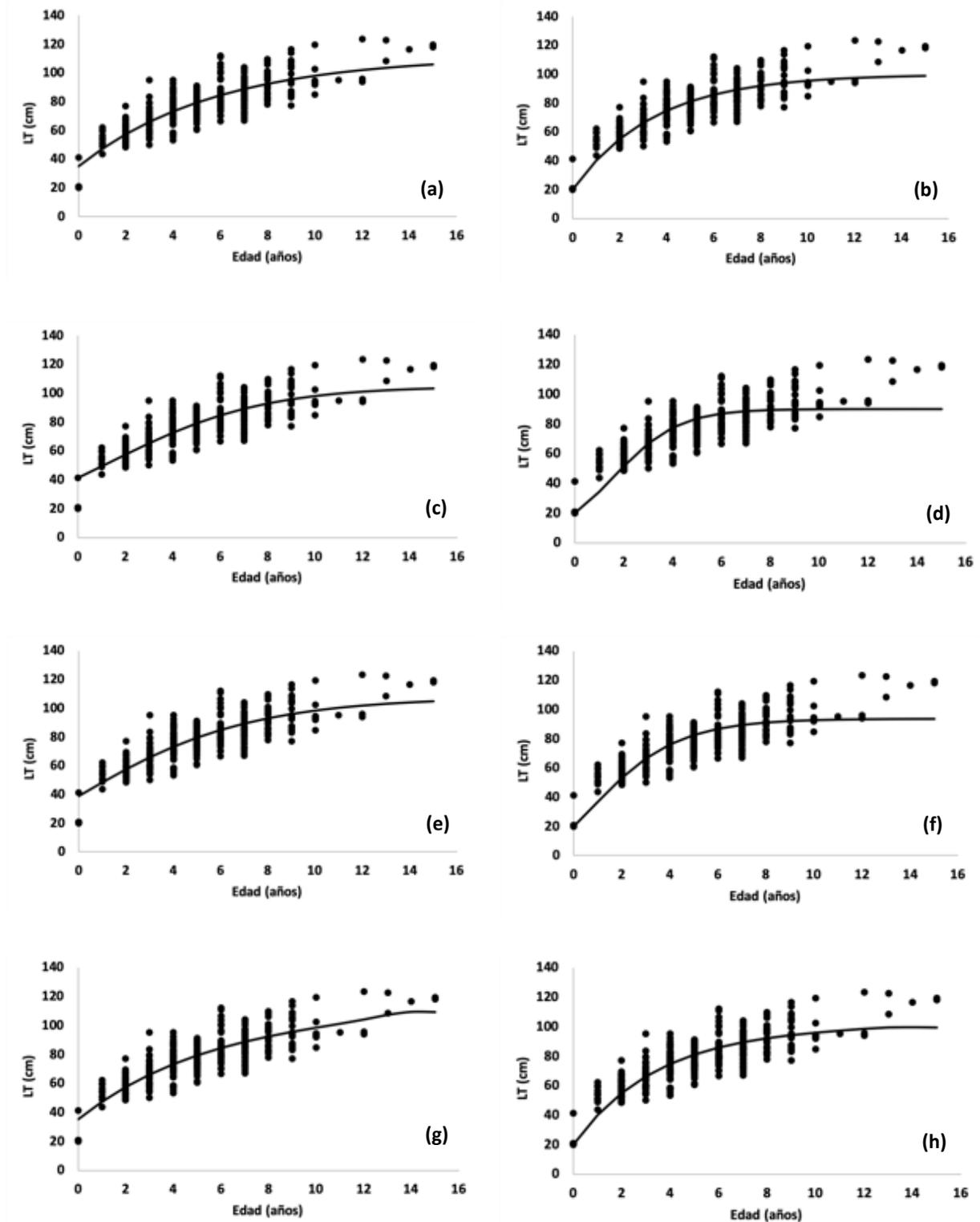


Figura 21. Modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en los machos de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 348$): von Bertalanffy (a y b), Logístico (c y d), Gompertz (e y f) y Bifásico (g y h). Los modelos de la derecha (b, d, f y h) son modificaciones de los modelos de la izquierda (a, c, e y g) que consideran la longitud de nacimiento como valor fijo de 20 cm LT.

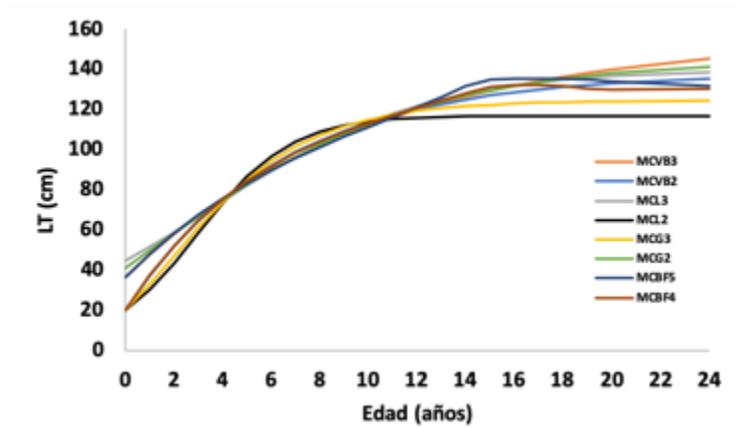


Figura 22. Comparación de los modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en las hembras de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 441$).

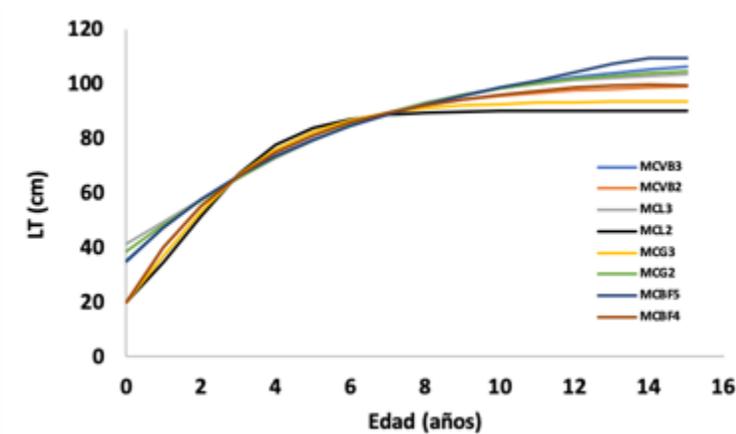


Figura 23. Comparación de los modelos de crecimiento ajustados a los datos de edad-longitud observados en los machos de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno, México ($n = 348$).

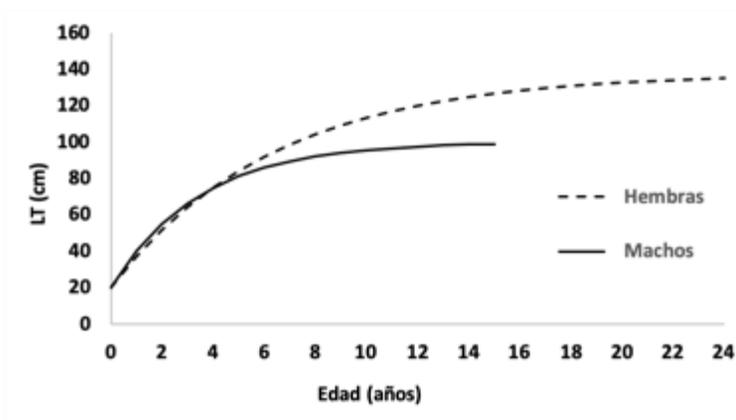


Figura 24. Modelos de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros ajustados a los datos observados de edad-longitud de hembras ($n = 441$) y machos ($n = 348$) de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno, México.

Tabla 7. Resumen del criterio de Información de Akaike para la selección del modelo que mejor describe el crecimiento de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno.

	SRC	R	AIC	Δ_i	Peso AIC (w)
Hembras					
MCVB3	55765.34	0.90	3391.88	4.66	0.088715
MCVB2	63064.70	0.88	3444.13	56.90	0.000000
MCL3	58345.47	0.89	3411.83	24.60	0.000004
MCL2	96530.15	0.82	3631.86	244.64	0.000000
MCG3	57060.28	0.90	3402.01	14.78	0.000562
MCG2	77871.77	0.85	3537.14	149.91	0.000000
MCBF5	54681.25	0.90	3387.23	0.00	0.910719
MCBF4	61838.61	0.89	3439.47	52.25	0.000000
Machos					
MCVB3	30562.81	0.84	2551.00	0.62	0.422699
MCVB2	33193.93	0.83	2577.74	27.36	0.000001
MCL3	32360.23	0.83	2570.89	20.50	0.000020
MCL2	42348.89	0.78	2662.50	112.12	0.000000
MCG3	31535.64	0.84	2561.90	11.52	0.001812
MCG2	37539.67	0.80	2620.55	70.17	0.000000
MCBF5	30160.00	0.85	2550.38	0.00	0.575468
MCBF4	33006.57	0.83	2579.77	29.39	0.000000
Ambos					
MCVB3	95391.78	0.88	6028.33	11.02	0.004025
MCVB2	112098.60	0.85	6153.66	136.36	0.000000
MCL3	100251.19	0.87	6067.53	50.22	0.000000
MCL2	166779.83	0.77	6467.13	449.82	0.000000
MCG3	98008.24	0.87	6049.68	32.37	0.000000
MCG2	138447.47	0.82	6320.23	302.92	0.000000
MCBF5	93592.75	0.88	6017.30	0.00	0.995974
MCBF4	109870.35	0.86	6141.82	124.51	0.000000

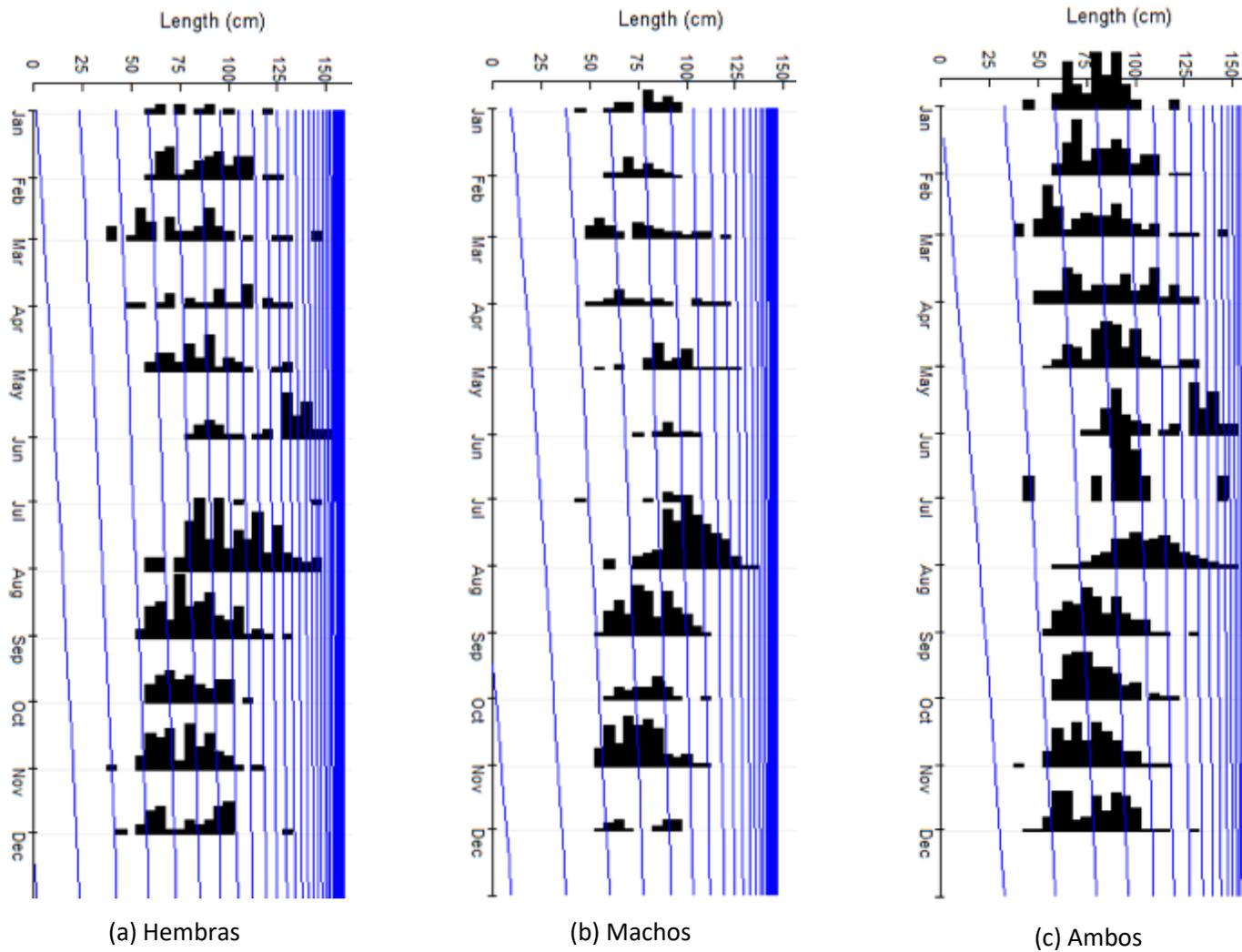


Figura 25. Frecuencia de tallas y su análisis de progresión modal para hembras (a) ($n = 557$), machos (b) ($n = 561$) y sexos combinados (c) ($n = 1,118$) de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno.

3.4. Discusión

Aunque hay reportes de información sobre la edad y el crecimiento de *P. productus*, principalmente en la literatura gris, existe disparidad en los parámetros estimados y las conclusiones entre dichos trabajos. En este capítulo se logró describir la estructura por edades y el crecimiento de la guitarra blanca en Bahía Sebastián Vizcaíno mediante el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938) de dos parámetros.

Se ha discutido ampliamente sobre la necesidad de asegurar un grado mínimo de precisión en el proceso de lectura de las marcas de crecimiento ya que de tal proceso depende la asignación de edades a los individuos muestreados (Campana, 2001). Por ende, la implementación de técnicas que pudieran permitir una mejor visualización de las marcas de crecimiento en las estructuras duras es algo deseable (Mora, 2017), especialmente cuando se ha demostrado que existen diferencias importantes en la cantidad y en el patrón de calcificación de las vértebras entre distintas especies e incluso dentro de una misma especie pero en muestras provenientes de diferentes regiones geográficas (Pérez-Rojas et al., 2020). Es por esto que en el diseño del mejor tratamiento para las muestras, se consideran y se realizan combinaciones de diversas variables tales como tinción, iluminación, tipo de fondo y la existencia o no de un medio de inmersión (Mora, 2017).

En este trabajo, aunque las lecturas de las marcas de crecimiento se pudieron realizar en cualquiera de los tres tratamientos, el que cualitativamente facilitó más las lecturas fue la tinción con cristal violeta. Este tratamiento facilitó la lectura particularmente en el caso de los organismos más añosos. Esto es consistente con lo reportado en otros estudios en donde también se ha evidenciado que los tratamientos más efectivos pueden variar o incluso combinarse para optimizar la visualización de las marcas de crecimiento según el tamaño del individuo y por lo tanto de sus vértebras. En el caso del estudio de Downton-Hoffmann (2001, 2007) en Baja California Sur, se realizaron las lecturas de las marcas de crecimiento en los cortes vertebrales de *P. productus* al microscopio con luz transmitida y filtro azul pero sin ningún tratamiento de tinción en particular. En el caso de este estudio, la utilización de un fondo claro facilitó la observación de las marcas de crecimiento en cortes vertebrales sin tinción y el fondo oscuro facilitó la lectura en el caso de los cortes teñidos tanto con rojo de alizarina como con cristal violeta. En California, en cambio, se realizó la lectura de las marcas pero en vértebras completas en lugar de utilizar los cortes sagitales (Timmons y Bray, 1997). Por otro lado, el grosor de los cortes utilizado (0.3 mm) en este trabajo fue menor al recomendado en la literatura (0.4 mm) para realizar estudios de edad y

crecimiento en batoideos (Pérez-Rojas et al., 2020) entendiéndose así una vez más que el tratamiento más efectivo de las vértebras puede variar según el estudio.

La relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total de *P. productus*, presentó una tendencia lineal con valores altos del coeficiente de determinación. El incremento en el tamaño de la vértebra se debe al depósito de minerales conforme los organismos envejecen (Cailliet et al., 1983). La relación lineal y significativa apoya el uso de las vértebras como estructuras duras para la estimación de las edades de los organismos. Si bien se ha discutido recientemente sobre la fiabilidad del uso de las vértebras para la estimación de la edad de los organismos (Natanson et al., 2018), la utilización de estas estructuras duras probablemente sigue siendo una de las técnicas más usadas en estudios de edad y crecimiento por ser una metodología sencilla y de bajo costo. Las diferencias entre sexos en la relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total de los organismos, son congruentes con el dimorfismo sexual presente en la especie.

Identificar correctamente la marca de nacimiento es muy importante en la estimación de la edad, ya que hacerlo equivocadamente puede llevar a subestimar o sobreestimar la edad de los organismos (Campana, 2001). En este estudio, la marca de nacimiento se definió como la marca de crecimiento que sigue después del foco y que comúnmente está asociada a un cambio en el ángulo de formación de la vértebra (Goldman, 2005). Esta definición ha sido confirmada en varias especies de batoideos (Smith et al., 2007; Pabón-Aldana, 2016; Carmona-Sánchez, 2017). Además, la comparación de las vértebras de los embriones con las de los organismos adultos, permitió constatar que 1) la distancia desde el foco hasta la marca de nacimiento es muy similar en la mayoría de los organismos y coincide con el tamaño de las vértebras de los embriones más grandes y 2) no se forma ninguna marca de crecimiento en los embriones que pudiera considerarse como una marca intrauterina. De cualquier manera, es necesario analizar vértebras de organismos neonatos para confirmar la ausencia de posibles marcas pre-nacimiento tales como las que se han observado en otros elasmobranquios (Goldman et al., 2006; Pabón-Aldana, 2016).

Por otro lado, también es importante definir la periodicidad de formación de las marcas en las vértebras para poder corroborar a cuánto tiempo equivale un anillo de crecimiento (Campana, 2001; Cailliet et al., 2006). En este trabajo se sugiere una periodicidad anual así como también se ha reportado en otros estudios con *P. productus* (Timmons y Bray, 1997; Downton-Hoffmann, 2001, 2007). De hecho, gracias a lo descrito para esta especie en el sur de California, se tiene evidencia fuerte para apoyar la hipótesis de formación anual de las marcas puesto que en este trabajo se marcaron trece organismos con terramicina y se mantuvieron en cautiverio, de los cuales dos dieron resultados positivos concluyendo así

que la banda opaca se forma entre agosto y diciembre (Timmons y Bray, 1997). Estos resultados son congruentes con lo encontrado en este trabajo puesto que los porcentajes más elevados de bordes opacos se observaron en los meses de noviembre y diciembre.

El comportamiento estacional que presenta *P. productus* en cuanto a sus movimientos y al uso del hábitat en Bahía Sebastián Vizcaíno dificultó la obtención de suficientes muestras de organismos menores de 40 cm y mayores de 100 cm en el caso de los machos y de 120 cm en el caso de las hembras. Sin embargo, el intervalo de tallas analizado en este estudio fue mayor para ambos sexos (hembras: 20 – 148 cm y machos: 20 – 124 cm) que el reportado por Downton-Hoffmann (2001, 2007) para la misma especie (hembras: 37 – 142 cm y machos: 37 – 106 cm) en Baja California Sur y también por Timmons y Bray (1997) en Monterrey, California (hembras: 25 – 130 cm y machos: 23 – 114 cm). En el caso de lo reportado para las costas de Sonora, se tienen los menores intervalos de tallas muestreados en los estudios de crecimiento que se han realizado con la especie (hembras: 21 – 90 cm y machos: 26 – 62 cm) (Márquez-Farías, 2007a). Esto puede deberse no sólo al tamaño de muestra de este estudio (n hembras = 65 y n machos = 68) sino a las diferencias biológicas asociadas al proceso de diferenciación genético que tiene la especie en el golfo de California (Sandoval-Castillo et al., 2004; Sandoval y Beheregaray, 2020).

La relación longitud-peso reportada en este trabajo presentó coeficientes de isometría estadísticamente iguales a 3 para ambos sexos (machos = 3.05, hembras = 3.23) siendo esto consistente con los reportados por Downton-Hoffmann (2001, 2007) (machos = 2.92, hembras = 3.17). El crecimiento de tipo isométrico significa que todas las partes del cuerpo crecen proporcionalmente, lo que a su vez favorece el ajuste de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy.

Las edades máximas observadas en esta tesis para *P. productus* fueron 15 y 24 años para machos y hembras, respectivamente. Estas estimaciones son superiores a las reportadas previamente para la especie en la literatura. Para las costas de Sonora, Márquez-Farías (2007a) reporta edades máximas estimadas de 10 años para las hembras y de 8 años para los machos de esta especie. Para el sur de California se reportaron edades máximas de 11 años tanto para hembras como para machos (Timmons y Bray, 1997), mientras que para Baja California Sur, Downton-Hoffmann (2001, 2007), reporta una edad máxima de 16 años para hembras y de 11 para machos. Los valores de edad máxima estimados podrían ser superiores a los reportados debido a 1) que los individuos más grandes muestreados en este estudio, superan en 10 y 18 cm (machos y hembras, respectivamente) a los más grandes analizados en otros trabajos (Downton-Hoffmann, 2001) y 2) las diferencias genéticas en los individuos de esta especie entre la costa oeste de la península y el golfo de California.

Los parámetros de crecimiento de la guitarra blanca obtenidos en este trabajo para Bahía Sebastián Vizcaíno son $L_{\infty} = 138.06$ cm y $k = 0.16$ cm año⁻¹ para las hembras y $L_{\infty} = 99.94$ cm y $k = 0.29$ cm año⁻¹ para los machos. Estos resultados son muy similares a los encontrados por Downton-Hoffmann (2001, 2007, para la especie en Baja California Sur ($L_{\infty} = 137$ cm, $k = 0.16$ año⁻¹ para hembras y $L_{\infty} = 101$ cm, $k = 0.24$ año⁻¹ para machos). Al comparar los parámetros de crecimiento de la especie en la costa oeste de Baja California con los reportados para las costas de Sonora ($L_{\infty} = 90$ cm, $k = 0.18$ año⁻¹ para hembras y $L_{\infty} = 63$ cm, $k = 0.44$ año⁻¹ para machos), se observan grandes diferencias. Las L_{∞} en el caso de las hembras son ~48 cm más grandes del lado del Pacífico que del lado del golfo. Con respecto a las constantes de crecimiento de los machos, estas son inferiores del lado del Pacífico en ~0.15 año⁻¹ con respecto a lo observado en el golfo Márquez-Farías (2007a).

Las longevidades estimadas para hembras y machos correspondientes a las constantes de crecimiento encontradas mediante el ajuste del MCVB2 fueron 31 y 17 años, respectivamente. Estas longevidades corresponden al tiempo que le toma a los organismos alcanzar el 99% de la L_{∞} estimada que es lo equivalente a 7 vidas medias. Estas longevidades son superiores a las edades máximas observadas por 7 y 2 años en hembras y machos, respectivamente. Esto es consecuencia de que las curvas ajustadas no terminan de describir bien el crecimiento de la especie principalmente por la falta de representatividad en la muestra de los organismos más grandes.

Es importante aclarar que, aunque el modelo de crecimiento de von Bertalanffy de dos parámetros fue el modelo que mejor estimó las L_{∞} para ambos sexos, éstas siguen siendo subestimaciones de las longitudes máximas debido a la insuficiencia de la muestra con respecto a los organismos más añosos. Por lo tanto, no se puede concluir sobre un modelo que se ajuste lo suficientemente bien a los datos de edad-longitud (principalmente en el caso de los machos) sino que se selecciona por ahora el que mejor funciona. La recomendación es tratar de conseguir un mayor número de muestras de los organismos más grandes y realizar nuevamente los distintos ajustes con la finalidad de evaluar si se pueden mejorar las estimaciones o si se consigue algún otro modelo que describa mejor el crecimiento de esta especie en Bahía Sebastián Vizcaíno.

Con base en los parámetros de crecimiento de la guitarra blanca estimados en este trabajo, la edad de madurez sexual (edad a la cual se espera que el 50% de la población sea sexualmente madura) estimada en Bahía Sebastián Vizcaíno para hembras y machos es de 6 y 7 años, respectivamente. Estos resultados son parecidos a los reportados en la literatura para la especie en otras localidades. En California, la edad de madurez sexual se sugiere en 7 años para hembras y 8 años para machos (Timmons y Bray, 1997). En

Baja California Sur se ha reportado que las hembras y los machos alcanzan la longitud de madurez sexual a los 99 y 80 cm, respectivamente, lo que correspondería con edades de madurez sexual de 7 y 6 años según los parámetros de crecimientos estimados para esa localidad (Downton-Hoffmann, 2007).

Los parámetros de crecimiento encontrados mediante el análisis de progresión modal fueron $L_{\infty}=160$, $k=0.15$ para hembras y $L_{\infty}=146$, $k=0.23$ para machos. Sin embargo, son resultados que se deben tomar con precaución. El análisis de progresión modal de frecuencias de tallas es un método que consiste en monitorear el desplazamiento de grupos de tallas de los individuos a través del tiempo. No obstante, su aplicación se dificulta cuando los grupos modales no se encuentran discretamente separados debido a la variabilidad en el crecimiento de los individuos. Además este análisis asume que no existe migración estacional de los individuos de la región sino que más bien se trata de una población casi cerrada que está siendo monitoreada en el tiempo (Pauly, 1987). A pesar de esto, es una herramienta práctica de la cual se puede echar mano como un análisis exploratorio cuando únicamente se cuenta con información de frecuencias de tallas. Este método es más útil para evaluar el comportamiento de los primeros grupos modales (que son los que usualmente están mejor separados) pero no es confiable en los grupos de edades más añosos. Por lo anterior, es importante destacar que es un método sensible a la falta de representatividad de toda la gama de tallas de la población.

Especies como la guitarra blanca que se pueden considerar de crecimiento medio - rápido ($k \geq 0.1$), de tamaños medianos - grandes y con un tamaño o edad de madurez sexual considerable (62 – 69% de la longitud máxima observada; Medina-Trujillo et al., 2020) deben ser monitoreadas muy de cerca (Frisk et al., 2001). Para especies con estas características se ha sugerido, como recomendación general para los manejadores y tomadores de decisiones, que se establezcan límites de pesca conservadores y que se busque preservar el stock de los individuos adultos (Frisk et al., 2001). Lo anterior debido a que las características de estas especies están asociadas con un mayor “riesgo” de vulnerabilidad a la disminución de sus poblaciones bajo explotación. Es por esto que es importante analizar la dinámica poblacional de *P. productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno para así poder saber cómo está respondiendo la especie al aprovechamiento pesquero de la zona.

Capítulo 4. Demografía de la guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, en Bahía Sebastián Vizcaíno, México

4.1. Introducción

El uso de los análisis demográficos permite obtener información de la dinámica de la población de los elasmobranquios con base en la información de sus historias de vida (Cortés, 1998). Los análisis demográficos han sido utilizados como una alternativa a los modelos dinámicos pesqueros que utilizan parámetros de la historia de vida de las especies para poder dar información útil para su manejo (Cortés, 2002; Simpfendorfer, 2005). Estos análisis tienen como principal objetivo estimar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, la cual mide el potencial que tiene una población de aumentar su número de individuos (Simpfendorfer, 2005; Gotelli, 2008). La tasa intrínseca de crecimiento poblacional puede ser estimada a través de tablas de vida o de modelos matriciales (Simpfendorfer, 2005). Las tablas de vida se construyen a partir de las tasas de fecundidad y sobrevivencia a cada edad o clase de edad (Gotelli, 2008). La tasa de fecundidad es el número promedio de crías hembras nacidas de una hembra a una edad determinada (Gotelli, 2008) y usualmente es estimada a partir de la relación entre el número de crías con respecto a la talla materna (Simpfendorfer, 2005). La tasa de sobrevivencia por otro lado es la probabilidad de que un individuo sobreviva de una edad x a una edad $x+1$ (Gotelli, 2008). La sobrevivencia se deriva de la mortalidad total que a su vez puede ser sustituida por la mortalidad natural y la mortalidad por pesca (Ricker, 1975). La mortalidad total es la pérdida de individuos de una población por causas naturales y antropogénicas y se puede calcular a partir de curvas de captura (Ricker, 1975; Simpfendorfer et al., 2005). La mortalidad natural es la fracción de la población que muere debido a depredación, enfermedad, vejez, es decir por causas naturales que no están asociadas a factores antropogénicos tales como la pesca (Ricker, 1975; Simpfendorfer et al., 2005). La mortalidad natural se puede estimar con diferentes métodos (e.g. Hoenig, 1983; Peterson y Wroblewski, 1984; Chen y Watanabe, 1989 Jensen, 1996) que relacionan parámetros de la historia de vida tales como edad máxima, longevidad y parámetros de la edad y el crecimiento de von Bertalanffy (Cortés, 2002; Simpfendorfer et al., 2005). La mortalidad por pesca es la fracción de la población que es capturada durante un año o una temporada de pesca (Ricker, 1975). Esta se puede estimar de diferentes maneras como por ejemplo a través de estudios de telemetría y de marcaje y recaptura (Simpfendorfer et al., 2005).

La guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, es la especie de raya comercialmente más importante en la pesquería artesanal de elasmobranquios de la costa oeste de la península de Baja California y en

particular de Bahía Sebastián Vizcaíno (Cartamil et al., 2011). Esta especie está catalogada en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Farrugia et al., 2016) como “Casi amenazada” principalmente por la disminución en sus capturas en lugares en donde la especie ha sido históricamente aprovechada, como por ejemplo en Bahía Almejas.

Se han realizado algunos análisis demográficos de *P. productus* que se han quedado en ejercicios académicos en forma de tesis. En 2007 se evaluó la demografía de esta especie con muestras provenientes de desembarques de la pesca artesanal de rayas en diferentes localidades de Sonora durante 1998 a 2005 y de captura incidental de cruceros de investigación en camaroneros arrastreros conducidos por el Instituto Nacional de la Pesca. El autor concluyó que *P. productus* se debía considerar una especie de bajo potencial reproductivo y que dada la selectividad de los sistemas de captura en la región era posible que la tasa de explotación de la época no fuera sostenible a largo plazo (Márquez-Farías, 2007a). En el mismo año, se realizó otro ejercicio demográfico de la especie pero con muestras provenientes de la pesquería artesanal de elasmobranquios de Laguna San Ignacio y Bahía Almejas (en la costa occidental de Baja California Sur) y se encontró que la población era saludable, que iba en incremento y que podía soportar los niveles de aprovechamiento de esa época si los organismos eran pescados a partir de los ocho años (Downton-Hoffman, 2007). En 2014, se realizó otro ejercicio demográfico y se evaluó el cambio en la tasa de crecimiento poblacional de *P. productus* con respecto a diferentes tasas de sobrevivencia considerando la incertidumbre de los reportes de pesca, así como el posible efecto de una veda. En este caso se utilizó información reproductiva y del crecimiento de la especie proveniente del golfo de California y de Baja California Sur, respectivamente (Romo-Curiel, 2004; Downton-Hoffman, 2001). El autor concluyó que la población se encontraba incrementando y que la veda sí tiene un efecto positivo en ella (Fajardo-Yamamoto, 2014).

Considerando que *P. productus* presenta un alto grado de estructura y diferenciación genética a lo largo de su distribución (Sandoval-Castillo et al., 2004) y tomando en cuenta las grandes diferencias que la especie presenta en sus características de la historia de vida entre regiones geográficas (Medina-Trujillo et al., 2020), en este capítulo se presenta un análisis de la demografía de la guitarra blanca en Bahía Sebastián Vizcaíno y se discuten los resultados comparándolos con los de los análisis demográficos reportados en la literatura gris.

4.2. Métodos

Para realizar el análisis demográfico de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno se construyeron tablas de vida teniendo en cuenta la información de los aspectos reproductivos y de la edad y el crecimiento de la especie generada previamente en los capítulos 2 y 3 de esta tesis y que se resumen en la Tabla 9. Para la construcción de las tablas de vida, se utilizó la sobrevivencia y la fecundidad por clase de edad (sólo de crías hembras), la proporción original de la cohorte que sobrevive desde la edad cero y la probabilidad de sobrevivencia de una edad a la edad siguiente. Una vez generadas las tablas de vida se calcularon la tasa neta reproductiva, el tiempo generacional, la tasa de crecimiento poblacional, la tasa finita de crecimiento y el tiempo de duplicación de la población como se explica a continuación.

Tabla 9. Información de la historia de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno producida en este trabajo y utilizada en el análisis demográfico.

Parámetros de crecimiento de von Bertalanffy	$L_{\infty} = 138.1 \text{ cm}$, $k = 0.16 \text{ cm año}^{-1}$ (hembras)
Ojiva de preñez	$P = 1 / (1 + e^{(-0.12 * (LT - 103.82))})$
Relación fecundidad vs tamaño maternal	Fecundidad = $0.088 * LT - 0.238$
Longevidad estimada	31 años
Proporción sexual embrionaria	1:1

4.2.1. Frecuencia de tallas y estructura por edades

Se realizó un análisis de frecuencia de tallas de los organismos de *P. productus* muestreados en Bahía Sebastián Vizcaíno entre agosto de 2015 y agosto de 2017 a los que se les determinó la edad en el capítulo 3 de esta tesis con base en la lectura de las marcas de crecimiento observadas en sus vértebras. También se evaluó la estructura por edades de esta misma muestra de organismos.

4.2.2. Curva de captura y estimación de la mortalidad total

A partir de la estructura por edades obtenida se estimó la curva de captura correspondiente según el método de Ricker (1975). Se realizó una regresión lineal desde el punto más alto de la curva de la relación

de los datos de frecuencia logtransformados con respecto a la edad. Se obtuvo el valor de la mortalidad total (Z) observada como el valor de la pendiente de la regresión lineal anterior. Los supuestos del método de Ricker (1975) son: 1) las edades de los organismos son representativas de la población en el período de captura a partir del cual se generó la distribución de frecuencia utilizada, 2) las edades de los organismos fueron estimadas de manera precisa, 3) la Z es constante a las edades a las cuales se ajustó la regresión lineal, 4) no hay ni inmigración ni emigración (es una población cerrada) y 5) el reclutamiento es constante.

4.2.3. Fecundidad

Se definió la fecundidad (m_x) como el número promedio de crías hembras nacidas de una hembra reproductora de una cierta edad (x) (Gotelli, 2008). La fecundidad se calculó con base en la proporción de hembras grávidas esperada a cada edad utilizando la ojiva de preñez y con la relación del número de crías con respecto al tamaño maternal, ambos elementos descrito para la especie en la zona de estudio en el capítulo de reproducción de esta tesis (Medina-Trujillo et al., 2020; Tabla 9). Por último, debido a que la fecundidad incluye únicamente a las crías hembras y considerando la proporción de sexos embrionaria de 1:1, la fecundidad a cada clase de edad fue multiplicada por 0.5.

4.2.4. Sobrevivencia

Se definió la sobrevivencia (l_x) como la probabilidad de que un organismo sobreviva de una edad x a una edad $x+1$ (Gotelli, 2008). Se estimó la sobrevivencia a cada clase de edad mediante la ecuación:

$$l_x = l_{x-1}e^{-Z} \quad (21)$$

donde l_{x-1} es la sobrevivencia a una edad $x-1$ y Z es la mortalidad total (Simpfendorfer, 2005). La proporción de organismos que sobreviven a una clase de edad determinada puede ser derivada tanto de estimaciones de mortalidad total como de mortalidad natural (M) ya que $Z = M + F$, siendo F , la mortalidad por pesca (Ricker, 1975).

4.2.5. Tasa neta reproductiva

Se definió la tasa neta reproductiva (R_0) como el número promedio de crías hembras nacidas de una madre a lo largo de toda su vida (Gotelli, 2008) y se calculó como la suma de todos los productos entre la fecundidad ($m(x)$) y la sobrevivencia ($l(x)$) a cada clase de edad como se describe a continuación:

$$R_0 = \sum_{x=0}^k l(x)m(x) \quad (22)$$

4.2.6. Tiempo generacional

Se definió el tiempo generacional (G) como la edad promedio de todos los organismos padres de todas las crías producidas por una sola cohorte (una cohorte consiste en todos los individuos nacidos en una misma temporada; Gotelli, 2008). El tiempo generacional se calculó como se describe a continuación:

$$G = \frac{\sum_{x=0}^k l(x)m(x)x}{R_0} = \frac{\sum_{x=0}^k l(x)m(x)x}{\sum_{x=0}^k l(x)m(x)} \quad (23)$$

4.2.7. Tasa de crecimiento poblacional

La tasa de crecimiento poblacional (r) se definió como una medida de la tasa de crecimiento potencial de una población (Simpfendorfer, 2005). La obtención de la tasa de crecimiento poblacional se realizó mediante la resolución de la ecuación de Euler Lotka que se muestra abajo (Gotelli, 2008):

$$1 = \sum_{x=0}^k e^{-rx} l(x)m(x) \quad (24)$$

Se construyeron diferentes tablas de vida y se obtuvieron las respectivas tasas de crecimiento poblacionales utilizando distintas tasas de sobrevivencia:

- a) Con la mortalidad natural (M) constante que permite que sólo el 1.5% de la población esté viva a la edad máxima (Sparre y Venema, 1998; Hewitt y Hoenig, 2005). Esto es:

$$M = \frac{\text{Ln}(0.015)}{31} = 0.135 \quad (25)$$

- b) Con la mortalidad total (Z) proveniente de la curva de captura.
- c) Con el valor de la mortalidad natural constante calculado en el punto (a) y distintos valores de mortalidad por pesca (F) agregados de manera arbitraria con la finalidad de explorar cuanta explotación es sostenible y comparar estos escenarios con el obtenido en el punto (b) con la Z de la curva de captura. Los valores de F se empezaron a agregar desde la clase de edad de 2 años (~52 cm LT) que es cuando los organismos empiezan a ser capturados más frecuentemente en las redes de pesca.

4.2.8. Tasa finita poblacional

La tasa finita poblacional (λ) se define como la tasa anual de crecimiento de la población, es decir, mide el cambio proporcional del tamaño de la población de un año al siguiente (Gotelli, 2008). Las tasas finitas de crecimiento (λ) mayores que 1 indican que la población se encuentra en aumento ($r > 0$). De la misma manera, cuando la tasa finita de crecimiento es menor que 1 ($r < 0$), se interpreta que la población está disminuyendo y si es igual a 1 indica que la población se mantiene estable ($r = 0$) (Gotelli, 2008). La tasa finita poblacional se calculó así:

$$\lambda = e^r \quad (26)$$

4.2.9. Tiempo de duplicación

El tiempo de duplicación (t_2) se define como el tiempo que tardaría la población en aumentar dos veces su tamaño actual (Gotelli, 2008). Se calculó como:

$$t_2 = \ln(2) / r \quad (27)$$

4.3. Resultados

La frecuencia de tallas tuvo una distribución en forma de campana en donde las longitudes mínima y máxima observadas fueron 37-147.5 cm. Las longitudes más frecuentes fueron 75-90 cm ($n = 773$, Fig. 26). Por su parte, la estructura por edades presentó una distribución de tipo asimétrica positiva en donde las edades mínima y máxima observadas fueron 0 y 24 años, respectivamente. Los organismos más frecuentes tenían 3 - 5 años, principalmente los de 4 años de edad ($n = 773$, Fig. 27).

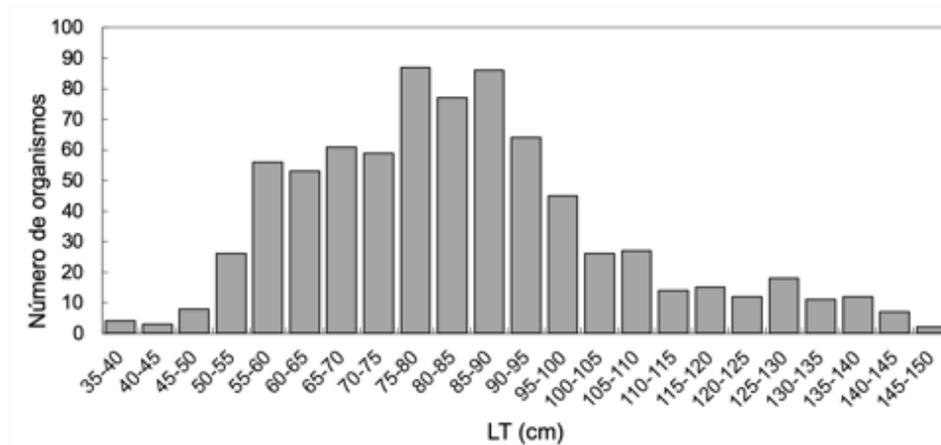


Figura 26. Frecuencia de tallas de individuos de *P. productus* capturados en Bahía Sebastián Vizcaíno ($n = 773$).

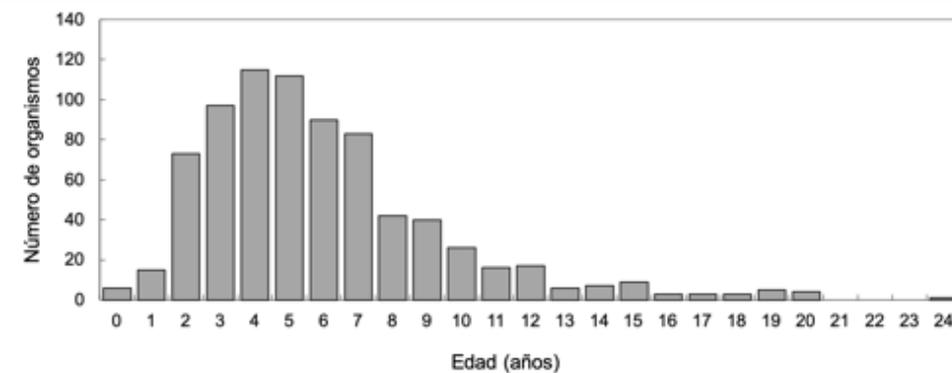


Figura 27. Estructura por edades de individuos de *P. productus* capturados en Bahía Sebastián Vizcaíno ($n = 773$).

Al realizar el análisis de la curva de captura, se observó que el punto más alto en la relación de los datos de frecuencia logtransformados con respecto a la edad fue a los 4 años. Se obtuvo un valor de mortalidad total (Z) por medio del valor de la pendiente de la regresión lineal anterior de 0.2492 ($n = 582$, Fig. 28).

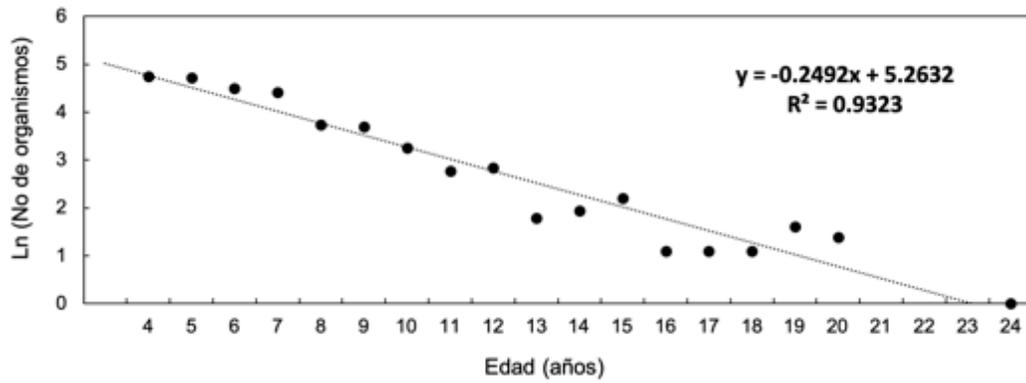


Figura 28. Curva de captura estimada para *P. productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno ($n = 582$).

Los valores de fecundidad (m_x) y sobrevivencia (l_x) estimados para las 32 clases de edad (0 a 31 años) en los distintos escenarios de mortalidad se muestran en los Anexos A – H. La mayor fecundidad estimada, correspondiente a la clase de edad de 31 años, fue de 6 crías hembras.

Los resultados de las tasas de crecimiento poblacional (r), las tasas finitas de crecimiento (λ), las tasas netas reproductivas (R_0), el tiempo generacional (G) y el tiempo de duplicación (t_2), en los distintos escenarios de mortalidad están resumidos en la Tabla 10. Las tasas de crecimiento poblacionales obtenidas con Z y M fueron de 0.104 y 0.218, respectivamente. En la tabla 10 se puede observar cómo conforme va aumentando el valor de mortalidad por pesca agregado, van disminuyendo las tasas de crecimiento poblacional. Estas comienzan a acercarse más a 0 en el escenario F el cual considera una mortalidad por pesca de 0.16 y así, cada vez más, en los escenarios G y H con valores de mortalidad por pesca mayores.

Tabla 10. Estimaciones de la tasa de crecimiento poblacional (r), la tasa finita de crecimiento (λ), la tasa neta reproductiva (R_0), el tiempo generacional (G) y el tiempo de duplicación (t_2), en distintos escenarios de mortalidad.

	A	B	C	D	E	F	G	H
	Z = 0.249	M = 0.135	M + F (0.04)	M + F (0.08)	M + F (0.12)	M + F (0.16)	M + F (0.2)	M + F (0.24)
r (año ⁻¹)	0.104	0.218	0.182	0.138	0.111	0.058	0.018	0.000
λ	1.11	1.24	1.20	1.15	1.12	1.06	1.02	1.00
R_0	2.93	12.31	7.42	4.33	3.08	1.78	1.19	0.82
G (años)	11.20	14.32	13.02	11.95	11.08	10.36	9.77	9.26
t_2 (años)	6.63	3.18	3.80	5.02	6.25	11.90	38.02	

4.3. Discusión

En este capítulo se presentan los resultados de un ejercicio demográfico realizado con la finalidad de saber cómo está respondiendo actualmente la población de *P. productus* a la presión pesquera en Bahía Sebastián Vizcaíno, México. Para lograrlo, se utilizó información de los aspectos reproductivos y de la edad y el crecimiento de la especie que fue generada para la bahía durante el mismo periodo de tiempo. Con base en esta información se construyeron tablas de vida y se estimó la tasa de crecimiento poblacional en distintos escenarios de mortalidad.

La sobrevivencia es un factor determinante en el análisis de la dinámica de una población a la hora de estimar la tasa de crecimiento poblacional. Si no se conoce la tasa en la que los individuos son removidos, es muy difícil poder estimar otros parámetros útiles en el manejo del recurso tales como tasas sostenibles de aprovechamiento o extracción (Mollet y Cailliet, 2002). Para poder estimar la sobrevivencia, se busca primero cuantificar la tasa de mortalidad mediante métodos indirectos debido a que hacerlo a través de telemetría y de estudios de marcaje y recaptura es más complicado y más costoso (Simpfendorfer et al., 2005).

En el escenario (A) se estimó la tasa de crecimiento poblacional mediante la resolución de la ecuación de Euler Lotka considerando la Z obtenida a partir de la curva de captura. La tasa de crecimiento poblacional observada fue de 0.104 y la tasa finita de crecimiento asociada a esta estimación fue de $\lambda=1.1$ lo que quiere decir que la población va en incremento y tiene un tiempo de duplicación de 6.63 años. Si bien la curva de captura fue obtenida con datos del mismo periodo de tiempo en el que se generó la información biológica de esta especie en la zona de estudio, también es cierto que este es un método que tiene varios supuestos que no necesariamente se cumplen a cabalidad. Por ejemplo: uno de los supuestos de este método es que la Z es constante en las edades para las cuales se realizó la regresión lineal (desde los 4 años en adelante en el caso de este trabajo). Sin embargo, se sabe que la mortalidad natural tiende a disminuir con la edad y que la mortalidad por pesca depende de la selectividad del arte de pesca utilizado. Otros de los problemas con esta aproximación es que la muestra de individuos utilizados para este análisis no tiene suficiente representatividad de organismos de tallas mayores, tal y como se discutió en el tercer capítulo de esta tesis. Por otra parte, aunque es bien sabido el alto grado de estructura genética que presenta esta especie a nivel regional (Sandoval-Castillo et al., 2004; Sandoval y Beheregaray, 2020), a nivel local se conoce el comportamiento estacional de los organismos reproductores que se acercan a las zonas costeras lagunares durante el verano para completar su ciclo reproductivo, retirándose posteriormente a zonas más alejadas de las costas o aguas más profundas (Medina-Trujillo et al., 2020).

Debido a este comportamiento sería muy poco razonable considerar que la población se comporta como una población cerrada (que es otro de los supuestos). Teniendo en cuenta todas estas consideraciones, aunque hay que tomar con reservas esta estimación, la tasa de crecimiento poblacional de este primer escenario pudiera ser la que mejor describe el potencial de crecimiento de la especie en la zona de estudio.

En el escenario (B) se estimó la tasa de crecimiento poblacional mediante la resolución de la ecuación de Euler Lotka considerando el valor de la mortalidad natural constante ($M = 0.135$) que permite que sólo el 1.5% de la población esté viva a la edad máxima de 31 años. Debido a que esta estimación no considera ningún valor de mortalidad por pesca, la r resultante representa un máximo teórico de la tasa de crecimiento poblacional. Es por ello que es el valor estimado de r más grande (0.218, Tabla 10). Este valor está dentro del rango de estimaciones de tasas intrínsecas de crecimiento poblacional que se han reportado en la literatura para esta especie. D'Alberto et al. (2019) evaluaron la productividad poblacional de nueve especies de Rhinoprístiformes, siendo la guitarra blanca una de ellas, y reportaron un conjunto de valores promedios de tasas intrínsecas de crecimiento poblacional utilizando distintos estimadores de mortalidad natural. Los valores reportados van desde 0.08 hasta 0.25. La guitarra blanca se considera como una especie con tasas intrínsecas de crecimiento poblacional por debajo del promedio en comparación con otras especies de condriictios y con respecto a otras especies que tienen constantes de crecimiento similares (D'Alberto et al., 2019).

La pesquería de *P. productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno es una pesquería que tiene al menos 30 años de historia. Considerando que los pescadores del lugar distinguen cambios en el nivel de producción pesquera ahora con respecto a cuando esta pesquería inició (entrevistas con datos no publicados), se debe reconocer que las tasas de sobrevivencia y fecundidad utilizadas en este trabajo para calcular r no representan los valores máximos que pudieran tener en el caso de estar en un escenario ideal (esto es: estando la población en su estado virgen). De esta forma, es necesario señalar que el valor de r encontrado en este trabajo está subestimado en la misma proporción en la cual la población ha sido disminuída a lo largo de la historia de esta pesquería. Esta acotación es importante puesto que la tasa de crecimiento poblacional se utiliza como una medida fundamental del vigor poblacional con base en la cual se toman decisiones en contextos pesqueros y de conservación (Cortés, 2016).

Al considerar los valores de Z (0.249) y M (0.135) calculados en este trabajo, obtenemos un valor de F de 0.114. En los escenarios evaluados, el valor de F más cercano a 0.114 es 0.12 (escenario E). Lógicamente, la tasa de crecimiento poblacional obtenida en el escenario E ($r = 0.111$) es muy similar a la obtenida en el escenario A utilizando la mortalidad total Z de la curva de captura ($r = 0.104$) (Tabla 10). En

el escenario F que contempla una mortalidad por pesca de 0.16, la tasa de crecimiento observada ya se acerca más al valor de 0. De esta manera, valores de F de 0.2 en adelante parecen volverse insostenibles.

Las tablas de vida muestran la situación de la población en un instante dado. Estos análisis no consideran aspectos dinámicos en tiempo y espacio propios de las poblaciones puesto que para ello se necesita mucha más información que pocas veces se puede encontrar disponible (Cortés, 1999). En una situación ideal se debe evaluar el estado de las poblaciones en términos de su abundancia poblacional y así obtener información sobre cuotas de biomasa que se pueden extraer pero para ello se necesitan series de tiempo e información de esfuerzo pesquero (Simpfendorfer, 2005). Sin embargo, dos de las ventajas de las tablas de vida es que 1) se pueden analizar distintos escenarios hipotéticos y 2) se pueden realizar comparaciones de las tasas de crecimiento encontradas en diferentes estudios (Cortés, 2002).

Las tasas netas reproductivas mayores que 1 indican que existe un superávit de descendencia producido en cada generación que impulsa el crecimiento poblacional. La tasa neta reproductiva (R_0) y el tiempo generacional (G) obtenidos en este trabajo fueron de 2.93 por generación y de 11.2 años, respectivamente. Estos valores son congruentes con lo descrito por Downton-Hoffman (2007) para Laguna San Ignacio y Bahía Almejas ($R_0 = 2.144$ y $G = 10.85$ años). En contraparte, para las costas de Sonora en ese mismo año se reportaron valores de $R_0 = 1.58$ y $G = 6.46$ años (Márquez-Farías, 2007a). Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) encontradas en los otros análisis demográficos de la especie (1.074 y 1.075 en Sonora y Laguna San Ignacio - Bahía Almejas, respectivamente) son parecidas a la encontrada en este trabajo (1.11), siendo todas mayores que 1 (Márquez-Farías, 2007a; Downton-Hoffman, 2007). Downton-Hoffman (2007) concluye que la población de *P. productus* en Laguna San Ignacio y Bahía Almejas era saludable y que iba en incremento. En cambio, Márquez-Farías (2007a) señala que se debía considerar a la especie como de bajo potencial reproductivo y que dada la selectividad de los sistemas de captura en la región era posible que la tasa de explotación de la época no fuera sostenible a largo plazo y concluyó que los resultados obtenidos en Baja California Sur debían ser reinterpretados. Debido a la larga historia de la pesquería de esta especie en el golfo de California (más de 70 años) y considerando que la guitarra blanca es la especie de raya más importantes en las capturas comerciales actualmente (Saldaña-Ruiz et al., 2016), sería fundamental reevaluar el estado de esta población en esa zona debido a que este es un recurso biológica y socioeconómicamente muy importante en la región.

Dos de los principales problemas reportados en la literatura con respecto a las estimaciones de las tasas de crecimiento poblacional son 1) que estas por lo general son realizadas con base en datos biológicos tomados en tiempos y lugares diferentes y 2) el desconocimiento de la tasa de mortalidad por pesca (Cortés, 2016). En este trabajo la estimación de la r se puede considerar robusta puesto que fue obtenida a partir de estudios reproductivos y de edad y crecimiento realizados ambos en el mismo periodo de estudio y que además corresponde también con el periodo para el que se obtuvo la curva de captura. Sin embargo, al considerar la falta de exactitud en algunas estimaciones de los parámetros del crecimiento de la guitarra blanca descrita en el capítulo tres, se aconseja tomar con cautela los resultados aquí reportados.

Como trabajo futuro, se podrían realizar más análisis a) incluyendo diferentes valores de mortalidad natural y de tasas de explotación (como por ejemplo incrementar la mortalidad natural en individuos juveniles y/o incrementar los valores de mortalidad por pesca), b) variando la longevidad y c) cambiando la edad a la cual los organismos alcanzan la madurez sexual (simulando un posible cambio plástico en la población debido a una presión pesquera mayor).

Capítulo 5: Conclusiones generales

Los resultados de este trabajo son de importancia nacional. La guitarra blanca, *Pseudobatos productus*, tiene una distribución geográfica muy limitada que prácticamente se restringe a la región noroccidental de México. A su distribución restringida se le agrega el factor de diferenciación genética presente en la especie entre distintas zonas. En este contexto se realizó la descripción de su biología y demografía en una de las tres principales zonas de importancia pesquera y comercial, Bahía Sebastián Vizcaíno. De ser necesario, la información generada y reportada en esta tesis puede ser potencialmente utilizada para desarrollar estrategias de manejo sitio-específicas para la guitarra blanca que consideren las diferencias geográficas de los parámetros de su historia de vida y así asegurar un aprovechamiento sostenible de este recurso por las pesquerías artesanales de la región. A continuación, se presentan las conclusiones generales y principales de este trabajo.

Bahía Sebastián Vizcaíno es una de las tres principales regiones del país en donde se pesca la guitarra blanca de manera importante.

El ciclo reproductivo de la guitarra blanca en esta bahía es anual. La ovulación y fertilización ocurren durante verano después del cual continúa un periodo de diapausa embrionaria de ocho meses que toma lugar desde septiembre hasta abril del año siguiente, momento en el que se interrumpe la diapausa y comienza un periodo de desarrollo embrionario de cuatro meses desde mayo hasta agosto, momento en el que ocurre el nacimiento.

La longitud de nacimiento estimada en este estudio fue 20 cm, mientras que la longitud de madurez sexual para machos y hembras fue 90 y 92 cm, respectivamente.

Existe una relación lineal estadísticamente significativa entre la fecundidad y el tamaño maternal (Fecundidad = $0.088 * \text{Longitud total} - 0.238$). La longitud de preñez estimada fue 103.8 cm.

Las diferencias geográficas descritas para los parámetros reproductivos de *P. productus* nos permiten concluir que esta especie tiene mayor fecundidad (11 ± 3 crías) a lo largo de la costa oeste de la península de Baja California con respecto al golfo de California. En comparación con las otras especies de su género, *Pseudobatos productus* también tiene la mayor fecundidad reportada en la literatura.

Particularmente en Bahía Sebastián Vizcaíno, la veda de pesca parece tener una duración insuficiente para proteger una porción de las hembras reproductoras que permanecen en las áreas de la laguna una vez que se levanta la veda.

La guitarra blanca tiene una constante de crecimiento relativamente alta en Bahía Sebastián Vizcaíno. El modelo que mejor describió el crecimiento de la especie fue el de von Bertalanffy de dos parámetros. En el caso de los machos existe falta de representatividad de los organismos más añosos razón por la cual el ajuste no se considera concluyente. Las edades máximas observadas fueron 24 años en hembras y 15 años en machos. Los parámetros de crecimiento estimados fueron $L_{\infty} = 138.1$ cm y $k = 0.16$ cm año⁻¹ para las hembras y $L_{\infty} = 99.9$ cm y $k = 0.29$ cm año⁻¹ para los machos. Las longevidades estimadas fueron de 31 años para hembras y 17 años para machos.

La demografía de la guitarra blanca en Bahía Sebastián Vizcaíno fue representada a partir de datos reproductivos y de edad y crecimiento generados en la zona de estudio durante el mismo periodo de tiempo para el cual también se estimó la mortalidad total. Se encontró que la población de *P. productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno está incrementando ($\lambda = 1.11$), con un tiempo generacional de 11.2 años y una tasa reproductiva de 2.93 por generación. Se considera que la población puede sostener los niveles actuales de aprovechamiento pesquero en la bahía.

Literatura citada

- Abascal-Monroy, I. M., López-Martínez, J., Herrera-Valdivia, E., Valdez-Holguín, J. E., Cervantes-Valle, C. 2012. Dinámica poblacional del pez guitarra (*Rhinobatos spp*), componente de la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón en el Golfo de California. En J. López-Martínez & E. Bojórquez-Morales (Eds.), Efectos de la pesca de arrastre en el Golfo de California. Sonora: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. and Fundación Produce Sonora. pp. 169–186.
- 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(5), 541–545. doi:10.1111/ecog.01132
- Alvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J. R. 1991. Physical oceanography, primary productivity, sedimentology. En *The Physical Environment and Primary Productivity of the Gulf of California*.
- Álvarez-Romero, J. G., Devlin, M., Teixeira da Silva, E., Petus, C., Ban, N. C., Pressey, R. L., Kool, J., Roberts, J. J., Cerdeira-Estrada, S., Wenger, A. S., Brodie, J. 2013. A novel approach to model exposure of coastal-marine ecosystems to riverine flood plumes based on remote sensing techniques. *Journal of Environmental Management*, 119, 194–207. doi:10.1016/j.jenvman.2013.01.036
- Beamish, R. J., Fournier, D. A. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(8), 982–983. doi:10.1139/f81-132
- Bizzarro, J. J. 2016. *Pseudobatos leucorhynchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T60168A103935082. Consultado el 31 de marzo de 2020, de <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T60168A103935082.en>
- Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Castillo-Géniz, J. L., Ocampo-Torres, A., Márquez-Farías, J. F., Hueter, R. E. 2009a. 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.
- Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Hueter, R. E., Tyminski, J., Márquez-Farías, J. F., Castillo-Géniz, J. L., Cailliet, G. M., Villavicencio-Garayzar, C. J. 2007. The status of shark and ray fishery resources in the Gulf of California: applied research to improve management and conservation. Moss Landing, CA.
- Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Hueter, R. E., Villavicencio-Garayzar, C. J. 2009b. Activities and catch composition of artisanal elasmobranch fishing sites on the eastern coast of Baja California Sur, Mexico. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, 108(3), 137–151.
- Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Márquez-Farías, J. F., Tyminski, J., Hueter, R. E. 2009c. Temporal variation in the artisanal elasmobranch fishery of Sonora, Mexico. *Fisheries Research*, 97(1–2), 103–117. doi:10.1016/j.fishres.2009.01.009
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected Carcharhinoid and Lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. En H. L. Pratt, S. H. Gruber, & T. Taniuchi (Eds.), *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*: NOAA Technical Report NMFS. pp. 17–28.

- Burnham, K. P., Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach. doi:10.1007/b97636
- Cailliet, G. M., Martin, L. K., Kusher, D., Wolf, P., Welden, B. A. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. En E. D. Price & L. M. Pulos (Eds.), Proceedings of the International Workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks. NOAA Technical Report NMFS. pp. 8: 157-165.
- Cailliet, G. M., Smith, W. D., Mollet, H. F., Goldman, K. J. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes*, 77(3–4), 211–228. doi:10.1007/s10641-006-9105-5
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59(2), 197–242. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x
- Carlisle, A., King, A., Cailliet, G., Brennan, J. 2006. Long-term Trends in Catch Composition from Elasmobranch Derbies in Elkhorn Slough, California. *Marine Fisheries Review*, 69(1–4), 25–45.
- Carmona-Sánchez, A. 2017. Edad y crecimiento de la raya látigo *Dasyatis dipterura* (Jordan y Gilbert, 1880) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 62 pp.
- Carrier, J. C., Pratt, H. L., Castro, J. I. 2004. Reproductive biology of elasmobranchs. En J. C. Carrier, Musick, & M. R. Heithaus (Eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives*. Boca Raton, FL: CRC Press. pp. 269–286.
- Cartamil, D., Santana-Morales, O., Escobedo-Olvera, M., Kacev, D., Castillo-Geniz, L., Graham, J. B., Rubin, R. D., Sosa-Nishizaki, O. 2011. The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California, Mexico. *Fisheries Research*, 108(2–3), 393–403. doi:10.1016/j.fishres.2011.01.020
- Casper, B., Burgess, G. H. 2016. *Pseudobatos percellens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T161373A103935456. Consultado el 31 de marzo de 2020, de <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T60168A103935082.en>
- Casper, B., Burgess, G. H., Shepherd, T. 2016. *Pseudobatos lentiginosus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T161743A103934572. Consultado el 9 de abril de 2020, de <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T161743A103934572.en>
- Castro, R., Collins, C. A., Rago, T. A., Margolina, T., Navarro-Olache, L. N. 2017. Currents, transport, and thermohaline variability at the entrance to the Gulf of California (19–21 April 2013). *Ciencias Marinas*, 43(3), 173–190. doi:10.7773/cm.v43i3.2771
- Chang, Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(8), 1208–1210. doi:10.1139/f82-158
- Chen, S., Watanabe, S. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55(2), 205–208. doi:10.2331/suisan.55.205

- Colonello, J. H., Lucifora, L. O., Massa, A. M. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES Journal of Marine Science*, 64(1), 131–140. doi:10.1093/icesjms/fsl004
- Conrath, C. L. 2004. Reproductive biology. En J. A. Musick & R. Bonfil (Eds.), *Elasmobranch Fisheries Management Techniques*. Gland: IUCN. pp. 133–164.
- Cortes, E. 1999. A stochastic stage-based population model of the sandbar shark in the Western North Atlantic. En J. A. Musick (Ed.), *Life in the slow lane: Ecology and conservation of long-lived marine animals*. Symposium 23 Ame. Fish. Soc. Bethesda, Maryland. pp. 115–136.
- Cortes, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology*, 16(4), 1048–1062. doi:10.1046/j.1523-1739.2002.00423.x
- Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research*, 39(2), 199–208. doi:10.1016/S0165-7836(98)00183-0
- Cortés, E. 2016. Perspectives on the intrinsic rate of population growth. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(10), 1136–1145. doi:10.1111/2041-210X.12592
- D’Alberto, B. M., Carlson, J. K., Pardo, S. A., Simpfendorfer, C. A. 2019. Population productivity of shovelnose rays: Inferring the potential for recovery. *PLOS ONE*, 14(11), e0225183. doi:10.1371/journal.pone.0225183
- DOF. 2007. Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. México D.F.: Diario Oficial de los Estados Unidos Mexicanos, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- DOF. 2012. Acuerdo por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos,. publicado el 16 de marzo de 1994 para establecer los periodos de veda de pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, jaiba en Sonora y Sinaloa, tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México. México D.F.: Diario Oficial de los Es.
- Dormann, C. F., Schymanski, S. J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Römermann, C., Schröder, B., Singer, A. 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2119–2131. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x
- Downton-Hoffman, C. A. 2001. Edad y crecimiento del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres 1856) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Tesis de Maestría en ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. La Paz, Baja California Sur. 73 pp.
- Downton-Hoffman, C. A. 2007. Biología del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856) en Baja California Sur, México. Tesis de Doctorado en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, la Paz, Baja California Sur. 215 pp.
- Dulvy, N. K., Reynolds, J. D. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology*, 16(2), 440–450. doi:10.1046/j.1523-1739.2002.00416.x

- Durazo, R. 2015. Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(2), 1173–1196. doi:10.1002/2014JC010405
- Durazo, R., Ramírez-Manguilar, A. M., Miranda, L. E., Soto-Mardones, L. A. 2010. Climatología de variables hidrográficas. En G. Gaxiola-Castro & R. Durazo (Eds.), *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997–2007: Diez años de investigaciones mexicanas de la Corriente de California*. Mexico City: SEMARNAT. pp. 22–57.
- Ebert, D. 2003. *Sharks, rays, and chimaeras of California* (No. 71). University of California Press.
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., ... E. Zimmermann, N. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- 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(1), 43–57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Fabens, A. J. 1965. Properties and fitting of the Von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29(3), 265–289.
- Fajardo-Yamamoto, A. 2014. Análisis demográfico de cuatro especies de elasmobranquios del Pacífico noroeste mexicano. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California. 68 pp.
- FAO. 2005. *Management Techniques for Elasmobranch Fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper (474) (J. A. Musick, R. Bonfil, Eds.). Food and Agriculture Organization of the United Nations: Rome, Italy.
- Farrugia, T. J., Márquez-Farías, F., Freedman, R. M., Lowe, C. G., Smith, W. D., Bizzarro, J. J. 2016. *Pseudobatos productus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T60171A104004394. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T60171A104004394.en.
- Fielding, A. H., Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1), 38–49. doi:10.1017/S0376892997000088
- Frisk, M. G., Miller, T. J., Fogarty, M. J. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(5), 969–981. doi:10.1139/cjfas-58-5-969
- Fischer, F., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E., Niem, V. H. 1995. *Guía FAO para la identificación para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen II. Vertebrados—Parte 1 Guía Pesca Pacífico Centro Oriental* 647–1200. Roma.
- García-Rodríguez, E., Sosa-Nishizaki, O. 2020. Artisanal fishing activities and their documented interactions with juvenile white sharks inside a nursery area. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, aqc.3300. doi:10.1002/aqc.3300

- Goldman, K. J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En J. A. Musick & R. Bonfil (Eds.), Management Techniques for Elasmobranch Fisheries. FAO Fisheries Technical Paper (474). Food and Agriculture Organization of the United Nations: Rome, Italy. pp. 76–102.
- Goldman, K. J., Branstetter, S., Musick, J. A. 2006. A re-examination of the age and growth of sand tiger sharks, *Carcharias taurus*, in the western North Atlantic: the importance of ageing protocols and use of multiple back-calculation techniques. *Environmental Biology of Fishes*, 77(3–4), 241–252. doi:10.1007/s10641-006-9128-y
- Gotelli, N. J. 2008. A Primer of Ecology (Fourth Edi). Sinauer Associates, Inc. Publishers: Sunderland, Massachusetts.
- Grijalba-Bendeck, M., Acero P, A., González, E. 2008. Biología reproductiva de *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Batoidea: Rajiformes) en el Caribe colombiano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(3). doi:10.4067/S0718-19572008000300006
- Hensley, R. A., McCoid, M. J., Luer, C. A. 1998. Litter variation in the atlantic guitarfish (Rhinobatidae: *Rhinobatos lentiginosus*) with comments on distribution in the Gulf of Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 43(4), 501–504.
- Hernández-Rivas, M., Jiménez-Rosenberg, S. P., Funez-Rodríguez, R., Saldierna-Martínez, R. J. 2000. El centro de actividad biológica de la Bahía de Sebastián Vizcaíno, una primera aproximación. En D. Lluch-Belda, J. Elourduy-Garay, S. E. Lluch-Cota, & Ponce-DíazG (Eds.), BAC Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano. La Paz, México: CIBNOR. pp. 65–85.
- Hewitt, D. A., Hoenig, J. M. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity. *Fishery Bulletin*, 103(2), 433–437.
- Hoenig, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*, 82(1), 898–903.
- Ibarra-Montoya, J. L., Rangel-Peraza, G., Gonzalez-Farias, F., Anda, J. De, Zamudio-Resendiz, M. E., Martinez-Meyer, E., Macias-Cuellar, H. 2010. Ecological niche model to predict the potential distribution of phytoplankton in the Aguamilpa Dam, Nayarit. Mexico. *Ambiente e Agua - An Interdisciplinary Journal of Applied Science*, 5(3), 60–75. doi:10.4136/ambi-agua.154
- Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(4), 820–822. doi:10.1139/f95-233
- Kume, G., Furumitsu, K., Tanaka, S., Yamaguchi, A. 2009. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos hynnicephalus* (Batoidea: Rhinobatidae) in Ariake Bay, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 85(4), 289–298. doi:10.1007/s10641-009-9487-2
- Kyne, P., Bennett, M. B. 2002. Reproductive biology of the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw & Nodder, 1794) from Moreton Bay, Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 53, 583–589.

- Kyne, P. M. 2016. *Pseudobatos prahli*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T63158A104002851. Consultado el 31 de marzo de 2020, de <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T63158A104002851.en>
- Latour, R. J. 2005. Tagging methods and associated data analysis. En J. A. Musick & R. Bonfil (Eds.), Management Techniques for Elasmobranch Fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 474: Rome, Italy.
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Auriolles-Gamboa, D., Jesús Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M. E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., ... Sierra-Beltrán, A. P. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, 73(1), 1–26. doi:10.1016/j.pocean.2007.01.013
- Loefer, J. K., Sedberry, G. R. 2003. Life history of the atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) (Richardson, 1836) off the southeastern United States. *Fishery Bulletin*, 101, 75–88.
- Lynn, R. J., Simpson, J. J. 1987. The California Current system: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*, 92(C12), 12947. doi:10.1029/JC092iC12p12947
- Márquez-Farías, J. F. 2007a. Demografía del pez guitarra, *Rhinobatos productus* (Ayres, 1854), del Golfo de California. Tesis de Doctorado en Ciencias, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. 147 pp.
- Márquez-Farías, J. F. 2007b. Reproductive biology of shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus* from the eastern Gulf of California México. *Marine Biology*, 151(4), 1445–1454. doi:10.1007/s00227-006-0599-3
- Márquez-Farías, J. F. 2011. Evaluación del impacto de las redes agalleras en la estructura de la población de la guitarra común *Rhinobatos productus* del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, 37(3), 293–304. doi:10.7773/cm.v37i3.1918
- Marquez-Farías, J. F., Blanco-Parra, M. P. 2006. Las rayas del Golfo de California. En F. Arreguín-Sánchez, L. Beléndez-Moreno, M. I. Méndez-Gómez, M. Méndez Gómez- Humarán, R. Solana-Sansores, & C. Rangel-Dávalos (Eds.), Sustentabilidad y pesca responsable de México, evaluación y manejo. Instituto Nacional de Pesca, Sagarpa: México. pp. 303–321.
- Marshall, L. J., White, W. T., Potter, I. C. 2007. Reproductive biology and diet of the southern fiddler ray, *Trygonorrhina fasciata* (Batoidea:Rhinobatidae), an important trawl bycatch species. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 104. doi:10.1071/MF05165
- Martínez-Fuentes, L. M., Gaxiola-Castro, G., Gómez-Ocampo, E., Kahru, M. 2016. Effects of interannual events (1997–2012) on the hydrography and phytoplankton biomass of Sebastián Vizcaíno Bay. *Ciencias Marinas*, 42(2), 81–97. doi:10.7773/cm.v42i2.2626
- McEachran, J. D., Notarbartolo di Sciarra, G. N. 1995. Peces batoideos. En W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter, & V. Niem (Eds.), Guía para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro Oriental Volumen 2, Parte 1. Vertebrados. Roma. pp. 746–792.

- Medina-Trujillo, E. C., Mejía-Falla, P. A., Sosa-Nishizaki, O. 2020. The reproductive potential of *Pseudobatos productus*: Intraspecific and interspecific variation. *Regional Studies in Marine Science*, 39, 101428. doi:10.1016/j.rsma.2020.101428
- Mejía-Falla, P. A., Navia, A. F., Cortés, E. 2012. Reproductive variables of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): a species with a triannual reproductive cycle in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1246–1266. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03237.x
- Meltzer, L., Blinick, N. S., Fleishman, A. B. 2012. Management implications of the biodiversity and socio-economic impacts of shrimp trawler by-catch in Bahía de Kino, Sonora, México. *PLoS ONE*, 7(6), e35609. doi:10.1371/journal.pone.0035609
- Mollet, H. F., Cailliet, G. M. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine and Freshwater Research*, 53, 503–516. doi:10.1071/MF01083
- Mollet, H. F., Cliff, G., Pratt, H. L. J., Stevens, J. D. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810), with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fishery Bulletin*, 98, 299–318.
- Mora, P. 2017. Estimación de la edad y el crecimiento individual de la raya eléctrica *Narcine entemedor* (Jordan y Starks, 1895) en la Bahía de la Paz, Baja California Sur. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. La Paz, Baja California Sur. 50 pp.
- Natanson, L. J., Skomal, G. B., Hoffmann, S. L., Porter, M. E., Goldman, K. J., Serra, D. 2018. Age and growth of sharks: do vertebral band pairs record age? *Marine and Freshwater Research*, 69(9), 1440. doi:10.1071/MF17279
- Neer, J. A., Thompson, B. A. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. *Environmental Biology of Fishes*, 73(3), 321–331. doi:10.1007/s10641-005-2136-5.
- Pabón-Aldana, K. A. 2016. Edad y crecimiento de la raya *Rhinoptera steindachneri* (Evermann & Jenkins, 1891) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. La paz, Baja California Sur. 78 pp.
- Pardo, S. A., Kindsvater, H. K., Reynolds, J. D., Dulvy, N. K. 2016. Maximum intrinsic rate of population increase in sharks, rays, and chimaeras: the importance of survival to maturity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(8), 1159–1163. doi:10.1139/cjfas-2016-0069
- Pauly, D. N. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates. En D. N. Pauly & G. R. Morgan (Eds.), *Length-based methods in fisheries research*. ICLARM. pp. 7–34.
- Pauly, D. N., David, W. 1981. ELEFAN 1, BASIC Program for the Objective Extraction of Growth Parameters from Length-Frequency Data. *Meeresforsch*, 28, 205–211.
- Payan, L. F., Navia, A. F., Rubio, E. A., Mejía-Falla, P. A. 2011. Biología de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* (Günther, 1867) (Rajiformes: Rhinobatidae) en el Pacífico colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39(2), 286–296. doi:10.3856/vol39-issue2-fulltext-10

- Pérez-Rojas, J. G., Torres-Palacios, K., Uribe, A., Navia, A. F., Mejía-Falla, P. A. 2020. Evaluation of staining techniques for the observation of growth bands in tropical elasmobranch vertebrae. *Scientia Marina*, 84(4), 1–12. doi:10.3989/scimar.05045.03ª
- Peterson, A. T., Papeş, M., Soberón, J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63–72. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
- Peterson, I., Wroblewski, J. S. 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(7), 1117–1120. doi:10.1139/f84-131
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips, S. J., Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161–175. doi:10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x
- Phillips, S. J., Dudík, M., Schapire, R. E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. En *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, New York, New York, USA, 2004, ACM Press, pp. 655–662. doi:10.1145/1015330.1015412
- Piner, K. R., Hamel, O. S., Menkel, J. L., Wallace, J. R., Hutchinson, C. E. 2005. Age validation of canary rockfish (*Sebastes pinniger*) from off the Oregon coast (USA) using the bomb radiocarbon method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(5), 1060–1066. doi:10.1139/f05-082
- Prieto-Veloz, M. C. 2015. Aspectos reproductivos de la raya guitarra punteada *Rhinobatos prahli* desembarcados en el puerto de Santa Rosa - Santa Elena. Universidad de Guayaquil. 140 pp.
- Ramirez-Amaro, S. R., Cartamil, D., Galvan-Magaña, F., Gonzalez-Barba, G., Graham, J. B., Carrera-Fernandez, M., Escobar-Sanchez, O., Sosa-Nishizaki, O., Rochin-Alamillo, A. 2013. The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico, management implications. *Scientia Marina*, 77(3), 473–487. doi:10.3989/scimar.03817.05A
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*: Ottawa, Can. 382 pp.
- Ricker, W. E. 1979. Growth rates and models. En W. S. Hoar, D. J. Randall, & J. R. Brett (Eds.), *Fish physiology*, vol 8. Academic Press: New York. pp. 677–743.
- Rocha, F., Gadig, O. B. F. 2013. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos percellens* (Chondrichthyes, Rhinobatidae) from the São Paulo Coast, Brazil, western South Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 82(1), 306–317. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03493.x
- Romero-Caicedo, A. F., Carrera-Fernández, M. 2015. Reproduction of the whitesnout guitarfish *Rhinobatos leucorhynchus* in the Ecuadorian Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*, 87(6), 1434–1448. doi:10.1111/jfb.12794
- Romo-Curiel, A. E. 2004. Biología Reproductiva del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856) (Chondrichthyes: Rhinobatidae) en la región Norte del Golfo de California, México. Tesis de Maestría

en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México. 61 pp.

- Romo-Curiel, A. E., Sosa-Nishizaki, O., Pérez-Jiménez, J. C., Rodríguez-Medrano, M. C. 2017. Reproductive cycle and maternal-embryonic nutritional relationship of shovelnose guitarfish *Pseudobatos productus* in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology*, 90(3), 889–905. doi:10.1111/jfb.13204
- Saldaña-Ruiz, L. E., Sosa-Nishizaki, O., Ramírez-Mendoza, Z., Pérez-Miranda, M. A., Rocha-González, F. I., Rodríguez-Medrano, M. C. 2016. Reconstrucción de capturas por especie de la pesca artesanal de rayas del Golfo de California, 1997-2014. *Ciencia Pesquera*, 24, 81–96.
- Salomón-Aguilar, C. A. 2015. Zonas prioritarias de conservación de rayas y mantarrayas en el noroeste del Pacífico mexicano. *Ciencia Pesquera*, 23(2), 77–99.
- Sandell, M. 1990. The Evolution of Seasonal Delayed Implantation. *The Quarterly Review of Biology*, 65(1), 23–42. doi:10.1086/416583
- Sandoval-Castillo, J., Rocha-Olivares, A., Villavicencio-Garayzar, C., Balart, E. 2004. Cryptic isolation of Gulf of California shovelnose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. *Marine Biology*, 145(5), 983–988. doi:10.1007/s00227-004-1378-7
- Sandoval-Castillo, J., Beheregaray, L. B. 2020. Oceanographic heterogeneity influences an ecological radiation in elasmobranchs. *Journal of Biogeography*, 47(7), 1599–1611. doi:10.1111/jbi.13865
- Séret, B., Last, P. R., Naylor, G. J. P. 2016. Guitarfishes: Family Rhinobatidae. En P. Last, W. T. White, M. R. Carvalho, B. Séret, M. F. W. Stehmann, G. J. P. Naylor, & J. D. McEachran (Eds.), *Rays of the World*. CSIRO Publishing. p. 800.
- Simpfendorfer, C. A. 1992. Reproductive strategy of the Australian Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon taylori* (Elasmobranchii: Carcharhinidae), from Cleveland Bay, Northern Queensland. *Marine and Freshwater Research*, 43(1), 67. doi:10.1071/MF9920067
- Simpfendorfer, C. A. 2005. Demographic models: life tables, matrix models and rebound potential. En J. A. Musick & R. Bonfil (Eds.), *Management Techniques for Elasmobranch Fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper (474). Food and Agriculture Organization of the United Nations: Rome, Italy. pp. 143–153.
- Smith, W. D., Bizzarro, J. J., Cailliet, G. M. 2009. The artisanal elasmobranch fishery on the east coast of Baja California, Mexico: Characteristics and management considerations. *Ciencias Marinas*, 35(2), 209–236. doi:10.7773/cm.v35i2.1534
- Smith, Wade D., Cailliet, G. M., Melendez, E. M. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 54. doi:10.1071/MF06083
- Soriano, M., Moreau, J., Hoenig, J. M., Pauly, D. 1992. New Functions for the Analysis of Two-Phase Growth of Juvenile and Adult Fishes, with Application to Nile Perch. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121(4), 486–493. doi:10.1577/1548-8659(1992)121<0486:NFFTAO>2.3.CO;2

- Sosa-Nishizaki, O., García-Rodríguez, E., Saldaña Ruíz, L. E., Rodríguez-Medrano, C., Fajardo-Yamamoto, A. 2015. Conservación del tiburón blanco en la Bahía Sebastián Vizcaíno y laguna Ojo de Liebre. Ensenada, Baja California, Mexico.
- Sparre, P., Venema, S. C. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment - Part 1: Manual. FAO Fisheries Technical Paper 306/1: Rome, Italy.
- Stevens, J., Bonfil, R., Dulvy, N. K., Walker, P. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 476–494. doi:10.1006/jmsc.2000.0724
- Stevens, J. D. 1999. Variable resilience to fishing pressure in two sharks: the significance of different ecological and life history parameters. En J. A. Musick (Ed.), *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*. Bethesda, MD: American Fisheries Society. pp. 11–15.
- Tagliafico, A., Rago, N., Rangel, M. S. 2013. Pesquería y biología de *Rhinobatos percellens* (Rajiformes: Rhinobatidae) capturados por la pesquería artesanal de playa La Pared, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 61(1), 149–160.
- Talent, L. G. 1985. The occurrence, seasonal distribution, and reproductive condition of elasmobranch fishes in Elkhorn Slough, California. *California Fish and Game*, 71(4), 210–219.
- Taylor, S. M., Harry, A. V., Bennett, M. B. 2016. Living on the edge: latitudinal variations in the reproductive biology of two coastal species of sharks. *Journal of Fish Biology*, 89(5), 2399–2418. doi:10.1111/jfb.13126
- Timmons, M., Bray, R. N. 1997. Age, growth and sexual maturity of shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856). *Fishery Bulletin*, 95, 349–359.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993. Biología reproductiva de *Rhinobatos productus* (Pisces: Rhinobatidae) en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 41, 777–782.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1996. Aspectos poblacionales del angelito, *Squatina californica* Ayres, en Baja California, México. *Revista de investigación científica - Area de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Baja California Sur*, 7((1-2)), 15–21.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology*, 10, 181–213.
- Walker, P., Hislop, R. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science*, 55(3), 392–402. doi:10.1006/jmsc.1997.0325
- Walker, T. I. 2005. Reproduction in fisheries science. En W. C. Hamlett (Ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras*. Enfield, NH: Science Publishers. pp. 81–127.

- Walker, T. I. 2007. Spatial and temporal variation in the reproductive biology of gummy shark *Mustelus antarcticus* (Chondrichthyes : Triakidae) harvested off southern Australia. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 67. doi:10.1071/MF06074
- Waltrick, D., Awruch, C., Simpfendorfer, C. 2012. Embryonic diapause in the elasmobranchs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(4), 849–859. doi:10.1007/s11160-012-9267-5
- White, W., Hall, N., Potter, I. 2002. Reproductive biology and growth during pre- and postnatal life of *Trygonoptera personata* and *T. mucosa* (Batoidea: Urolophidae). *Marine Biology*, 140(4), 699–712. doi:10.1007/s00227-001-0756-7
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis* (3rd Editio). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. p. 662

Anexo A

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno con mortalidad Z

x	LT	mx	lx(Z)	mx*lx(Z)	mx*lx(Z)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.779	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.608	0.003	0.005
3	64.3	0.024	0.474	0.011	0.033
4	75.1	0.098	0.369	0.036	0.144
5	84.2	0.311	0.288	0.090	0.448
6	92.0	0.768	0.224	0.172	1.034
7	98.7	1.485	0.175	0.260	1.817
8	104.4	2.320	0.136	0.316	2.528
9	109.3	3.092	0.106	0.328	2.955
10	113.5	3.712	0.083	0.307	3.071
11	117.1	4.179	0.064	0.269	2.964
12	120.1	4.525	0.050	0.227	2.730
13	122.7	4.785	0.039	0.187	2.437
14	124.9	4.984	0.031	0.152	2.131
15	126.9	5.139	0.024	0.122	1.835
16	128.5	5.261	0.019	0.098	1.562
17	129.9	5.360	0.014	0.078	1.318
18	131.1	5.441	0.011	0.061	1.104
19	132.1	5.507	0.009	0.048	0.919
20	132.9	5.562	0.007	0.038	0.762
21	133.7	5.608	0.005	0.030	0.628
22	134.3	5.646	0.004	0.023	0.517
23	134.9	5.678	0.003	0.018	0.423
24	135.3	5.705	0.003	0.014	0.346
25	135.7	5.728	0.002	0.011	0.282
26	136.1	5.748	0.002	0.009	0.229
27	136.4	5.764	0.001	0.007	0.186
28	136.6	5.778	0.001	0.005	0.151
29	136.8	5.790	0.001	0.004	0.122
30	137.0	5.800	0.001	0.003	0.099
31	137.1	5.809	0.000	0.003	0.080

Anexo B

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno con mortalidad M

x	LT	mx	lx(M)	mx*lx(M)	mx*lx(M)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.873	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.763	0.003	0.006
3	64.3	0.024	0.666	0.016	0.047
4	75.1	0.098	0.582	0.057	0.227
5	84.2	0.311	0.508	0.158	0.790
6	92.0	0.768	0.444	0.341	2.045
7	98.7	1.485	0.387	0.575	4.027
8	104.4	2.320	0.338	0.785	6.280
9	109.3	3.092	0.295	0.914	8.222
10	113.5	3.712	0.258	0.958	9.577
11	117.1	4.179	0.225	0.942	10.357
12	120.1	4.525	0.197	0.890	10.686
13	122.7	4.785	0.172	0.822	10.690
14	124.9	4.984	0.150	0.748	10.471
15	126.9	5.139	0.131	0.673	10.102
16	128.5	5.261	0.114	0.602	9.635
17	129.9	5.360	0.100	0.536	9.108
18	131.1	5.441	0.087	0.475	8.548
19	132.1	5.507	0.076	0.420	7.976
20	132.9	5.562	0.067	0.370	7.405
21	133.7	5.608	0.058	0.326	6.846
22	134.3	5.646	0.051	0.287	6.306
23	134.9	5.678	0.044	0.252	5.790
24	135.3	5.705	0.039	0.221	5.302
25	135.7	5.728	0.034	0.194	4.843
26	136.1	5.748	0.030	0.170	4.413
27	136.4	5.764	0.026	0.149	4.014
28	136.6	5.778	0.023	0.130	3.644
29	136.8	5.790	0.020	0.114	3.303
30	137.0	5.800	0.017	0.100	2.989
31	137.1	5.809	0.015	0.087	2.701

Anexo C

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno
con mortalidad M + F (0.04)

x	LT	mx	lx(M+F)	mx*lx(M+F)	mx*lx(M+F)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.873	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.733	0.003	0.006
3	64.3	0.024	0.615	0.014	0.043
4	75.1	0.098	0.516	0.050	0.202
5	84.2	0.311	0.433	0.135	0.673
6	92.0	0.768	0.363	0.279	1.674
7	98.7	1.485	0.305	0.453	3.168
8	104.4	2.320	0.256	0.593	4.746
9	109.3	3.092	0.215	0.663	5.971
10	113.5	3.712	0.180	0.668	6.682
11	117.1	4.179	0.151	0.631	6.943
12	120.1	4.525	0.127	0.573	6.882
13	122.7	4.785	0.106	0.509	6.615
14	124.9	4.984	0.089	0.445	6.225
15	126.9	5.139	0.075	0.385	5.770
16	128.5	5.261	0.063	0.330	5.288
17	129.9	5.360	0.053	0.282	4.802
18	131.1	5.441	0.044	0.241	4.331
19	132.1	5.507	0.037	0.204	3.882
20	132.9	5.562	0.031	0.173	3.463
21	133.7	5.608	0.026	0.146	3.076
22	134.3	5.646	0.022	0.124	2.722
23	134.9	5.678	0.018	0.104	2.402
24	135.3	5.705	0.015	0.088	2.113
25	135.7	5.728	0.013	0.074	1.854
26	136.1	5.748	0.011	0.062	1.623
27	136.4	5.764	0.009	0.053	1.419
28	136.6	5.778	0.008	0.044	1.237
29	136.8	5.790	0.006	0.037	1.078
30	137.0	5.800	0.005	0.031	0.937
31	137.1	5.809	0.005	0.026	0.814

Anexo D

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno
con mortalidad M + F (0.08)

x	LT	mx	lx(M+F)	mx*lx(M+F)	mx*lx(M+F)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.873	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.650	0.003	0.005
3	64.3	0.024	0.524	0.012	0.037
4	75.1	0.098	0.422	0.041	0.165
5	84.2	0.311	0.340	0.106	0.530
6	92.0	0.768	0.274	0.211	1.265
7	98.7	1.485	0.221	0.329	2.300
8	104.4	2.320	0.178	0.414	3.311
9	109.3	3.092	0.144	0.445	4.002
10	113.5	3.712	0.116	0.430	4.303
11	117.1	4.179	0.093	0.391	4.296
12	120.1	4.525	0.075	0.341	4.091
13	122.7	4.785	0.061	0.291	3.778
14	124.9	4.984	0.049	0.244	3.416
15	126.9	5.139	0.039	0.203	3.043
16	128.5	5.261	0.032	0.167	2.679
17	129.9	5.360	0.026	0.138	2.338
18	131.1	5.441	0.021	0.113	2.025
19	132.1	5.507	0.017	0.092	1.744
20	132.9	5.562	0.013	0.075	1.495
21	133.7	5.608	0.011	0.061	1.276
22	134.3	5.646	0.009	0.049	1.085
23	134.9	5.678	0.007	0.040	0.920
24	135.3	5.705	0.006	0.032	0.777
25	135.7	5.728	0.005	0.026	0.655
26	136.1	5.748	0.004	0.021	0.551
27	136.4	5.764	0.003	0.017	0.463
28	136.6	5.778	0.002	0.014	0.388
29	136.8	5.790	0.002	0.011	0.325
30	137.0	5.800	0.002	0.009	0.271
31	137.1	5.809	0.001	0.007	0.226

Anexo E

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno
con mortalidad M + F (0.12)

x	LT	mx	lx(M+F)	mx*lx(M+F)	mx*lx(M+F)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.873	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.676	0.003	0.006
3	64.3	0.024	0.524	0.012	0.037
4	75.1	0.098	0.406	0.040	0.159
5	84.2	0.311	0.314	0.098	0.489
6	92.0	0.768	0.243	0.187	1.122
7	98.7	1.485	0.189	0.280	1.960
8	104.4	2.320	0.146	0.339	2.711
9	109.3	3.092	0.113	0.350	3.148
10	113.5	3.712	0.088	0.325	3.252
11	117.1	4.179	0.068	0.284	3.120
12	120.1	4.525	0.053	0.238	2.855
13	122.7	4.785	0.041	0.195	2.533
14	124.9	4.984	0.032	0.157	2.200
15	126.9	5.139	0.024	0.126	1.883
16	128.5	5.261	0.019	0.100	1.593
17	129.9	5.360	0.015	0.079	1.335
18	131.1	5.441	0.011	0.062	1.112
19	132.1	5.507	0.009	0.048	0.920
20	132.9	5.562	0.007	0.038	0.757
21	133.7	5.608	0.005	0.030	0.621
22	134.3	5.646	0.004	0.023	0.507
23	134.9	5.678	0.003	0.018	0.413
24	135.3	5.705	0.002	0.014	0.336
25	135.7	5.728	0.002	0.011	0.272
26	136.1	5.748	0.001	0.008	0.220
27	136.4	5.764	0.001	0.007	0.177
28	136.6	5.778	0.001	0.005	0.143
29	136.8	5.790	0.001	0.004	0.115
30	137.0	5.800	0.001	0.003	0.092
31	137.1	5.809	0.000	0.002	0.074

Anexo F

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno
con mortalidad M + F (0.16)

x	LT	mx	lx(M+F)	mx*lx(M+F)	mx*lx(M+F)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.873	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.554	0.002	0.005
3	64.3	0.024	0.412	0.010	0.029
4	75.1	0.098	0.307	0.030	0.120
5	84.2	0.311	0.228	0.071	0.355
6	92.0	0.768	0.170	0.130	0.783
7	98.7	1.485	0.126	0.188	1.314
8	104.4	2.320	0.094	0.218	1.746
9	109.3	3.092	0.070	0.216	1.948
10	113.5	3.712	0.052	0.193	1.934
11	117.1	4.179	0.039	0.162	1.782
12	120.1	4.525	0.029	0.131	1.567
13	122.7	4.785	0.021	0.103	1.336
14	124.9	4.984	0.016	0.080	1.115
15	126.9	5.139	0.012	0.061	0.916
16	128.5	5.261	0.009	0.047	0.745
17	129.9	5.360	0.007	0.035	0.600
18	131.1	5.441	0.005	0.027	0.480
19	132.1	5.507	0.004	0.020	0.382
20	132.9	5.562	0.003	0.015	0.302
21	133.7	5.608	0.002	0.011	0.238
22	134.3	5.646	0.002	0.008	0.187
23	134.9	5.678	0.001	0.006	0.146
24	135.3	5.705	0.001	0.005	0.114
25	135.7	5.728	0.001	0.004	0.089
26	136.1	5.748	0.000	0.003	0.069
27	136.4	5.764	0.000	0.002	0.053
28	136.6	5.778	0.000	0.001	0.041
29	136.8	5.790	0.000	0.001	0.032
30	137.0	5.800	0.000	0.001	0.025
31	137.1	5.809	0.000	0.001	0.019

Anexo G

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno
con mortalidad M + F (0.2)

x	LT	mx	lx(M+F)	mx*lx(M+F)	mx*lx(M+F)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.873	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.511	0.002	0.004
3	64.3	0.024	0.366	0.009	0.026
4	75.1	0.098	0.261	0.026	0.102
5	84.2	0.311	0.187	0.058	0.291
6	92.0	0.768	0.134	0.103	0.616
7	98.7	1.485	0.096	0.142	0.993
8	104.4	2.320	0.068	0.158	1.268
9	109.3	3.092	0.049	0.151	1.359
10	113.5	3.712	0.035	0.130	1.296
11	117.1	4.179	0.025	0.104	1.148
12	120.1	4.525	0.018	0.081	0.969
13	122.7	4.785	0.013	0.061	0.794
14	124.9	4.984	0.009	0.045	0.637
15	126.9	5.139	0.007	0.034	0.503
16	128.5	5.261	0.005	0.025	0.393
17	129.9	5.360	0.003	0.018	0.304
18	131.1	5.441	0.002	0.013	0.234
19	132.1	5.507	0.002	0.009	0.178
20	132.9	5.562	0.001	0.007	0.136
21	133.7	5.608	0.001	0.005	0.103
22	134.3	5.646	0.001	0.004	0.077
23	134.9	5.678	0.000	0.003	0.058
24	135.3	5.705	0.000	0.002	0.044
25	135.7	5.728	0.000	0.001	0.033
26	136.1	5.748	0.000	0.001	0.024
27	136.4	5.764	0.000	0.001	0.018
28	136.6	5.778	0.000	0.000	0.013
29	136.8	5.790	0.000	0.000	0.010
30	137.0	5.800	0.000	0.000	0.007
31	137.1	5.809	0.000	0.000	0.005

Anexo H

Tabla de vida de *Pseudobatos productus* en Bahía Sebastián Vizcaíno con mortalidad M + F (0.24)

x	LT	mx	lx(M+F)	mx*lx(M+F)	mx*lx(M+F)*x
0	20.0	0.000	1.000	0.000	0.000
1	37.2	0.001	0.873	0.000	0.000
2	51.8	0.004	0.472	0.002	0.004
3	64.3	0.024	0.324	0.008	0.023
4	75.1	0.098	0.223	0.022	0.087
5	84.2	0.311	0.153	0.048	0.238
6	92.0	0.768	0.105	0.081	0.484
7	98.7	1.485	0.072	0.107	0.751
8	104.4	2.320	0.050	0.115	0.921
9	109.3	3.092	0.034	0.105	0.948
10	113.5	3.712	0.023	0.087	0.869
11	117.1	4.179	0.016	0.067	0.739
12	120.1	4.525	0.011	0.050	0.600
13	122.7	4.785	0.008	0.036	0.472
14	124.9	4.984	0.005	0.026	0.364
15	126.9	5.139	0.004	0.018	0.276
16	128.5	5.261	0.002	0.013	0.207
17	129.9	5.360	0.002	0.009	0.154
18	131.1	5.441	0.001	0.006	0.114
19	132.1	5.507	0.001	0.004	0.083
20	132.9	5.562	0.001	0.003	0.061
21	133.7	5.608	0.000	0.002	0.044
22	134.3	5.646	0.000	0.001	0.032
23	134.9	5.678	0.000	0.001	0.023
24	135.3	5.705	0.000	0.001	0.017
25	135.7	5.728	0.000	0.000	0.012
26	136.1	5.748	0.000	0.000	0.009
27	136.4	5.764	0.000	0.000	0.006
28	136.6	5.778	0.000	0.000	0.004
29	136.8	5.790	0.000	0.000	0.003
30	137.0	5.800	0.000	0.000	0.002
31	137.1	5.809	0.000	0.000	0.002