



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN
(BIOLOGÍA MARINA)

Demografía y vulnerabilidad de la raya tecolote *Rhinoptera steindachneri*
(Elasmobranchii: Rhinopteridae) en el golfo de California, México

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

L.B.M. LUIS DANIEL CARRILLO COLÍN

TUTOR:

DR. JUAN FERNANDO MÁRQUEZ FARÍAS
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. JAVIER TOVAR ÁVILA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

DR. JUAN CARLOS PÉREZ JIMÉNEZ
EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR (ECOSUR)

DR. JOSÉ LEONARDO CASTILLO GÉNIZ
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

DR. FELIPE AMEZCUA MARTÍNEZ
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

CD. MX. JUNIO 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**Demografía y vulnerabilidad de la raya tecolote
Rhinoptera steindachneri (Elasmobranchii:
Rhinopteridae) en el golfo de California, México.**

T E S I S

Que para obtener el grado académico de:

Maestro en Ciencias

(Biología Marina)

P r e s e n t a

LUIS DANIEL CARRILLO COLÍN

Director de tesis: Dr. Juan Fernando Márquez Farías

Comité tutorial: Dr. Javier Tovar Ávila
Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez
Dr. José Leonardo Castillo Géniz
Dr. Felipe Amezcua Martínez

México, CD. MX. Junio 2019.

“Todo aquello que el hombre ignora, no existe para él. Por eso el universo de cada uno, se resume al tamaño de su saber”.

Albert Einstein (1879-1955)

*A mi madre, María de la Luz Colín Hernández. La mujer más fuerte que conozco.
A mi padre, José Antonio Carrillo Espinosa. Por forjar los cimientos del hombre que soy hoy.*

*A mis hermanos, Juan Carlos y Mariano.
A Yvette y Sebastián, que les sirva de ejemplo.
A mi pauchis y mauchis, ojalá fueran eternos.*

A Karla Colín Molina, love u.

A mi Dulce, mi inspiración.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la inigualable formación académica y los apoyos otorgados para la culminación de mi posgrado. *¡Por mi raza hablará el espíritu!*

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de manutención otorgada durante mis estudios de posgrado.

A mi director de tesis, mentor y amigo, el Dr. Juan Fernando Márquez-Farías, por la inmejorable formación en este mundo de las pesquerías, por la confianza, los consejos, la ayuda en todos los sentidos, pero sobre todo, por brindarme su amistad dentro y fuera del laboratorio. *“Si he visto más lejos es porque estoy sentado sobre los hombros de gigantes”*.

A los integrantes del jurado de examen de grado: El Dr. José Leonardo Castillo-Géniz, por tenerme la confianza y escogermme para trabajar a su lado. Al Dr. Javier Tovar-Ávila, al Dr. Juan Carlos Pérez-Jiménez y el Dr. Felipe Amezcua-Martínez, por su tiempo, comentarios y observaciones que ayudaron a mejorar la calidad de este trabajo.

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento y admiración al Dr. Enric Cortés (NMFS-NOAA, Panama City, Florida), por aquella asesoría personal y sus invaluable observaciones a este trabajo que sin lugar a dudas lo enriquecieron y ayudaron a sacarlo a flote.

A mis amigos del laboratorio de investigación de la Facultad de Ciencias del Mar de la UAS, al Dr (c). Oscar G. Zamora-García, quien siempre puso el listón muy en alto. Al M. en C. Jesús E. Osuna-Soto, a la L.B.P. Carolina Espino-Leal, al L.B.P. Luis A. Guerra-Jiménez y a la M. en C. Nayeli Páez-Osuna, siempre recordaré esas tardes de trabajo y fiesta, nos veremos en el camino amigos!

ÍNDICE

| | |
|---|-----------|
| ÍNDICE..... | i |
| ÍNDICE DE FIGURAS | iii |
| ÍNDICE DE TABLAS | vi |
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 3 |
| 1.1. Taxonomía y descripción morfológica..... | 8 |
| 1.2. Distribución geográfica | 9 |
| 1.3. Estado de conservación | 9 |
| 2. ANTECEDENTES | 11 |
| 2.1. Biología reproductiva..... | 11 |
| 2.2. Edad y crecimiento..... | 12 |
| 2.3. Pesquerías..... | 13 |
| 2.4. Demografía..... | 14 |
| 2.5. Vulnerabilidad ecológica..... | 15 |
| 3. HIPÓTESIS | 18 |
| 4. OBJETIVO GENERAL..... | 18 |
| 4.1. Objetivos específicos..... | 18 |
| 5. ÁREA DE ESTUDIO | 19 |
| 5.1. Corrientes y masas de agua | 20 |
| 5.2. Mareas y dinámica oceánica | 20 |
| 5.3. Región biogeográfica y productividad primaria..... | 20 |
| 6. MATERIAL Y MÉTODOS..... | 22 |
| 6.1. Demografía..... | 22 |
| 6.1.1. Mortalidad natural..... | 24 |
| 6.1.2. Parámetros demográficos..... | 27 |
| 6.1.2.1. Supervivencia..... | 27 |
| 6.1.2.2. Tasa neta reproductiva (R_0)..... | 27 |
| 6.1.2.3. Tiempo generacional (G)..... | 27 |
| 6.1.2.4. Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r)..... | 28 |
| 6.1.2.5. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ)..... | 28 |
| 6.1.2.6. Tiempo de duplicidad poblacional (tx_2)..... | 28 |
| 6.1.2.7. Valor reproductivo (v_x)..... | 28 |
| 6.1.2.8. Esperanza de vida (e_x)..... | 29 |
| 6.1.2.9. Distribución estable por edades (c_x)..... | 29 |
| 6.1.3. Análisis de perturbación..... | 29 |
| 6.1.3.1. Sensibilidad (S_{ij})..... | 29 |
| 6.1.3.2. Elasticidad (E_{ij})..... | 30 |
| 6.1.4. Modelación de escenarios demográficos | 30 |
| 6.1.4.1. Enfoque Determinístico..... | 30 |
| 6.1.5. Aproximación a la tasa máxima intrínseca de crecimiento poblacional (r_{max})..... | 32 |
| 6.1.5.1. Enfoque Estocástico (Simulación de Monte Carlo) | 32 |
| 6.1.6. Derivaciones de la ecuación de Euler-Lotka..... | 36 |
| 6.1.6.1. Eberhardt, Majorowicz y Wilcox (1982)..... | 36 |
| 6.1.6.2. Myers, Mertz y Follow (1997)..... | 36 |
| 6.1.6.3. Potencial de rebote (1998)..... | 37 |
| 6.1.6.4. Método demográfico invariante (2005) | 38 |
| 6.1.6.5. Skalski, Millspaugh y Ryding (2008) | 38 |
| 6.1.7. Parámetros demográficos bajo condiciones de explotación..... | 39 |
| 6.1.7.1. Método de Chapman-Robson (1960) | 40 |

| | |
|---|------------|
| 6.1.7.2. Método de Regresión | 40 |
| 6.2. Vulnerabilidad..... | 41 |
| 6.2.1. Productividad Biológica (PB)..... | 41 |
| 6.2.2. Susceptibilidad de Captura (SC)..... | 44 |
| 6.3. Riesgo ecológico (RE)..... | 46 |
| 6.4. Vulnerabilidad (v) | 47 |
| 7. RESULTADOS..... | 48 |
| 7.1. Demografía bajo condiciones naturales | 48 |
| 7.1.1. Modelo determinístico | 48 |
| 7.1.1.1. Mortalidad natural..... | 48 |
| 7.1.1.2. Supervivencia..... | 49 |
| 7.1.1.3. Parámetros demográficos | 52 |
| 7.1.2. Modelo estocástico..... | 52 |
| 7.1.2.1. Parámetros demográficos | 52 |
| 7.1.3. Derivaciones ecuación Euler-Lotka | 57 |
| 7.1.4. Eigenvectores | 58 |
| 7.1.4.1. Valor reproductivo (vx)..... | 58 |
| 7.1.4.2. Distribución estable por edades (cx) | 59 |
| 7.1.4.3. Esperanza de vida (ex)..... | 59 |
| 7.1.5. Análisis de perturbación..... | 61 |
| 7.1.5.1. Análisis de sensibilidad (Sx) | 61 |
| 7.1.5.2. Análisis de elasticidad (Ex)..... | 61 |
| 7.2. Demografía bajo condiciones de explotación | 63 |
| 7.3. Vulnerabilidad..... | 67 |
| 7.3.1. Productividad biológica | 67 |
| 7.3.2. Susceptibilidad de captura | 68 |
| 7.3.3. Riesgo ecológico (RE) y vulnerabilidad (v) | 69 |
| 8. DISCUSIÓN..... | 71 |
| 9. CONCLUSIONES..... | 93 |
| 10. BIBLIOGRAFÍA..... | 94 |
| 11. ANEXOS | 112 |
| Anexo 1 | 112 |
| Anexo 2 | 114 |
| Anexo 3 | 114 |
| Anexo 4..... | 116 |
| Anexo 5..... | 118 |
| Anexo 6..... | 119 |
| Anexo 7..... | 120 |
| Anexo 8..... | 121 |
| Anexo 9..... | 122 |
| Anexo 10..... | 126 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Raya tecolote (<i>Rhinoptera steindachneri</i>) | 9 |
| Figura 2. Área de distribución de <i>R. steindachneri</i> | 9 |
| Figura 3. Área de estudio para <i>R. steindachneri</i> a lo largo del golfo de California. | 19 |
| Figura 4. Matriz de transición A compuesta por elementos a_{ij} que representan la probabilidad de que la clase de edad j aporte o contribuya a la clase de edad i | 23 |
| Figura 5. Diagrama idealizado del ajuste de los parámetros de la ecuación de Walker (1994)..... | 31 |
| Figura 6. Gráfica de crecimiento per cápita (r_{max}) para las poblaciones expuestas a un crecimiento poblacional logístico y exponencial..... | 32 |
| Figura 7. Diagrama idealizado del logaritmo natural de la captura frente a la edad que ilustra las extremidades típicas ascendentes (edades más jóvenes) y descendentes (edades más avanzadas) de una curva de captura..... | 39 |
| Figura 8. Evaluación de riesgo ecológico en función de la productividad y la susceptibilidad. El gráfico está dividido en tres secciones: la primera, un riesgo ecológico bajo, la segunda medio y la última alto.. | 46 |
| Figura 9. Vector de mortalidad de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California con la función de Peterson y Wroblewski (1984) a una longevidad de 13 (a) y 22 años (b)..... | 48 |
| Figura 10. Supervivencia (l_x) de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California en distintos escenarios. La gráfica superior muestra una longevidad de 13 años y la inferior de 22 años..... | 50 |
| Figura 11. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 1 bajo un modelo estocástico de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto en G , la cual representa el promedio..... | 53 |

| | |
|---|----|
| Figura 12. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 2 bajo un modelo estocástico de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto en <i>G</i> , que representa el promedio..... | 53 |
| Figura 13. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 3 bajo un modelo estocástico de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto en <i>G</i> , que representa el promedio..... | 54 |
| Figura 14. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 4 bajo un modelo estocástico de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto la <i>G</i> , que representa el promedio..... | 54 |
| Figura 15. Histograma de frecuencias de los valores de λ de <i>R. steindachneri</i> tras 5 mil simulaciones de Monte Carlo con distintos valores de entrada de <i>M</i> en la ecuación de Walker (1994). La línea roja representa una población en equilibrio. | 56 |
| Figura 16. Histograma de frecuencias de los valores demográficos de <i>R. steindachneri</i> tras 5 mil simulaciones de Monte Carlo con el valor de <i>M</i> de Hoenig (1983) en la ecuación de Walker (1994). La línea roja representa una población en equilibrio..... | 56 |
| Figura 17. Histograma de frecuencias de los valores demográficos de <i>R. steindachneri</i> tras 5 mil simulaciones de Monte Carlo con el valor de la r_{max} teorica (Skalski <i>et al.</i> , 2008). La línea roja representa el promedio..... | 58 |
| Figura 18. Valor reproductivo (v_x) de <i>Rhinoptera steindachneri</i> en el golfo de California bajo los mejores escenarios de cada metodología. Los puntos representan el promedio y las líneas verticales la desviación estándar..... | 59 |
| Figura 19. Distribución estable por edades (C_x) de la raya tecolote <i>R. steindachneri</i> del golfo de California bajo los mejores escenarios de cada metodología. | 60 |
| Figura 20. Esperanza de vida (e_x) de la raya tecolote <i>R. steindachneri</i> del golfo de California bajo los mejores escenarios de cada metodología. Los puntos representan el promedio y las líneas verticales la desviación estándar..... | 60 |
| Figura 21. Sensibilidad (S_x) a cada grupo de edad para los tres escenarios evaluados de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California..... | 61 |

| | |
|---|----|
| Figura 22. Elasticidad (Ex) a cada grupo de edad para los tres escenarios evaluados de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. | 62 |
| Figura 23. Superficie de respuesta de la tasa finita de crecimiento poblacional de <i>R. steindachneri</i> en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc). En la figura de abajo, la línea roja representa una población en equilibrio ($\lambda=1$)..... | 63 |
| Figura 24. Superficie de respuesta de la tasa neta reproductiva (Ro) de <i>R. steindachneri</i> en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc). En la figura de abajo, la línea roja representa una población en equilibrio ($Ro=1$)..... | 64 |
| Figura 25. Superficie de respuesta del tiempo generacional (G) de <i>R. steindachneri</i> en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc). | 65 |
| Figura 26. Superficie de respuesta del tiempo de duplicidad poblacional ($tx2$) de <i>R. steindachneri</i> en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc)..... | 66 |
| Figura 27. Curvas de captura de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. Método de Chapman-Robson (arriba) y método de regresión lineal (abajo), $n=695$ | 67 |
| Figura 28. Riesgo ecológico por efecto de la pesca artesanal e incidental para <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. Los números refieren a distintos cálculos de la productividad biológica (PB)..... | 70 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|--|----|
| Tabla I. Parámetros de historia de vida y demográficos de especies del género <i>Rhinoptera</i> . M : Mortalidad natural (años ⁻¹), ω : Longevidad (años), mx : Fecundidad (número de crías), λ : Tasa de crecimiento poblacional anual, Ro : Tasa neta reproductiva, G : Tiempo generacional, $tx2$: Tiempo de duplicidad poblacional. GC: Golfo de California..... | 15 |
| Tabla II. Parámetros de entrada de la tabla de vida de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California | 23 |
| Tabla III. Distribución probabilística y valores asignados a los parámetros de historia de vida de <i>R. steindachneri</i> de los escenarios 1-4. ω : longevidad, M : mortalidad natural, epm : edad de primera madurez, Φ : variable de ojiva de madurez (modelo logístico), a y b : constantes de la ecuación de Peterson y Wroblewski (1984)..... | 34 |
| Tabla IV. Valores de distribución probabilística previa a los parámetros de historia de vida de <i>R. steindachneri</i> del escenario 5. ω : longevidad, M : mortalidad natural, epm : edad de primera madurez, Φ : variable de ojiva de madurez (modelo logístico)..... | 35 |
| Tabla V. Valores de distribución probabilística a los parámetros utilizados en la función de M de Walker (1994) del escenario 5. M : mortalidad natural, Φ y γ : variables de dicha ecuación, X : valor de la media, σ : desviación estándar | 35 |
| Tabla VI. Escala de productividad biológica con base en diversos atributos biológicos modificada de Stobuski <i>et al.</i> (2001) y Hobday <i>et al.</i> (2007)..... | 43 |
| Tabla VII. Valores asignados a cada uno de los elementos utilizados para estimar la susceptibilidad de captura de <i>R. steindachneri</i> (Walker, 2005; Cortés <i>et al.</i> , 2010; Furlong-Estrada <i>et al.</i> , 2014; Tovar-Ávila <i>et al.</i> , 2016)..... | 45 |
| Tabla VIII. Clasificación de la calidad de los datos utilizados para estimar la PB y SC (Hobday <i>et al.</i> , 2007)..... | 46 |
| Tabla IX. Vector de valores de M de <i>R. steindachneri</i> ajustados con la función de Walker (1994) (escenario 5)..... | 49 |

| | |
|---|----|
| Tabla X. Valores de supervivencia acumulada de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California modelada con la ecuación de Walker (1994) con diferentes valores de M inicial a diferentes longevidades. ω = años..... | 51 |
| Tabla XI. Resultados promedio de los parámetros demográficos después de 5 mil simulaciones de Monte Carlo a las invariantes de historia de vida de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. λ : Tasa finita de crecimiento poblacional, r : Tasa intrínseca de crecimiento poblacional, R_0 : Tasa neta reproductiva (crías hembras), G : Tiempo generacional (años) y tx_2 : Tiempo de duplicidad poblacional (años) | 55 |
| Tabla XII. Valores de r_{max} con las variantes a la ecuación de Euler-Lotka..... | 57 |
| Tabla XIII. Parámetros demográficos de manera estocástica de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. d.e.= Desviación estándar..... | 57 |
| Tabla XIV. Contribución (%) de la elasticidad para la fertilidad, la supervivencia de juveniles y adultos de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California... .. | 62 |
| Tabla XV. Productividad biológica de <i>R. steindachneri</i> en el golfo de California. ER: Estrategia reproductiva, PR: Patrón de reclutamiento, NTM: Nivel trófico medio..... | 68 |
| Tabla XVI. Atributos y valor de la susceptibilidad de captura de <i>R. steindachneri</i> en el GC...69 | |
| Tabla XVII. Valores de v de <i>R. steindachneri</i> en el GC con base en distintos valores de PB...70 | |

RESUMEN

Rhinoptera steindachneri es una de las especies con mayor presencia en los desembarques de peces batoideos en el golfo de California, sin embargo, presenta características biológicas que la hacen susceptible a la sobrepesca y aunque no presente una pesca dirigida, es imperativo realizar estudios que permitan evaluar su resiliencia bajo condiciones naturales y su respuesta a diferentes patrones de explotación. De igual manera, evaluar su productividad biológica y susceptibilidad a distintos artes de pesca permitirá categorizar su vulnerabilidad relativa para desarrollar o mejorar las medidas de manejo existentes. En el presente trabajo se estimaron los parámetros demográficos de *R. steindachneri* en el golfo de California con ayuda de tablas de vida y matrices de Leslie, utilizando escenarios base y añadiendo presión pesquera mediante mortalidades por pesca (F) y edades de primera captura (epc). Para la construcción de los modelos se utilizó la mejor información disponible de la especie, incluyendo de edad y crecimiento, biología reproductiva y probando distintas funciones para estimar su mortalidad natural (M). La vulnerabilidad y el riesgo ecológico se estimaron a través de un análisis de productividad y susceptibilidad de captura (PSA). En el mejor escenario determinista, considerando únicamente M , la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) categorizó a la especie con un bajo potencial demográfico (1.04), debido principalmente a su baja fecundidad. La incertidumbre en la longevidad y otros parámetros se incorporó mediante versiones estocásticas de los modelos demográficos, en donde el mejor escenario reportó que la población aumenta en un $10\% \pm 1.2$ anualmente. El análisis de elasticidad reveló que la supervivencia de adultos contribuye en mayor medida a los cambios relativos de las tasas vitales de acuerdo al modelo determinístico y estocástico con las funciones derivadas de Euler-Lotka. De acuerdo a los escenarios de explotación, la especie es susceptible a la sobreexplotación con valores de $F > 0.2$ y bajas epc . El PSA indicó que *R. steindachneri* presenta alta vulnerabilidad y riesgo ecológico medio-alto debido a sus atributos de productividad biológica y susceptibilidad a ser capturada por los distintos artes de pesca. Se concluye que las medidas de protección y manejo deben ser enfocadas a organismos adultos para asegurar el reclutamiento a la parte reproductora de la población.

Palabras clave: Golfo de California, edad de primera captura, evaluación y manejo pesquero, mortalidad, pesquería incidental, riesgo ecológico.

ABSTRACT

Rhinoptera steindachneri is one of the species with the greatest presence in the landings of batoid in the Gulf of California, however, it has biological characteristics that make it susceptible to overfishing and although it does not present a directed fishery, it is imperative to carry out studies to evaluate its resilience under natural conditions and its response to different patterns of exploitation. In the same way, assessing their biological productivity and susceptibility to different fishing gears will allow us to categorize their relative vulnerability to develop or improve existing management measures. In the present study, the demographic parameters of *R. steindachneri* in the Gulf of California were estimated using life tables and Leslie matrices, using base scenarios and adding fishing pressure by values of fishing mortalities (F) and first catch ages (afc). For the construction of the models, the best available information of the species was used, including on age and growth, reproductive biology and testing different functions to estimate their natural mortality (M). Vulnerability and ecological risk were estimated through an analysis of productivity and susceptibility to capture (PSA). In the best deterministic scenario, considering only M , the finite population growth rate (λ) categorized the species as a low demographic potential (1.04), mainly due to its low fertility. The uncertainty in longevity and other parameters was incorporated through stochastic versions of the demographic models, where the best scenario reported that the population increases by $10\% \pm 1.2$ annually. The elasticity analysis revealed that adult survival contributes largely to the relative changes of vital rates according to the deterministic and stochastic model with the functions derived from Euler-Lotka. According to the exploitation scenarios, this species is susceptible to overexploitation with values $F > 0.2$ and low afc . The PSA indicated that *R. steindachneri* presents high vulnerability and medium-high ecological risk due to its biological productivity attributes and susceptibility to being caught by the different fishing gears. It is concluded that the protection and management measures should be focused on adult organisms to ensure the recruitment to the reproductive part of the population.

Keywords: Age at first capture, Bycatch, Ecological risk, fishery evaluation and management, Gulf of California, Mortality.

1. INTRODUCCIÓN

Los elasmobranquios muestran una amplia variedad de atributos de historia de vida, pero pueden clasificarse generalmente como especies con baja fecundidad, crecimiento lento, alta longevidad y madurez sexual tardía (Hoenig y Gruber, 1990; Cortés, 2000), requiriendo por lo tanto un manejo cuidadoso que evite su sobrepesca (Stevens *et al.*, 2000). Sin embargo, a pesar de su baja productividad biológica, son un grupo heterogéneo con distinta capacidad de recuperación (Smith *et al.*, 1998; Walker, 2005; Furlong-Estrada *et al.*, 2014). El potencial de algunas especies para soportar capturas sostenidas ha sido reconocido, aunque para lograr su uso sostenible se requiere información pesquera y biológica que permita ajustar las capturas (dirigida y/o incidental) a niveles adecuados (Walker, 1994).

La tendencia de las capturas mundiales de tiburones y rayas de los años 1990-2012 arrojó desembarcos promedio de 700, 000 t en los 90's y posteriormente un incremento en el año 2000 de 870, 000 t y de nuevo una reducción a 765, 000 t en el 2012 (FAO, 2015). En México, hubo un aumento en los volúmenes de pesca de condríctios de poco más de 20,000 t por año en promedio en los años 90's; para el periodo 2000-2005, este promedio aumentó a 25,000 t (FIES, 2007) y para el 2017, el volumen total de condríctios a nivel nacional fue mayor a 50,000 t (CONAPESCA, 2018). La mayor producción de estos recursos en aguas mexicanas proviene de la costa del Pacífico (78.6% de las capturas 2000-2009) (CONAPESCA, 2010).

Los desembarques de elasmobranquios de los estados con costa en el golfo de California (Sonora, Baja California, Baja California Sur y Sinaloa) están representados por 27 especies de tiburón y 23 de rayas de importancia pesquera, sin embargo, las familias de batoideos Rhinobatidae, Dasyatidae, Gymnuridae y Rhinopteridae representan 90% de la producción total de la pesca. Estos desembarques tuvieron una tendencia de captura de 6, 666 t en los años 90's, de 4, 944 t para el año 2000 y 4, 098 t para el 2002 (SAGARPA, 2006). Para el año 2017, se reportó un desembarco de batoideos total en el GC de 6,491 t, el cual representa el 57% del total nacional y el 79% del total del Pacífico (CONAPESCA, 2018). La familia Rhinopteridae únicamente es representada por una especie (*R. steindachneri*) en dichas pesquerías, la cual se encuentra entre las especies con mayor presencia en los desembarques

(Villavicencio-Garayzar, 1995; Márquez-Farías, 2002; Márquez-Farías y Blanco-Parra, 2006; Bizzarro *et al.*, 2007a; b).

Como lo indican las estadísticas, en el golfo de California (GC) se desarrolla la pesquería artesanal de rayas más grande del país, la cual se realiza la mayor parte del año con incrementos de esfuerzo durante la cuaresma y, la composición de sus capturas, método, y zona de pesca varía de acuerdo a la temporada. Esta actividad tiene una fuerte relevancia socioeconómica y constituye una fuente alternativa de empleo (Márquez-Farías, 2002; Márquez-Farías y Blanco-Parra, 2006). Aunado a esto, la pesquería industrial de camarón por medio de redes de arrastre llevada a cabo en Mazatlán, Sinaloa, es la más importante del país en términos de captura (Bizzarro *et al.*, 2009a). Estas redes de arrastre tienen baja selectividad de talla, por lo que la captura incidental de rayas es inevitable (Márquez-Farías *et al.*, 2005) y se cree que ésta última tiene un impacto sobre las poblaciones de rayas, ya que la flota camaronera opera en zonas de alta diversidad de elasmobranquios y en algunos casos opera en hábitats críticos de los mismos (Bizzarro *et al.*, 2009b).

Las pesquerías de estos grupos presentan una serie de problemáticas tales como: alta incidencia en la captura de organismos de todos los estadios de desarrollo (neonatos, juveniles y hembras preñadas), escasa información del esfuerzo pesquero, empleo de sistemas de captura con valores de selectividad variables y métodos de captura heterogéneos (CONAPESCA-IPN, 2004). Debido a la escasez de información de abundancia y esfuerzo sobre algunas especies de tiburones y rayas de importancia comercial, o capturada de manera incidental, que permita una evaluación cuantitativa mediante métodos tradicionales pesqueros, se usan métodos alternativos para evaluar de una forma rápida los efectos de la pesca sobre las poblaciones. Dichos métodos rápidos están basados en el uso de la mejor información disponible que permita identificar a las poblaciones y ecosistemas en riesgo, generando con ello elementos que ayuden a establecer de manera provisional una gestión de protección al recurso (Stobutzki *et al.*, 2002; Walker, 2005).

Idealmente, para la evaluación de estos recursos es útil contar con series de tiempo suficientemente largas de capturas, esfuerzo pesquero e índices de abundancia de captura relativa (intra e interanual) para determinar el patrón de explotación (Lara-Mendoza, 2016). Para el manejo pesquero, tales datos son complementarios a la información de la historia de

vida en la construcción de modelos poblacionales; sin embargo, la mayoría de las pesquerías de tiburones y rayas no cuentan con datos suficientes para aplicar este tipo de modelos, por lo que una alternativa es utilizar modelos poblacionales que dependen principalmente de los parámetros de la historia de vida de estos peces. Dichos modelos pueden proporcionar información muy útil para su evaluación y manejo (Cortés, 1998, 2004, 2007; Frisk *et al.*, 2002; Mollet y Cailliet, 2002; Simpfendorfer, 2005). Estos modelos se refieren principalmente a técnicas demográficas, las cuales sirven para conocer la productividad biológica de las especies, su resiliencia, potencial a la pesca y para identificar estadios vulnerables de las poblaciones. Estos análisis demográficos han venido cobrando importancia como herramientas potenciales de evaluación y manejo en pesquerías de elasmobranquios (Cortés, 1998, 2007; Márquez-Farías *et al.*, 1998; Mollet y Cailliet, 2002; Cortés *et al.*, 2015).

La utilización de análisis demográficos involucra información sobre la historia de vida de la especie como parámetros reproductivos (proporción de madurez, proporción sexual, fecundidad, ciclo reproductivo), estimaciones confiables de edad/crecimiento, longevidad y la supervivencia a edades específicas (Cortés, 1998; Cailliet y Goldman, 2004; Cortés *et al.*, 2015). Esos datos biológicos son particularmente difíciles de obtener para especies de larga vida y paradójicamente, estas especies tienden a ser las menos resilientes a la explotación pesquera y son las más necesitadas de evaluación (Heppell *et al.*, 1999; Musick, 1999).

Debido en parte a una relación mucho más directa entre el número de hembras adultas y el reclutamiento a la población, los modelos tradicionales de evaluación de poblaciones pesqueras como el de producción excedente y rendimiento por recluta, han producido a menudo sobreestimaciones de la productividad de las poblaciones de elasmobranquios (Holden, 1974; Musick, 1999). Las técnicas demográficas de tablas de vida (Cailliet, 1992; Cailliet *et al.*, 1992) y las basadas en matrices (Hoenig y Gruber, 1990; Heppell *et al.*, 1999) han demostrado un gran potencial en el entendimiento de las poblaciones de estas especies (Smith, 1997; Cortés, 2004). El desarrollo de estas tablas de vida y matrices de Leslie (Leslie, 1945) en estudios de elasmobranquios son útiles para determinar la productividad de las especies, así como para identificar estrategias de regulación y conservación (Hoenig y Gruber, 1990; Mollet y Cailliet 2002; Simpfendorfer, 2005). Ambos modelos permiten determinar el incremento de una población y la estructura de la población en un tiempo determinado, aunque las matrices de Leslie en particular permiten estimar los efectos de los disturbios de los parámetros vitales

(crecimiento, mortalidad y fecundidad) en la tasa de crecimiento poblacional (λ) (Simpfendorfer, 1999; Caswell, 2001). De tal manera, la ventaja del uso de la matriz de Leslie es la posibilidad de determinar los cambios absolutos (sensibilidad) y relativos (elasticidad) en λ debido a cambios en los parámetros vitales mencionados (Caswell, 2001; Frisk *et al.*, 2002; Cortés, 2007).

Las especies estrategias tipo-*K*, como lo es *R. steindachneri*, han demostrado ser vulnerables a la explotación pesquera (Hoenig y Gruber, 1990; Musick, 1999; Stevens *et al.*, 2000; Smith, 2005), pues sus características biológicas limitan seriamente su capacidad de soportar la presión de pesca o recuperarse de una sobrepesca (Holden, 1974; Stevens *et al.*, 2000). Al tener información relativamente limitada sobre su historia de vida y la variabilidad de la población de *R. steindachneri*, los análisis demográficos pueden ser una herramienta apropiada para establecer una comprensión básica de su dinámica poblacional y así poder evaluar la vulnerabilidad de la especie a su actual explotación pesquera.

Ante la necesidad de identificar especies que potencialmente están en mayor riesgo o necesitan manejo especial o protección urgente, en Australia se desarrolló y aplicó una nueva técnica de evaluación rápida (Stobutzki *et al.*, 2002; Hobday *et al.*, 2004; Tovar-Ávila, 2004; 2006; Braccini *et al.*, 2006; Walker, 2007). A este método se le llama “Evaluación de Riesgo Ecológico para los Efectos de la Pesca” (ERAEF por sus siglas en inglés) (Stobutzki *et al.*, 2002). Este método ha sido posteriormente aplicado en diversas pesquerías y poblaciones en otras partes del mundo (Walker, 2005; Hobday *et al.*, 2009; Patrick *et al.*, 2009, 2010; Cortés *et al.*, 2010; Tovar-Ávila *et al.*, 2010), incluyendo México (Furlong-Estrada *et al.*, 2014, 2017; Rocha-Gonzales, 2016; Tovar-Ávila *et al.*, 2016), modificándolo de acuerdo a las particularidades de cada lugar.

La evaluación de riesgo ecológico para los efectos de la pesca (ERAEF) categoriza la vulnerabilidad ecológica de una población explotada en baja, moderada o alta, tomando en cuenta su productividad biológica y susceptibilidad de captura a los métodos de pesca utilizados (Stobutzki *et al.*, 2002). El ERAEF contiene tres niveles jerárquicos de evaluación. El primer nivel, llamado “Intensidad de Escala y Análisis Consecuente” (INEAC), es de carácter completamente cualitativo y está basado en información existente y conocimientos de expertos

de una pesquería. Este nivel de evaluación es usado para identificar riesgos y consecuencias de las actividades de pesca en especies objetivo, especies comercializadas o incidentales, especies amenazadas, en peligro o protegidas, hábitats y comunidades (Walker, 2005; Hobday *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2007; Cortés *et al.*, 2010; Tovar-Ávila *et al.*, 2010; Cotter y Lart, 2011). El siguiente paso es el análisis semi-cuantitativo de productividad y susceptibilidad de las especies afectadas en las pesquerías (PSA) y es aplicado a los componentes que el INEAC haya catalogado con riesgo moderado o alto. El tercer nivel de esta evaluación es cuantitativo y está basado en un modelo para evaluar exhaustivamente los efectos de la pesca en poblaciones categorizadas como de moderado o alto riesgo por el PSA (Tovar-Ávila, 2006). Los tres niveles de evaluación son independientes y pueden ser utilizados directamente si se considera necesario, es posible aplicar el segundo nivel y no es necesariamente aplicar el nivel subsecuentemente (Walker, 2005; Hobday *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2007; Cortés *et al.*, 2010; Cotter y Lart, 2011).

El análisis de productividad y susceptibilidad de captura (PSA) es el segundo nivel de evaluación (semi-cuantitativo) del ERAEF, el cual se basa en la suposición de que el riesgo potencial para una especie impactada directa o indirectamente por la pesca depende de dos componentes principales: su productividad biológica, que está relacionada con la capacidad de recuperación de la especie; y su susceptibilidad a la pesca, que refleja cuan expuesta está a las actividades pesqueras (Stobutzki *et al.*, 2001, 2002; Hobday *et al.*, 2004, 2007; Smith *et al.*, 2007). A su vez, estos componentes se relacionan con distintos atributos que dependen de la biología y ecología de las especies en el caso de la productividad y de la distribución espacial de éstas. Las características de la pesquería y del arte de pesca en el caso de la susceptibilidad (Patrick *et al.*, 2010).

Este método es particularmente útil cuando no existen series temporales de captura para realizar evaluaciones poblacionales cuantitativas con métodos tradicionales. También permite determinar si la especie requiere atención prioritaria cuando, debido a sus historias de vida, es necesario aplicar medidas de manejo precautorias, antes de que pueda reunirse suficiente información como para hacer una evaluación cuantitativa, siendo el caso de muchos tiburones y rayas alrededor del mundo (Walker, 2005). Este análisis combina información biológica de las especies con las características de las pesquerías para evaluar de manera jerárquica su vulnerabilidad (*v*) y riesgo ecológico (*RE*) por la presión de la pesca. Para su realización, se

sirve de la mejor información disponible y da un enfoque precautorio para ayudar a establecer prioridades de investigación y destacar las especies que requieren atención urgente (Hobday *et al.*, 2011).

Dichos análisis demográficos y de vulnerabilidad son relativamente escasos para especies capturadas incidentalmente y descartadas (bycatch) dada la carencia de valor comercial o la baja o nula prioridad de manejo de la misma, como *R. steindachneri*, que es capturada de manera dirigida e incidentalmente por pesquerías de especies de rayas mixtas, donde son desembarcadas y vendidas para su consumo local (Bizzarro *et al.*, 2007a). Esta especie es muy susceptible a la pesca con chichorros, redes de arrastre, palangres y su carne es aprovechada para consumo propio o carnada (Flores-Pineda, 2008). Su realización adquiere una importancia para así aplicar métodos de evaluación de su vulnerabilidad a los efectos de la pesca que nos permitan delinear prioridades de investigación, así como destacar y concluir si la especie se encuentra en riesgo para que se apliquen medidas de protección urgente. De igual manera, determinar los parámetros demográficos permitirá evaluar la condición de la población, su capacidad de recuperación bajo condiciones naturales y su respuesta a diferentes niveles de explotación.

1.1. Taxonomía y descripción morfológica

El género *Rhinoptera* (Cuvier, 1829) está compuesto por 11 especies (Compagno, 1999) de las cuales *R. steindachneri* es la única especie que se encuentra presente en el Pacífico Oriental Tropical (POT) (Compagno *et al.*, 1995; Robertson y Allen, 2008). En el GC se le conoce comúnmente como raya tecolote. Es un batoideo de color café-pardo en la parte dorsal y vientre blanquecino, con un cuerpo dorso-ventralmente aplanado en forma rómbica con la cabeza conspicuamente marcada en el disco y dos lóbulos subrostrales a cada lado; el hocico se proyecta formando un lóbulo rostral bilobulado. Los dientes forman de seis a nueve placas superiores e inferiores (Robertson y Allen, 2008). El disco rómbico es 1.5 a 1.7 veces tan ancho como largo. Márgenes anteriores del disco convexos, márgenes posteriores cóncavos. Ojos y espiráculos en posición lateral; sin aleta caudal, con una pequeña dorsal en la base de la cola localizada delante de la espina aserrada. La cola delgada se diferencia claramente del cuerpo y constituye aproximadamente del 59 al 69% de la longitud total. Piel desnuda y lisa, con

excepción de la espina aserrada. Los arcos branquiales tienen branquiespinas pequeñas, anchas y poco numerosas. Su cortina nasal está bien desarrollada (Fig. 1) (Miramontes, 2011).



Figura 1. Raya tecolote (*Rhinoptera steindachneri*)

1.2. Distribución geográfica

La distribución de *R. steindachneri* abarca desde las costas de Baja California, México, hasta Perú, incluyendo el golfo de California (Love *et al.*, 2005; Bizzarro *et al.*, 2007b) y las islas Galápagos (Grove y Lavenberg, 1977) (Fig.2). Es una especie altamente migratoria, transitoria, que por lo general forma grandes grupos o que se desplaza en agregaciones libres (Bizzarro *et al.*, 2007a).



Figura 2. Área de distribución de *R. steindachneri*. Tomado y modificado de <https://www.iucnredlist.org/species/60130/12310749>

1.3. Estado de conservación

R. steindachneri se encuentra protegida por la NOM 029-PESC 2006, la cual es una estrategia de manejo que promueve el aprovechamiento racional y sostenible de los elasmobranquios. Dicha norma define el equipo y esfuerzo pesquero autorizado para tiburones

y rayas (D.O.F., 2007). De igual manera se encuentra bajo el resguardo de la veda temporal comprendida del 1o. de mayo al 31 de julio de cada año en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos (D.O.F., 2012). No se encuentra en ninguna categoría de riesgo en la NOM 059-SEMARNAT 2010 (D.O.F., 2010), sin embargo, está etiquetada como “casi amenazada” en la lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés: International Union for Conservation of Nature) (IUCN, 2014).

2. ANTECEDENTES

2.1. Biología reproductiva

Los machos de *R. steindachneri* poseen estructuras llamadas mixopterigios o claspers, que son proyecciones del borde interior de las aletas pélvicas, los cuales son utilizados para la cópula, insertándose en la cloaca de la hembra para la fecundación (Pratt *et al.*, 1990). Es una especie vivípara aplacentada (Hamlett *et al.*, 1985). En las hembras solo el ovario y el útero izquierdo son funcionales, presentando una fecundidad uterina de un embrión por hembra. En general, la especie exhibe una baja fecundidad, grandes tallas de nacimiento y madurez, y un ciclo reproductivo anual continuo y sincrónico (Burgos-Vázquez *et al.*, 2018).

Burgos-Vázquez *et al.* (2018) en un trabajo realizado en Bahía de la Paz, México, reportan un tamaño mediano de madurez de 71.8 cm de ancho de disco (AD) para hembras y 84.3 cm AD para hembras preñadas. La ovulación y el parto ocurren en mayo, junio y julio con tamaños de nacimiento que varían de 38.1-42 cm AD. Flores-Pineda (2008) reporta para Bahía Almejas, Baja California Sur, México, una hembra de 75 cm AD con embriones y la más grande de 84 cm AD con ovocitos maduros. Esta autora reportó un AD_{50%} de 80.4 cm.

Bizzarro *et al.* (2007a) encontraron un AD_{50%} para hembras de 70.2 cm. La fecundidad fue de un embrión por hembra, en donde los organismos nacen a finales de julio-principios de agosto. El periodo de gestación es de 11 a 12 meses y los organismos nacen entre los 38 y 45 cm AD. Todo lo anterior para localidades del noreste del Pacífico y del golfo de California (Bahía Kino y El Choyudo en Sonora, La Reforma en Sinaloa y Bahía Almejas en BCS, México).

Gámez-Moedano *et al.* (2006) determinaron que la época de apareamiento de *R. steindachneri* en Sinaloa, México, ocurre de junio a julio y que los embriones nacen en junio, con un tiempo de gestación de 11 a 12 meses. De acuerdo a estos autores, las tallas medias de madurez no difieren entre sexos (68-69 cm AD) y la edad de primera madurez es a los 5 años. Comprobaron también que la fecundidad es de una cría por parto, aunque encontraron en un ejemplar de 76 cm AD dos embriones, uno en cada útero.

Pérez-Jiménez (2011) describe la biología reproductiva de *Rhinoptera bonasus* en aguas del golfo de México. El $AD_{50\%}$ estimado para las hembras resultó de 89.1 cm AD y para machos de 76.4 cm AD. El periodo de gestación dura alrededor de 12 meses. El autor afirma que una vez que las hembras alcanzan la madurez, ovulan a mediados de marzo y junio del año uno y alumbran entre marzo y junio del año dos. Entre el alumbramiento y la siguiente ovulación transcurre un año en el que se lleva a cabo la vitelogénesis, por lo que estas hembras ovularán nuevamente entre mediados de marzo y mediados de junio del año tres. De esta manera, cada hembra de *R. bonasus* produce una cría cada dos años. Esto implica que cada año la mitad de las hembras maduras estarán gestando y la otra mitad estará en el proceso de la vitelogénesis, al igual que ocurre con *R. steindachneri*. Lo anterior tiene implicaciones demográficas relevantes.

Neer y Thompson (2005) realizan un trabajo sobre la biología reproductiva de *R. bonasus* en el noreste del golfo de México, en donde el ancho de disco (AD) promedio de maduración sexual para hembras y machos fue de 65.3 cm AD y 64.2 cm AD, respectivamente. La hembra madura más grande fue de 71.3 cm AD y el macho de 75 cm AD. Al igual que *R. steindachneri*, esta especie produce una sola cría por ciclo reproductivo, donde el periodo de gestación es de un año. La edad de madurez sexual de esta especie varía entre los 4 y 5 años de edad.

2.2. Edad y crecimiento

Los trabajos sobre la edad y crecimiento de *R. steindachneri* son escasos. En un estudio mediante métodos directos en vértebras para el sureste del golfo de California, Carrillo-Colín *et al.* (Sometido) reportan para la especie la formación de un par de bandas (una opaca y una hialina) anuales, donde la opaca se forma en los meses de primavera-verano y la hialina de otoño-invierno. Mediante inferencia multimodelos utilizando metodología Bayesiana, determinaron que el modelo que mejor se ajustó a los datos fue el de Gompertz con dos parámetros estimados: $AD_{\infty} = 105.72 \pm 7.89$ cm, $k = 0.137 \pm 0.021$ años⁻¹ y una talla de nacimiento (AD_0) de 40.62 ± 0.493 cm para hembras. Las edades estimadas fluctuaron entre 0-13 años de edad. La edad máxima para hembras y machos fue de 13 años, con 96.9 cm AD en hembras, mientras que para machos correspondió a un ejemplar de 92.9 cm AD.

López-López (2018) en la entrada del golfo de California, mediante la lectura de marcas de crecimiento en vértebras de *R. steindachneri*, reportan edades de 0-3 años en organismos de 23.7-61.5 cm AD. Los autores concluyen que las rayas capturadas en los arrastres de camarón son de menor longitud y edad que las capturadas por pesca dirigida.

Gómez-Moedano *et al.* (2006) determinaron 7 grupos de edad para cada sexo y 8 para sexos combinados. Los parámetros de crecimiento estimados mediante el modelo de von Bertalanffy fueron: $AD_{\infty} = 116.9$ cm, $k = 0.115$ años⁻¹, $t_0 = -3.869$ años para sexos combinados; $AD_{\infty} = 115.9$ cm, $k = 0.134$ años⁻¹ y $t_0 = -3.303$ años para hembra y $AD_{\infty} = 116.9$ cm, $k = 0.145$ años⁻¹ y $t_0 = -2.864$ años para machos. No se encontraron diferencias significativas entre sexos para las AD_{∞} ($p=0.054$). Las mayores edades observadas fueron de 12 años con 99 cm AD para las hembras y de 8 años con 95 cm AD para machos.

Para *R. bonasus*, Smith y Merriner (1987) reportan que las bandas hialinas son eventos anuales y el depósito de las mismas ocurre de noviembre a abril en la Bahía de Chesapeake. Las tallas variaron de 32-107 cm AD. Mediante el modelo de von Bertalanffy estiman parámetros de crecimiento para hembras de $AD_{\infty} = 125$ cm, $k = 0.119$ años⁻¹ y $t_0 = -3.764$ años y $AD_{\infty} = 119.2$ cm, $k = 0.0126$ años⁻¹ y $t_0 = -3.699$ años para machos. Neer y Thompson (2005) determinaron la edad y describen el crecimiento en talla a partir de vértebras de *R. bonasus* en el noreste del golfo de México, encontrando que el modelo de Gompertz fue el que mejor se ajustó a los datos observados, con un $AD_{\infty} = 110.0$ cm, $k = 0.133$ años⁻¹, $t_0 = -0.2573$ años y una edad máxima de 17 años para sexos combinados.

2.3. Pesquerías

Trabajos enfocados en la pesquería de *R. steindachneri* son escasos, el único estudio es el de Bizzarro *et al.* (2007a) para el noreste del océano Pacífico. Los artes de pesca utilizados fueron redes de enmalle de fondo (91.5%), redes de enmalle de superficie (6.0%), palangre de superficie (1.8%) y palangres de fondo (0.7%). *R. steindachneri* fue una de las especies recurrentes en los desembarques de verano, donde constituyó el 11.4% del total de los organismos capturados, en otoño el 5.8% y para el invierno un 6%. Estos autores concluyen que no hay pesca dirigida específicamente para *R. steindachneri* para el noreste del Pacífico, sino que es capturada en pesquerías dirigidas a especies mixtas, donde es desembarcada y

comercializada. Durante todo el año es capturada con redes agalleras de fondo de 13-33 cm de abertura de malla por pescadores que se dirigen a la pesca de batoideos abundantes de la zona (*Pseudobatos productus*, e *Hypanus dipeturus*), algunos cazones y teleósteos demersales. Para invierno es capturada también con palangre de fondo.

Para la parte sureste del Golfo de California (La Reforma, Sinaloa) *R. steindachneri* presentó pesca dirigida con redes agalleras de fondo de 28-41 cm de abertura de malla y profundidades de 10-5 cm para usarlas de carnada en la pesquería de cangrejos portunidos en verano. De igual manera fue capturada de manera incidental en las pesquerías de redes de enmalle para la pesca de algunos batoideos, especies del género *Menticirrhus*, pleuronectiformes y en pesquerías de palangre para cazón (*S. lewini*, *R. longurio* y *S. zygaena*) a finales del invierno y principios de primavera (Bizzarro *et al.*, 2007a).

López-López (2018), en su trabajo de estructura de tallas y descripción del crecimiento de batoideos provenientes de la pesca incidental en arrastres de camarón en la entrada del GC, reporta que *R. steindachneri* represento un 9 % del total.

2.4. Demografía

Trabajos previos demográficos de esta especie no se han realizado de manera completa (Tabla I), sin embargo, Rocha-Gonzales (2016) utilizando las propuestas de Jennings *et al.* (1998), Frisk *et al.* (2001) y Dulvy y Forrest (2010) reporta una tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) de 0.13. Gámez-Moedano *et al.* (2006) reportan una tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de 1.09 en el estado de Sinaloa, México. Al separar a la población por estadios, las elasticidades estimadas presentaron porcentajes de fertilidad del 13.06%, en la supervivencia de neonatos 13.06%, juveniles de 26.11% y para los adultos 47.78%, lo que indica que es en la supervivencia de adultos donde los cambios relativos de λ repercuten con más presencia. Neer *et al.* (2005) en su trabajo donde simulan la temperatura sobre el crecimiento individual y poblacional de *R. bonasus*, en el escenario más optimista, reportan un valor de $\lambda = 1.044$ a temperaturas más frías.

Tabla I. Parámetros de historia de vida y demográficos de especies del género *Rhinoptera*. *M*: Mortalidad natural (años⁻¹), ω : Longevidad (años), *mx*: Fecundidad (número de crías), λ : Tasa de crecimiento poblacional anual, *Ro*: Tasa neta reproductiva, *G*: Tiempo generacional, *tx2*: Tiempo de duplicidad poblacional. GC: Golfo de California.

| Especie | Área de estudio | <i>M</i> | ω | <i>mx</i> | λ | <i>Ro</i> | <i>G</i> | <i>tx2</i> | Fuente |
|-------------------------|-------------------------|----------|----------|-----------|-----------|-----------|----------|------------|------------------------------------|
| <i>R. steindachneri</i> | GC | 0.06 | - | 0.5 | 1.13 | - | - | - | Rocha-González (2016) |
| <i>R. steindachneri</i> | Sureste GC | 0.135 | 12 | 0.5 | 1.09 | 2.1 | 8.36 | 7.82 | Gámez-Moedano <i>et al.</i> (2006) |
| <i>R. bonasus</i> | Noreste golfo de México | 0.105 | 25 | 0.5 | 1.027 | 1.41 | 12.38 | - | Neer <i>et al.</i> (2005) |
| <i>R. bonasus</i> | Golfo de México | 0.342 | 13 | 1 | 0.870 | - | - | - | Grusha (2005) |

Existen varios estudios sobre demografía con batoideos en el GC sujetos a pesca incidental y dirigida en donde de manera general, los valores de λ han sido >1 , como en *P. glaucostigmus* ($\lambda = 1.18$; Lara-Mendoza, 2016), *P. productus* ($\lambda = 1.074$; Márquez-Farías, 2007), *H. dipterurus* ($\lambda = 1.14$; Smith, 2005), $\lambda = 1.2$ para *P. violacea* (Mollet y Cailliet, 2002), $\lambda = 1.23$, $\lambda = 1.22$ y $\lambda = 1.139$ para *L. erinacea*, *D. leavis* y *L. ocellata*, respectivamente (Frisk *et al.*, 2002), $\lambda = 1.2$ para *T. californica* por Neer y Cailliet (2001) y $\lambda = 1.075$ para *P. productus* por Downton-Hoffmann (2007), este último en costas del Pacífico (BCS), lo que indica que los batoideos tienden a aumentar su población o permanecer estables en condiciones naturales.

2.5. Vulnerabilidad ecológica

En México, el análisis de vulnerabilidad para *R. steindachneri* solo se ha hecho por dos autores, sin embargo, existen otros trabajos para varios tiburones, en especial aquellos incluidos en el apéndice II de la CITES. Flores-Pineda (2008), mediante un PSA, determinó la productividad biológica de *R. steindachneri* en Bahía Almejas, Baja California Sur, utilizando únicamente los parámetros reproductivos; la susceptibilidad a la captura la estimó por el arte de pesca utilizado en el área de estudio (red agallera). Dicho autor comenta que la especie presenta una baja productividad biológica y una alta susceptibilidad de captura, por lo tanto, concluye que es una especie de alto riesgo ecológico ante los efectos de la pesca.

Rocha-Gonzales (2016) realiza una evaluación de riesgo ecológico mediante un PSA a diez especies de batoideos capturados en la pesca artesanal del golfo de California, entre estas especies *R. steindachneri*, la cual, según el autor, presenta un valor alto de vulnerabilidad (1.93) con 1.26 de PB y 1.83 de SC.

Furlong-Estrada *et al.* (2017) en su trabajo del uso del PSA y de evaluación rápida de riesgo y manejo (M-risk) para valorar el impacto de la pesquería artesanal en 29 especies de tiburones en las costas de Baja California Sur, México, reportan que 28 especies presentaron una baja productividad biológica (PB), donde únicamente *M. californicus* presentó una moderada PB. 17 especies tuvieron una alta susceptibilidad y 12 de ellas una susceptibilidad moderada. Las cinco especies más vulnerables fueron *S. zygaena*, *S. californica*, *H. francisci*, *I. oxyrinchus*, y *C. falciformis*.

Tovar-Ávila *et al.* (2016) realizaron una evaluación de riesgo ecológico (RE) para las especies de tiburones incluidas en el apéndice II de la CITES. Mediante un PSA concluyen que, de las especies analizadas, el RE a los efectos de la pesca resultó ser alto para *C. carcharias*, *C. maximus*, *R. typus*, *S. lewini*, *S. zygaena* y *S. mokarran*, y únicamente medio para *C. longimanus*. Asimismo, las especies más vulnerables ($v > 1$) fueron *S. lewini* y *S. zygaena*, mientras que la menos vulnerable fue *C. longimanus*.

Furlong-Estrada *et al.* (2014) realizan una evaluación de riesgo ecológico de la pesca artesanal para los tiburones capturados en la entrada del golfo de California. Mediante un análisis de PSA determinaron que de las 20 especies evaluadas en función de los sistemas de captura (redes y palangres), el 65% (13 especies) presentaron productividad biológica media y el resto (35%) baja. La susceptibilidad de captura resultó baja para el total de las especies analizadas. Concluyen que el RE estimado fue alto para siete especies y medio para 13 de ellas, de igual manera, todas las especies se ubicaron en la categoría media de vulnerabilidad.

Garcés-García (2012) efectuó un análisis de riesgo ecológico para *C. limbatus* en la zona costera de Tamiahua, Veracruz, México. La productividad promedio con base en mortalidad y parámetros reproductivos fue relativamente baja (0.25) y el valor de susceptibilidad de captura resultó de 0.27, categorizado como nivel bajo de susceptibilidad. Finalmente, la vulnerabilidad a los efectos de la pesca artesanal resultó bajo para la especie.

Patrick *et al.* (2010) utilizaron un PSA para evaluar la vulnerabilidad de las poblaciones de algunos elasmobranquios a la sobrepesca en aguas de los Estados Unidos. El estudio incluyó especies con pesca objetivo (44%) y no objetivo (56%) y diez aspectos biológicos para evaluar la productividad y diez para la susceptibilidad a los artes de pesca. Reportan que en general, las poblaciones mostraron valores de vulnerabilidad superiores a 1 y las especies de tiburones altamente migratorios del Atlántico son las más vulnerables ($v=2.17$), mientras que las especies pelágicas costeras de California son menos vulnerables ($v=1.29$).

Rhinoptera steindachneri, al presentar características biológicas que indican ser susceptible a la sobrepesca, se vuelve necesario realizar trabajos que permitan evaluar la resiliencia de la población y la productividad bajo condiciones naturales y su respuesta a diferentes patrones de explotación. De igual manera, conocer la productividad biológica y la susceptibilidad a distintos artes de pesca nos permitirá categorizar la vulnerabilidad relativa de la población en el área de estudio. Esto delinearé prioridades de investigación y ayudará a conocer si la especie requiere medidas de protección urgente.

3. HIPÓTESIS

La raya tecolote *R. steindachneri* presenta características biológicas que sugieren una tasa de crecimiento poblacional baja, y como consecuencia, una restringida capacidad para soportar una explotación pesquera, por lo que la especie no contará con el vigor demográfico para mantenerse en niveles sostenibles a la presión actual que ejerce la pesquería dirigida e incidental en el golfo de California. Asimismo, la vulnerabilidad de la población de *R. steindachneri* en el área de estudio es alta, siendo afectado por las características de historia de vida y de la pesquería.

4. OBJETIVO GENERAL

Determinar los parámetros demográficos, analizar la capacidad de soportar distintos niveles de mortalidad por pesca y evaluar la vulnerabilidad por medio de un análisis de productividad y susceptibilidad para la raya tecolote *R. steindachneri* en el golfo de California.

4.1. Objetivos específicos

1. Realizar un análisis demográfico de *R. steindachneri* para estimar la tasa de crecimiento poblacional y otros parámetros demográfico considerando solo la mortalidad natural.
2. Determinar la respuesta de los parámetros demográficos a diferentes escenarios de explotación.
3. Determinar los atributos biológicos de *R. steindachneri* para valorar su productividad biológica (*PB*).
4. Determinar los atributos de explotación de *R. steindachneri* para valorar la susceptibilidad de captura (*SC*).
5. Determinar la vulnerabilidad de *R. steindachneri* en función de la *PB* y *SC*.

5. ÁREA DE ESTUDIO

La información utilizada proviene de distintos trabajos realizados a lo largo del golfo de California (GC) (Fig.3). Es un mar marginal también llamado “Mar de Cortés” que se encuentra entre la península de Baja California y la parte continental de México; tiene una extensión de aproximadamente 1,400 km de largo y 150 km de ancho promedio y una superficie de 257,158 km². Se encuentra ubicado en la parte noroccidental de México, entre los 22° 50' y 31° 58' de latitud Norte y de los 107° 20' hasta los 114° 45' de longitud Oeste, limitado en la parte Oeste por la península de Baja California y al Este por los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit y el norte de Jalisco (hasta Cabo Corrientes) con una orientación noroeste-sureste (Hernández-Méndez, 1998).

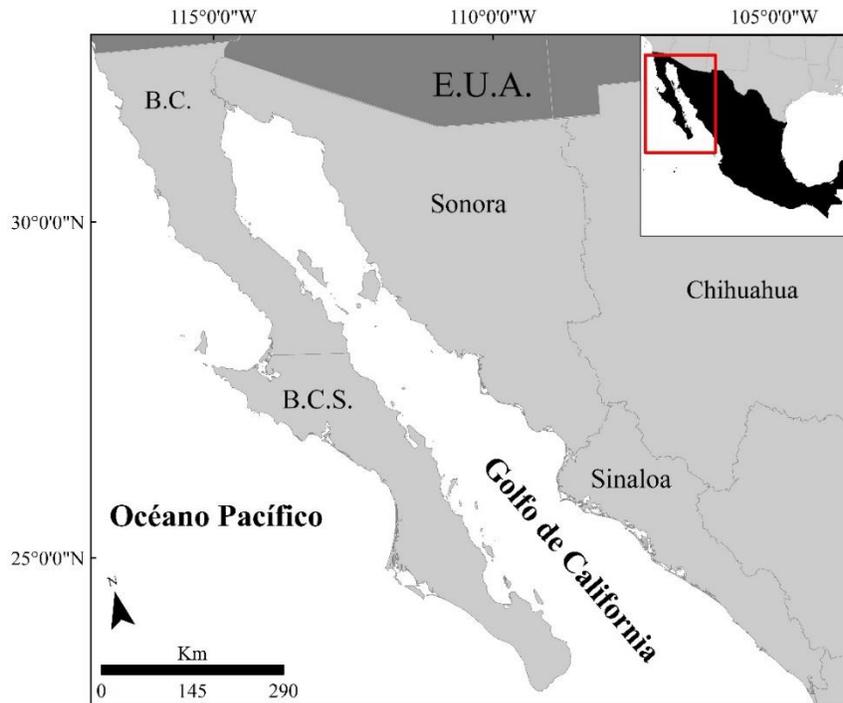


Figura 3. Área de estudio para *R. steindachneri* a lo largo del golfo de California.

El GC es una cuenca alargada y estrecha conectada al océano Pacífico, la cual ocupa una posición oceanográfica única. Dentro del golfo existen varias zonas: 1) zona de entrada, la cual comunica el GC con el océano Pacífico Oriental; 2) zona sur, la cual abarca desde Cabo San Lucas BCS hasta Cabo Corrientes, Jalisco; 3) el archipiélago o zona de islas con varios canales

estrechos; 4) zona norte; 5) alto golfo, la cual es la zona con una menor profundidad (0-30 m) (Lavin y Marinone, 2003).

5.1. Corrientes y masas de agua

Las corrientes superficiales varían significativamente durante todo el año, esto es debido a la respuesta de los cambios en la intensidad de los principales sistemas de vientos (Álvarez-Borrego y Schwartzlose, 1978). Durante el invierno y principio de la primavera, las aguas superficiales y subsuperficiales del Pacífico Oriental Tropical (POT) penetran solo en la región de la boca del golfo, pero en verano penetran prácticamente en toda la región sur (Lavín *et al.*, 1997). Existen seis diferentes masas de agua en el GC: a) agua de la Corriente de California con salinidades ≤ 34.5 ups y temperaturas entre los 12 y 18 °C, b) agua tropical superficial con salinidades < 35.0 ups y temperaturas ≥ 18 °C, c) agua del GDC con salinidades > 34.9 ups y temperaturas ≥ 12 °C, d) agua subtropical subsuperficial con salinidades ≥ 34.5 y ≤ 35.0 ups y temperaturas ≥ 9.0 y ≤ 18.0 °C, e) agua intermedia del Pacífico con salinidades ≥ 34.5 y ≤ 34.8 ups y temperaturas ≥ 4.0 y ≤ 9.0 °C) agua profunda del Pacífico con salinidades mayores a 34.5 ups y temperaturas menores a 4 °C (Castro *et al.*, 2006).

5.2. Mareas y dinámica oceánica

En el GC las amplitudes de marea oscilan de 1.2-7.2 pies. La entrada mareal ocurre en mayor magnitud por el lado Este y salida por el lado Oeste. Las constantes armónicas indican que las características iniciales de la marea semidiurna en el océano Pacífico, presenta una amplitud moderada de 30-54 cm en mareas semidiurnas y diurnas, las cuales se prolongan en diferentes fases a lo largo del golfo, en donde su amplitud inicial decrece hasta alcanzar 13 cm a la altura de Guaymas (Leal y Lavin, 2002).

5.3. Región biogeográfica y productividad primaria

El GC se encuentra dentro de la provincia biogeográfica Cortesiana (Briggs, 1974; Hendrickx y Salgado-Barragán, 1991; Hendrickx, 1997). Es una provincia reconocida mundialmente como una de las cinco con mayor biodiversidad y presenta un alto nivel de endemismo, característica debido a una gran variedad de hábitats, así como de ambientes

(Carvajal *et al.*, 2004). Los niveles de nutrientes en todo este sistema aumentan cada año mostrando baja estacionalidad. En la primavera, la productividad primaria tiende a aumentar del sur del golfo y hacia la parte norte, alcanzando valores altos en la región de las Grandes Islas (Valdez-Holguín *et al.*, 1995). El GC posee una productividad primaria con tasas elevadas debido a los procesos físicos de mezcla con nutrientes de la zona eufótica (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Las aguas con poco oxígeno y ricas en nutrientes son muy superficiales, por lo que se requiere relativamente poca energía para que estos nutrientes alcancen la zona eufótica. Así, las surgencias y la mezcla por mareas transportan agua profunda, fría y rica en nutrientes a la superficie (Álvarez-Borrego, 2002).

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. Demografía

Con base en la información biológica disponible para hembras de *R. steindachneri* (Tabla II), se construyeron modelos denso-independientes y estructurados por edades, donde se adoptó el supuesto de una población con un solo pulso de nacimiento anual y con censo posterior al periodo de reproducción (Márquez-Farías *et al.*, 1998; Cortés, 2002; Smith, 2005), para conocer la dinámica poblacional de la especie en el golfo de California. La fecundidad (m_x) se consideró constante a partir de la epm (edad de primera madurez) estimada utilizando la ecuación inversa del modelo de crecimiento de Gompertz a los datos reportados en talla por Bizarro *et al.* (2007a). De igual manera, la ojiva de madurez fue obtenida mediante el modelo de regresión logística binaria (Márquez-Farías, 2007). La edad máxima, coeficiente catabólico de crecimiento (k) y AD_∞ se obtuvieron de los datos reportados por Carrillo-Colín *et al.* (Sometido).

Asimismo, se estableció un procedimiento alternativo donde las tablas de vida y las matrices de Leslie para todos los escenarios demográficos determinísticos fueran construidas con una longevidad teórica calculada con la ecuación propuesta por Taylor (1958). El organismo más grande a partir del conteo de marcas concéntricas de crecimiento en las vértebras proporciona una estimación inicial de la longevidad de la especie, sin embargo, esta podría ser subestimada en una población en donde los organismos más viejos han sido removidos por la pesquería (Natanson *et al.*, 2007). Este método indica el tiempo de vida de la especie para alcanzar el 95% de su talla máxima estimada.

$$\omega = \frac{1}{k} \ln \left[\frac{\ln \frac{AD_0}{AD_\infty}}{\ln x} \right] \quad \text{Ec.1}$$

Donde $x=0.95$.

Para determinar los parámetros demográficos, dichas tablas de vida y matrices de Leslie (Leslie, 1945) fueron construidas con ayuda del complemento de Microsoft Excel Poptools del CSIRO (Hood, 2010) (<http://www.poptools.org/download/>).

Tabla II. Parámetros de entrada de la tabla de vida de *R. steindachneri* en el golfo de California

| Parámetro: | Valor: |
|---|--------------------------|
| Fecundidad | 1 embrión |
| E_{pm} | 6 años |
| Edad máxima | 13 años |
| Longevidad teórica | 22 años |
| Coefficiente de crecimiento (k) | 0.137 años ⁻¹ |
| Longitud máxima teórica (AD_{∞}) | 105.72 cm |

La matriz cuadrada A tuvo la dimensión de acuerdo a la longevidad de la especie (Caswell, 1989). La combinación de elementos a_{ij} de la matriz representa la probabilidad de que la clase de edad j aporte a la clase de edad i (Fig. 4), de tal manera que $a_{2,1}$ representa la probabilidad de que un individuo de clase de edad 1 contribuya a la clase de edad 2.

$$A = \begin{bmatrix} a_{1,1} & \dots & a_{1,n} \\ a_{2,1} & \dots & a_{2,n} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n,n} & \dots & a_{n,n} \end{bmatrix}$$

Figura 4.- Matriz de transición A compuesta por elementos a_{ij} que representan la probabilidad de que la clase de edad j aporte o contribuya a la clase de edad i .

Los elementos de la matriz están representados por la fecundidad por cápita (F_x) en el primer renglón y la probabilidad de supervivencia de la edad x a la $x+1$ P_x en la subdiagonal. Para este estudio, F_x representó el número de hembras producidas por cada hembra de la clase de edad x .

$$F_x = l_x m_x \tag{Ec.2}$$

Las proyecciones de la población se calcularon utilizando distintos escenarios demográficos mediante dos diferentes enfoques; determinístico y probabilístico (Mertz, 1970; Smith, 2005; Smith *et al.*, 2008). Así mismo, se trabajó bajo la hipótesis que la población de *R. steindachneri* en el golfo de California es un único stock.

6.1.1. Mortalidad natural

Los parámetros demográficos de *R. steindachneri* se estimaron a partir de 12 diferentes valores de M obtenidos al probar distintos modelos de mortalidad natural. Dichos modelos fueron comparados para determinar la influencia que tienen en cada uno de los diferentes componentes demográficos y se describen a continuación:

La ecuación propuesta por Hoenig (1983) es la más utilizada en elasmobranchios de manera estandarizada y utiliza la edad máxima observada para predecir la mortalidad total, suponiendo que $Z \approx M$ para una población en condición virgen o con explotación pesquera ligera (Simpfendorfer, 2005; Walker, 2005):

$$\ln Z = 1.46 - 1.01 \ln(\omega) \quad \text{Ec.3}$$

Donde ω es la edad máxima/longevidad teórica en años.

El método indirecto de Pauly (1980) para estimar M utiliza los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy y la temperatura media anual de la superficie del mar. Dicho método supone que existe una relación entre el tamaño máximo del organismo y la mortalidad natural (Simpfendorfer *et al.*, 2005):

$$\log M = -0.0066 - 0.279 (\log L_{\infty}) + 0.643 (\log k) + 0.4634(\log TSM) \quad \text{Ec.4}$$

Donde L_{∞} es el ancho de disco máximo (cm), k es el coeficiente catabólico de crecimiento (años^{-1}) y TSM es la temperatura media superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$) obtenida del servidor en línea del Weather Underground¹ de los años 2017-2018 en distintos puntos a lo largo del GC.

Jensen (1996), usando las invariantes de historia de vida de Beverton y Hold (Pauly, 1980; Charnov, 1993) como punto de partida, determinó las relaciones entre los parámetros de historia de vida y la mortalidad natural y demostró que había una relación teórica entre el valor de k y M (Ec.5), así como un equilibrio óptimo entre la reproducción y la supervivencia (Ec.6):

$$M = 1.5(k) \quad \text{Ec.5}$$

$$M = \frac{1.65}{Xm} \quad \text{Ec.6}$$

Donde k es el coeficiente catabólico de crecimiento y Xm es la edad de madurez.

Then *et al.* (2015) realizan una revisión al método propuesto por Hoenig (1983) y proponen una ecuación actualizada cuando los datos de la longevidad (T_{max}) están disponibles:

$$M = 4.899 T_{max}^{-0.916} \quad \text{Ec.7}$$

Peterson y Wroblewski (1984) estiman la mortalidad natural a cada grupo de edad cuando se cuenta con el peso como factor de escala, bajo la premisa de que mientras más peso tenga el organismo a cada t , la M disminuirá.

$$M_w = 1.28w^{-0.25} \quad \text{Ec.8}$$

Donde w es el peso entero del organismo en gramos.

Hewitt y Hoenig (2005) proponen la estimación de la M basado en la longevidad observada de una gran variedad de taxas, modificando el enfoque *the rule-of-thumb* utilizado por Quinn y Deriso (1999) y en el manual de métodos de evaluación de FAO (Sparre y Venema, 1998; Cadmia, 2003):

$$M = \frac{4.22}{t_{max}} \quad \text{Ec.9}$$

Donde t_{max} es la edad máxima en años.

Ralston (1987) plantea un modelo de mortalidad natural basado en el coeficiente de crecimiento individual (k) utilizando datos previos de 19 stocks de peces en una regresión media aritmética:

$$M = 0.0189 + 2.0 * k \quad \text{Ec. 10}$$

Rikhter y Efanov (1976) expresan una ecuación para calcular M basándose en una relación con la edad de primera madurez (epm). Estos autores utilizan la correlación del inverso de madurez sexual en función del exponente alométrico 0.72 obtenido de la regresión de 14 stocks de peces:

$$M = \frac{1.521}{t_m^{0.72}} - 0.155 \quad \text{Ec.11}$$

Donde t_m es la edad a la cual el 50% de los organismos es sexualmente maduro.

Chen y Watabane (1989) desarrollaron un estimador para M a cada grupo de edad. Esta aproximación contempla la alta mortalidad esperada a edades tempranas y la disminución de esta a edades avanzadas; asumiendo que M_t es inversamente proporcional a una medida de crecimiento (k):

$$M_t = \frac{k}{1 - e^{-k(t-t_0)}}, t \leq t_m \quad \text{Ec.12}$$

$$M_t = \frac{k}{a_0 + a_1(t-t_s) + a_2(t-t_s)^2}, t \geq t_m \quad \text{Ec.13}$$

Donde: $a_0 = 1 - e^{-(t-t_m)}$, $a_1 = k * e^{-k(t_m-t_0)}$, $a_2 = \frac{1}{2}k^2 e^{-k(t_m-t_0)}$, $t_s = -\frac{1}{2}\ln(1 - e^{kt_0}) + t_0$ y t_m = Edad de primera madurez.

Campana *et al.* (2001) proponen una estimación a la que el 99% de una cohorte habrían muerto cuando $Z \approx M$. Si t_m representa la longevidad y M corresponde al 1% de la supervivencia, entonces:

$$M = \frac{-\ln(0.01)}{t_m} \quad \text{Ec. 14}$$

6.1.2. Parámetros demográficos

6.1.2.1. Supervivencia

La proporción (l_x) que sobrevive al inicio de cada clase de edad puede derivarse de estimaciones de tasas de mortalidad naturales y se expresa de la siguiente manera:

$$l_x = \begin{cases} 1 e^{-M} & \text{cuando edad } x = 1 \\ l_{x-1} e^{-M} & \text{cuando edad } x > 1 \end{cases} \quad \text{Ec.15}$$

Donde l_{x-1} es el número de sobrevivientes a la clase de edad anterior y M es cada una de las mortalidades naturales.

6.1.2.2. Tasa neta reproductiva (R_o)

Mediante la matriz de Leslie se determinó la tasa neta reproductiva, el cual es un parámetro relacionado directamente con la reproducción y supervivencia. Es definido como el número de crías hembras producidas en promedio por cada hembra a lo largo de su vida (Caswell, 1989):

$$R_o = \sum_{x=0}^n l_x m_x \quad \text{Ec. 16}$$

Donde l_x es la supervivencia y m_x es la fecundidad a la edad x , respectivamente.

6.1.2.3. Tiempo generacional (G)

El tiempo generacional fue determinado por Caswell (1989) y se define como el tiempo medio que transcurre desde que los organismos nacen hasta que producen cada una de sus crías.

$$G = \left[\frac{\sum_{x=0}^n l_x m_x x}{\sum_{x=0}^n l_x m_x} \right] = \left[\frac{\sum_{x=0}^n l_x m_x x}{R_o} \right] \quad \text{Ec.17}$$

Donde l_x es la supervivencia y m_x es la fecundidad a la edad x , respectivamente. R_o es la tasa neta reproductiva.

6.1.2.4. Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r)

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional anual (r) representa el potencial de una población de aumentar o disminuir (Krebs, 1985). Una primera aproximación de r se puede obtener con la siguiente expresión:

$$r = \frac{\ln(R_0)}{\left[\frac{\sum_{x=0}^n l_x m_x x}{R_0} \right]} = \frac{\ln(R_0)}{G} \quad \text{Ec.18}$$

Un método más preciso para obtener la r es por medio de la ecuación fundamental de Euler-Lotka (Caswell, 1989) resolviéndola por iteración cambiando r hasta lograr la igualdad:

$$\sum_{x=0}^n l_x m_x e^{-rx} = 1 \quad \text{Ec.19}$$

6.1.2.5. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ)

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) puede ser expresada de manera finita calculando el valor de lambda (λ):

$$\lambda = e^r \quad \text{Ec.20}$$

6.1.2.6. Tiempo de duplicidad poblacional (t_{x2})

El tiempo teórico (en años) que tardará la población en duplicarse ($\lambda > 1$) fue determinado por medio de la ecuación 21 (Caswell, 1989):

$$t_{x2} = \left(\frac{\ln(2)}{r} \right) \quad \text{Ec.21}$$

6.1.2.7. Valor reproductivo (v_x)

El valor reproductivo v_x representa la contribución de cada grupo de edad x al crecimiento de la población y se calculó de acuerdo a Caswell (1989):

$$v_x = \left[\frac{e^{r(x+1)}}{l_x \sum_{x=0}^n e^{-r(y+1)} l_y m_y} \right] \quad \text{Ec.22}$$

6.1.2.8. Esperanza de vida (e_x)

La esperanza de vida se determinó de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$e_x = \left[\frac{\sum_{n=x}^{\infty} L_x}{l_x} \right] \quad \text{Ec.23}$$

Donde L_x es el número total de años vividos desde la edad x y l_x es la supervivencia a la edad x .

6.1.2.9. Distribución estable por edades (c_x)

La distribución de edades de una población estable se estimó por medio de Caswell (1989):

$$C_x = \left[\frac{e^{-rx} l_x}{\sum_{x=0}^{\infty} e^{-rx} l_x} \right] \quad \text{Ec.24}$$

6.1.3. Análisis de perturbación

Para evaluar la influencia de los cambios en los parámetros poblacionales (reproducción y supervivencia) en la matriz de Leslie sobre la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), se realizó un análisis de perturbación prospectiva (Caswell, 2001). Para lo anterior se calculó la sensibilidad (S_{ij}) y la elasticidad (E_{ij}) para medir los cambios absolutos y relativos en λ , respectivamente:

6.1.3.1. Sensibilidad (S_{ij})

La sensibilidad de las entradas de una matriz de proyección poblacional (S_{ij}) miden el impacto *absoluto* en la tasa de crecimiento poblacional (λ) de un cambio absoluto en cada elemento particular de la matriz, relativo a los cambios de la misma magnitud *absoluta* en otros elementos de la matriz (Caswell, 2001). La sensibilidad fue determinada por:

$$S_{ij} = \left[\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right] = \left[\frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle} \right] \quad \text{Ec.25}$$

6.1.3.2. Elasticidad (E_{ij})

La elasticidad de las entradas de una matriz de transición (E_{ij}) cuantifican el cambio relativo en las tasas de crecimiento poblacional (λ), que resultan de un cambio proporcional en cada elemento particular de la matriz (Caswell, 2001). Las elasticidades son sensibilidades estandarizadas que suman 1 por definición y están determinadas por:

$$E_{ij} = \left[\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{a_{ij}}{\lambda} \right] = \left[\frac{\partial \ln(\lambda)}{\partial \ln(a_{ij})} \right] \quad \text{Ec.26}$$

6.1.4. Modelación de escenarios demográficos

6.1.4.1. Enfoque Determinístico

Se establecieron cinco escenarios hipotéticos para estimar los valores de los parámetros que mejor representen a la población de *R. steindachneri* en el GC utilizando la mejor información biológica disponible. Dichos escenarios fueron construidos para evaluar el efecto de la mortalidad natural (M), la fecundidad a partir de un valor a la edad de primera madurez (epm) y considerando el efecto de una ojiva de madurez. Los distintos escenarios se describen a continuación:

- **Escenario 1:** M constante en todas las clases de edad y fecundidad constante a partir de la edad de primera madurez (epm).
- **Escenario 2:** M disminuye a la mitad a partir de la epm y efecto de la ojiva de madurez.
- **Escenario 3:** Vector de M (Peterson y Wroblewski, 1984) y fecundidad constante a partir de la epm .
- **Escenario 4:** Vector de M (Peterson y Wroblewski, 1984) y efecto de la ojiva de madurez.
- **Escenario 5:** Vector de M (Walker, 1994) ajustada con lx a la epm y efecto de la ojiva de madurez.

Para el escenario 5, la mortalidad fue modelada utilizando la ecuación de Walker (1994) modificada, tomando como valor de entrada cada uno de los valores de M de las ecuaciones 3-14:

$$M_t = M(e^{-\phi x} + 1 - e^{-\gamma x}) \quad \text{Ec.27}$$

Donde M es el valor de mortalidad obtenido de las ecuaciones 3-14, y Φ y γ son parámetros de la mortalidad natural que representan el decaimiento inicial de la mortalidad en individuos juveniles y el incremento de la mortalidad por vejez, respectivamente.

La ecuación 27 permite a la M variar con la edad, de modo que la mortalidad natural disminuye rápidamente en los primeros años de vida y aumenta gradualmente con la longevidad. Los parámetros de esta función en forma de “U” (Φ, γ) fueron ajustados mediante mínimos cuadrados comparando el valor esperado de lx calculados con los valores de la ecuación de Walker (1994) y valores de lx observados a la edad cero (100% de lx) y un valor de lx a la epm (Fig. 5) obtenido mediante la ecuación 28 (Goodyear, 1993; Dulvy y Forrest, 2010).

$$lx_a = e^{-M(a-1)} \quad \text{Ec. 28}$$

Donde lx_a es la supervivencia a la epm , M es la mortalidad natural y a en la edad de primera madurez.

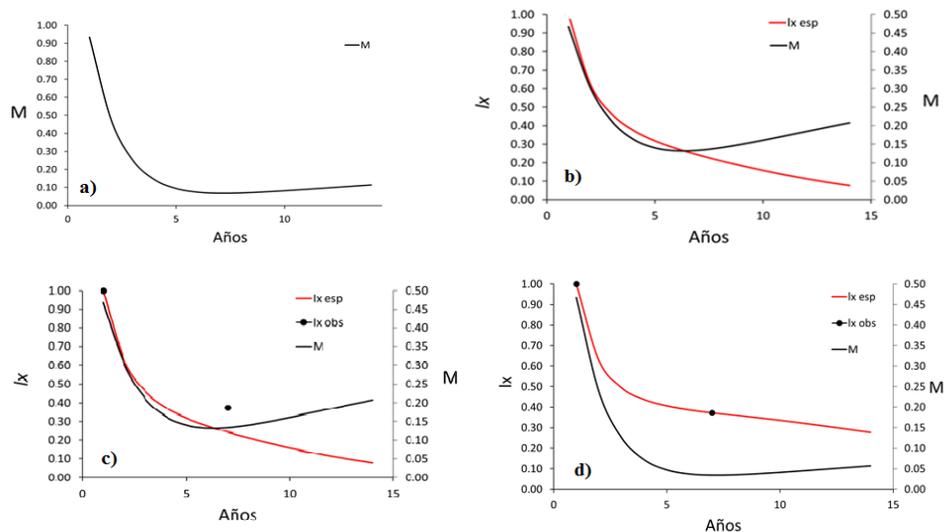


Figura.5. Diagrama idealizado del ajuste de los parámetros de la ecuación de Walker (1994). a) Vector de M , b) vector de lx esperada, c) valores observados de lx (puntos negros) y d) vector de M y de lx después del ajuste.

6.1.5. Aproximación a la tasa máxima intrínseca de crecimiento poblacional (r_{max})

Dada la incertidumbre en los parámetros de entrada para generar estimaciones reales de r_{max} (Fig. 6b), se decidió utilizar la propuesta de Cortés (2007, 2016) en utilizar supervivencias, reproducción y otras variables biológicas que se aproximan a los valores máximos que podrían alcanzarse en condiciones correspondientes a recursos ilimitados en ausencia de pesca. Esto incluye supuestos en el paradigma de denso-dependencia a niveles bajos de población. Se trabajó con el valor más pequeño de M dado un amplio rango de opciones, asegurando así la máxima supervivencia (Fig. 6a).

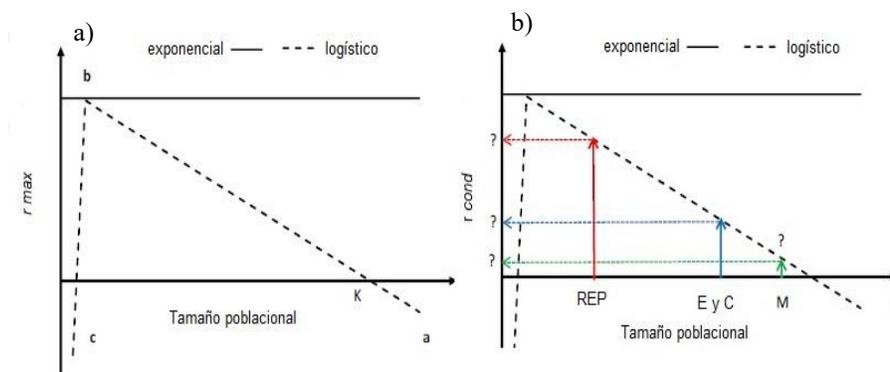


Figura 6. Gráfica de crecimiento per cápita (r_{max}) para las poblaciones expuestas a un crecimiento poblacional logístico y exponencial. *REP*: Información de reproducción, *E* y *C*: Información de edad y crecimiento, *M*: mortalidad natural, *K*: capacidad de carga, r_{cond} : tasa intrínseca de crecimiento poblacional condicional. Tomado y modificado de Cortés (2016).

6.1.5.1. Enfoque Estocástico (Simulación de Monte Carlo)

La incertidumbre en los parámetros de historia de vida fue considerada usando modelos probabilísticos variando las tasas vitales específicas a la edad y la estructura poblacional usando la técnica de simulación de Monte Carlo (Caswell, 2001; Cortés, 2002; Smith, 2005; Smith *et al.*, 2008). Dichas simulaciones fueron realizadas en hojas de cálculo de Microsoft Excel equipadas con Crystal Ball® Oracle. El promedio de los parámetros demográficos fue calculado tras realizar 5 mil simulaciones, con un límite de confianza superior del 97.5% y uno inferior del 2.5% para cada escenario.

Las distribuciones probabilísticas de los parámetros de la historia de vida de *R. steindachneri* variaron según el escenario. Los valores de los escenarios 1-4 se muestran en la Tabla III. Para el escenario 5, se utilizaron las mismas distribuciones y valores usados en los escenarios 1-4 (Tabla IV), sin embargo, también se añadió estocasticidad a los parámetros utilizados en la función de M de Walker (1994) (Tabla V). Las graficas de las distribuciones se pueden apreciar en el anexo 1

Tabla III. Distribución probabilística y valores asignados a los parámetros de historia de vida de *R. steindachneri* de los escenarios 1-4. ω : longevidad, M : mortalidad natural, epm : edad de primera madurez, Φ : variable de ojiva de madurez (modelo logístico), a y b : constantes de la ecuación de Peterson y Wroblewski (1984)

| Escenario | Parámetros | Tipo de distribución probabilística | Valores | Fuente |
|-----------|------------|-------------------------------------|---|---|
| 1 | ω | Triangular | Mínimo: 13 años* Más probable: 22 años** Máximo: 25 años*** | * Carrillo-Colín <i>et al.</i> (Sometido). **Longevidad teórica (Taylor, 1958). ***30% de incremento del Δ de edad máxima y longevidad teórica como límite superior para incorporar incertidumbre. |
| | M | Normal | \bar{X} : 0.190 σ : 0.019 | Valor más pequeño de las ecuaciones 2-13 (Hoenig, 1983). |
| | epm | Normal | \bar{X} : 6 años* σ : 0.6** | *Bizarro <i>et al.</i> (2007a). ** 10% del valor promedio. |
| 2 | ω | Triangular | Mínimo: 13 años* Más probable: 22 años** Máximo: 25 años*** | * Carrillo-Colín <i>et al.</i> (Sometido). **Longevidad teórica (Taylor, 1958). ***30% de incremento del Δ de edad máxima y longevidad teórica como límite superior para incorporar incertidumbre. |
| | M | Uniforme | \bar{X} : 0.190 σ : 0.019 | Valor más pequeño de las ecuaciones 2-13 (Hoenig, 1983). |
| | epm | Normal | \bar{X} : 6 años* σ : 0.6** | *Bizarro <i>et al.</i> (2007a). ** 10% del valor promedio. |
| | Φ | Normal | \bar{X} : 0.715* σ : 0.071** | *Bizarro <i>et al.</i> (2007a), presente estudio. ** 10% del valor promedio. |
| 3 | ω | Triangular | Mínimo: 13 años* Más probable: 22 años** Máximo: 25 años*** | * Carrillo-Colín <i>et al.</i> (Sometido). **Longevidad teórica (Taylor, 1958). ***30% de incremento del Δ de edad máxima y longevidad teórica como límite superior para incorporar incertidumbre. |
| | epm | Normal | \bar{X} : 6 años* σ : 0.6** | *Bizarro <i>et al.</i> (2007a). ** 10% del valor promedio. |
| | a | Normal | \bar{X} : 1.92* σ : 0.19** | *Peterson y Wroblewski (1984). **10% del valor promedio. |
| | b | Normal | \bar{X} : 0.25* σ : 0.025** | *Peterson y Wroblewski (1984). **10% del valor promedio. |
| 4 | ω | Triangular | Mínimo: 13 años* Más probable: 22 años** Máximo: 25 años*** | * Carrillo-Colín <i>et al.</i> (Sometido). **Longevidad teórica (Taylor, 1958). ***30% de incremento del Δ de edad máxima y longevidad teórica como límite superior para incorporar incertidumbre. |
| | epm | Normal | \bar{X} : 6 años* σ : 0.6** | *Bizarro <i>et al.</i> (2007a). ** 10% del valor promedio. |
| | Φ | Normal | \bar{X} : 0.715* σ : 0.071** | *Bizarro <i>et al.</i> (2007a), presente estudio. ** 10% del valor promedio. |
| | a | Normal | \bar{X} : 1.92* σ : 0.19** | *Peterson y Wroblewski (1984). **10% del valor promedio. |
| | b | Normal | \bar{X} : 0.25* σ : 0.025** | *Peterson y Wroblewski (1984). **10% del valor promedio. |

Tabla IV. Valores de distribución probabilística previa a los parámetros de historia de vida de *R. steindachneri* del escenario 5. ω : longevidad, M : mortalidad natural, epm : edad de primera madurez, Φ : variable de ojiva de madurez (modelo logístico)

| Parámetros | Tipo de distribución probabilística | Valores | Fuente |
|------------|-------------------------------------|---|--|
| ω | Triangular | Mínimo: 13 años* Más probable: 22 años** Máximo: 25 años*** | * Carrillo-Colín <i>et al.</i> (<i>Sometido</i>). **Longevidad teórica (Taylor, 1958). ***30% de incremento del Δ de edad máxima y longevidad teórica como límite superior para incorporar incertidumbre. |
| epm | Normal | \bar{X} : 6 años* σ : 0.6** | *Bizzarro <i>et al.</i> (2007a). ** 10% del valor promedio. |
| Φ | Normal | \bar{X} : 0.715* σ : 0.071** | *Bizzarro <i>et al.</i> (2007a), presente estudio. ** 10% del valor promedio. |

Tabla V. Valores de distribución probabilística a los parámetros utilizados en la función de M de Walker (1994) del escenario 5. M : mortalidad natural, Φ y γ : variables de dicha ecuación, \bar{X} : valor de la media, σ : desviación estándar

| Parámetros | Tipo de distribución probabilística | Hoenig (1983) | Pauly (1980) | Jensen 1 (1996) | Jensen 2 (1996) | Then <i>et al.</i> (2015) | Raltson (1987) | Hewit & Hoenig (2005) | Rikhter & Efanov (1976) | Campana <i>et al.</i> (2001) |
|------------|-------------------------------------|---|-------------------------------------|---|--|--|--|--|--|---|
| M | Normal | \bar{X} : 0.190 σ : 0.019 | \bar{X} : 0.53 σ : 0.03 | \bar{X} : 0.20 σ : 0.02 | \bar{X} : 0.275 σ : 0.027 | \bar{X} : 0.28 σ : 0.02 | \bar{X} : 0.301 σ : 0.030 | \bar{X} : 0.192 σ : 0.019 | \bar{X} : 0.26 σ : 0.02 | \bar{X} : 0.209 σ : 0.020 |
| Φ | Normal | \bar{X} : 0.077 σ : 0.007 | \bar{X} : 0.44 σ : 0.04 | \bar{X} : 0.07 σ : 0.007 | \bar{X} : 0.088 σ : 0.008 | \bar{X} : 0.08 σ : 0.008 | \bar{X} : 0.086 σ : 0.008 | \bar{X} : 0.087 σ : 0.008 | \bar{X} : 0.08 σ : 0.008 | \bar{X} : 0.076 σ : 0.007 |
| γ | Normal | \bar{X} : 8×10^{-4} σ : 8×10^{-5} | \bar{X} : 0.23 σ : 0.02 | \bar{X} : 53×10^{-6} σ : 53×10^{-7} | \bar{X} : 0.009 σ : 0.0009 | \bar{X} : 0.009 σ : 0.0009 | \bar{X} : 0.008 σ : 0.0008 | \bar{X} : 0.008 σ : 0.0008 | \bar{X} : 0.007 σ : 0.0007 | \bar{X} : 0.0005 σ : 5×10^{-5} |

6.1.6. Derivaciones de la ecuación de Euler-Lotka

Se exploraron cinco métodos distintos para calcular r_{max} derivados de la ecuación fundamental de Euler-Lotka y conocer el nivel de subestimación de la r_{obs} . Estas variantes suponen denso-dependencia y denso-independencia. Fueron calculadas utilizando el lenguaje de programación Rstudio ® Ver. 1.0.153.

6.1.6.1. Eberhardt, Majorowicz y Wilcox (1982)

Derivaron una expresión donde asumen tasas constantes de supervivencia y fecundidad de adultos. Esta ecuación ha sido utilizada para calcular tasas de crecimiento poblacional de varios vertebrados terrestres y marinos (Skalski *et al.*, 2008):

$$e^{ra} - e^{-M}(e^r)^{a-1} - ml_{\alpha} \left(1 - \left(\frac{e^{-M}}{e^r} \right)^{w-a+1} \right) = 0 \quad \text{Ec. 29}$$

Donde a es la edad de primera reproducción, m es fecundidad constante, w es la longevidad y r es la tasa intrínseca de crecimiento observada.

6.1.6.2. Myers, Mertz y Follow (1997)

A partir de la ecuación de Euler-Lotka, derivaron una ecuación asumiendo una supervivencia y reproducción constante e incorporando dependencia a la densidad a través de una cantidad conocida como $\tilde{\alpha}$, el número de hembras producidas por cada madre cada año a un nivel muy bajo de abundancia de reproductores. Esta ecuación, con r_{obs} considerada como r_{max} , se ha utilizado para calcular r_{max} en peces marinos y mamíferos terrestres y marinos (Hutchings *et al.*, 2012) y es considerada una medida estándar del riesgo de extinción (Dulvy *et al.*, 2004):

$$e^{r a} - e^{-M}(e^r)^{a-1} - \tilde{\alpha} - 1 = 0 \quad \text{Ec.30}$$

Donde a es la edad de primera madurez, e^{-M} es la probabilidad de la supervivencia de adultos derivada únicamente por mortalidad natural, $\tilde{\alpha}=m$: número de peces de la edad 0 producidos por cada madre y r es la r_{obs} .

6.1.6.3. Potencial de rebote (1998)

Este método fue desarrollado por Smith *et al.* (1998) y también es una modificación a la ecuación de Euler-Lotka, que incorpora conceptos denso-dependientes al asumir una respuesta compensatoria a la reducción de la población provocada por una mayor supervivencia pre-adulta (Cortés, 2016).

$$\sum_{x=a}^w l_x m_x e^{-rx} - 1 = 0 \quad \text{Ec. 31}$$

Si l_x se expresa en términos de supervivencia a la edad de primera madurez $l_a e^{-M(x-a)}$ y m_x se reemplaza con una fecundidad constante (número promedio de crías hembra por hembra), completando los términos de la sumatoria:

$$e^{-(M+r)} + l_x m e^{-ra} (1 - e^{-(M+r)(w-a+1)}) - 1 = 0 \quad \text{Ec. 32}$$

La supervivencia de juveniles $l_a = l_{a,z}$ que hace que la mortalidad incrementada $Z = (M+F)$ sea sostenible ($r=0$) se calculó a partir de la siguiente ecuación estableciendo $M=Z$ y $r=0$:

$$e^{-(Z)} + l_{x,z} m (1 - e^{-(Z)(w-a+1)}) - 1 = 0 \quad \text{Ec. 33}$$

Si eliminamos F ($Z=M$), la población bajo la supervivencia a la *epm* (l_a, z) rebotará a una tasa de productividad de r_z , que se encuentra al sustituir $l_{x,z}$ en la ecuación 33 y resolviéndola iterativamente (Au y Smith, 1997). Dicho potencial de rebote r_z representa la tasa de crecimiento poblacional en el máximo rendimiento sostenible (MRS) (Cortés, 2016).

6.1.6.4. Método demográfico invariante (2005)

El método demográfico invariante (*DIM* por sus siglas en inglés) (Niel y Lebreton, 2005) combina un modelo matricial basado en la edad con un modelo alométrico. El modelo matricial supone supervivencias a edades adultas y fecundidad constante ($s = e^{-M}$), al igual que un promedio del tiempo generacional ($T = \frac{a+s}{\lambda-s}$), donde a es la edad de primera reproducción. El modelo alométrico está basado en la relación entre r_{max} , T y la biomasa (M), de tal modo que $r_{max} = a_r M^{-0.25}$ y $T = a_T M^{-0.25}$; que al multiplicarse producen la tasa máxima adimensional de crecimiento poblacional o $r_{max} T = a_r a_T = a_{rT}$. Cuando se combina con el método basado en matrices, el modelo alométrico proporciona una ecuación para el método demográfico invariante que se define como:

$$e^r = e^{\left[\frac{1}{\left(a + \frac{e^{-M}}{e^r - e^{-M}} \right)} \right]} \quad \text{Ec. 34}$$

6.1.6.5. Skalski, Millspaugh y Ryding (2008)

Propusieron una modificación adicional a la ecuación anterior para tomar en cuenta la supervivencia acumulada a la epm y explícitamente permite a la longevidad ir al infinito, por lo tanto, no requiere estimaciones de w , que son a menudo inciertas y desconocidas:

$$e^{ra} - e^{-M}(e^r)^{a-1} - ml_a - 1 = 0 \quad \text{Ec.35}$$

Donde a es la edad de primera madurez, e^{-M} es la probabilidad de la supervivencia de adultos derivada únicamente por mortalidad natural, $\tilde{a}=m$: número de peces de la edad 0 producidos por cada madre y la supervivencia acumulada desde la edad 0 a la epm , r es la r_{obs} .

Una vez obtenido el mejor resultado de r_{max} , se utilizó dicho valor para conocer qué valores de M debería de tener la especie para presentar ese crecimiento poblacional. Posterior a eso, se construyó un escenario estocástico con la misma variabilidad y metodología de la tabla IV.

6.1.7. Parámetros demográficos bajo condiciones de explotación

A partir del mejor escenario demográfico de manera natural (Skalski *et al.*, 2008), se estimaron los parámetros demográficos bajo diferentes escenarios de explotación considerando el efecto de valores teóricos de mortalidad por pesca (F) desde 0 hasta 0.9 en intervalos de 0.1 y edades de primera captura (epc) desde 0 hasta 22 años. Debido a la dificultad de analizar de manera visual la combinación del efecto bivariado de incluir epc y F a cada parámetro, se realizaron graficas 3-D con la finalidad de representar la superficie de respuesta de dichos parámetros demográficos (Márquez-Farías y Castillo-Géniz, 1998; Márquez-Farías *et al.*, 1998, Márquez-Farías, 2007; Lara-Mendoza, 2016).

Se estimó un valor de mortalidad total (Z) y por pesca (F) a partir de una curva de captura utilizando frecuencias de *R. steindachneri* para cada edad utilizando *Rstudio* ver. 1.0.153. La disminución exponencial de los peces con la edad se vuelve lineal si trazamos el logaritmo natural de la captura contra la edad (Ogle, 2016). La curva tiene una extremidad izquierda ascendente (que representa las edades de los peces que no son completamente vulnerables), un pico (que representa la edad en la que se vuelven completamente vulnerables) y un miembro descendente derecho (que representa las edades que son completamente vulnerables al arte). La tasa de mortalidad se estimó a partir de la edad en la sección derecha de la curva de captura (Fig.7) (Smith *et al.*, 2012).

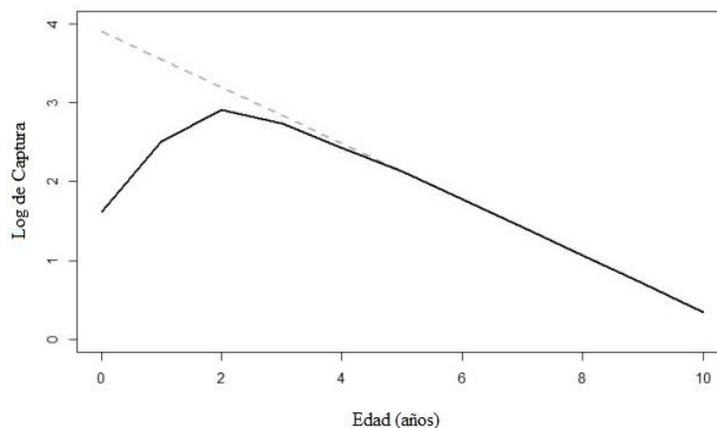


Figura 7. Diagrama idealizado del logaritmo natural de la captura frente a la edad que ilustra las extremidades típicas ascendentes (edades más jóvenes) y descendentes (edades más avanzadas) de una curva de captura. La línea gris discontinua representa la captura de registro idealizada si todas las clases de edad hubieran sido completamente vulnerables al arte de pesca (Tomado y modificado de Ogle, 2016).

6.1.7.1. Método de Chapman-Robson (1960)

Chapman y Robson (1960) proponen un método para estimar la supervivencia (S) a partir de datos de captura por edad. La aplicación de su método requiere recodificar las edades de modo que la primera edad totalmente reclutada en la sección descendente de la curva de captura se establezca en 0. La estimación de Chapman-Robson de la tasa de supervivencia anual es:

$$\hat{S} = \frac{T}{n+T-1} = \frac{\bar{T}}{1+T-\frac{1}{n}} \quad \text{Ec. 36}$$

Hoenig *et al.* (1983) mostró que se podía obtener una estimación no sesgada de Z a partir de \hat{S} :

$$\hat{Z} = -\log(\hat{S}) - \frac{(n-1)(n-2)}{n(T+1)(N+T-1)} \quad \text{Ec. 37}$$

Donde n es el número total de peces observados en la sección descendente de la curva de captura, T es la suma de las edades recodificadas de los peces en la sección descendente de la curva de captura (es decir, la suma de la captura multiplicada por la edad registrada), \bar{T} es la edad media recodificada de los peces en la parte descendente de la curva de captura (es decir, $\bar{T} = \frac{T}{n}$) y \hat{S} es la tasa anual de supervivencia con edades recodificadas (Miranda y Bettoli, 2007; Ogle, 2016).

6.1.7.2. Método de Regresión

La parte descendente de la curva de captura es lineal bajo los supuestos de una población cerrada a la emigración e inmigración, el reclutamiento es constante entre años, Z es constante en todas las edades y años, la muestra no está sesgada con respecto a ningún grupo específico (Ogle, 2016). A partir de esta parte linealizada con logaritmos naturales, se usa una regresión lineal simple en esta sección descendente de la curva para estimar Z (la cual es la pendiente de dicha regresión).

6.2. Vulnerabilidad

La vulnerabilidad de *R. steindachneri* capturadas por embarcaciones artesanales y de mediana altura en el GC se evaluó con base en dos factores: su productividad biológica (*PB*) y la susceptibilidad de captura (*SC*) a los sistemas de pesca (redes y palangres) utilizados por las embarcaciones en el área de estudio.

6.2.1. Productividad Biológica (*PB*)

La *PB* se calculó de cuatro maneras (*PB*₁, *PB*₂, *PB*₃ y *PB*₄). La *PB*₁ se estimó con base en la mortalidad natural (*M*) calculada a través del método indirecto de Hoenig (1983) debido a que arrojó el valor más pequeño en la sección anterior.

$$M = 1.46 - 1.01 \ln(\omega) \quad \text{Ec.38}$$

Donde $Z \approx M$ y ω es la edad máxima en años.

Un valor bajo de *M* (<0.16) se asoció con una productividad baja; un valor medio (> 0.16 y < 0.38) con una productividad media y un valor de *M* (> 0.38) con una alta productividad. Dicha escala fue establecida por Walker (2005) con base en estimaciones de *M* de varios condrictios utilizando una reformulación de la ecuación de Hoenig (1983) a la población de >2 años de edad; en donde se asume que *M* es mucho mayor en las primeras clases de edad y es constante a partir de dicha edad. Para este caso, *M* está relacionada con la edad máxima (*T*_{max}) por la ecuación $\ln(0.01) = -M T_{max}$, donde 0.01 representa el 1% de los organismos sobrevivientes a la edad máxima (Hoenig, 1983) para las edades arbitrarias de 8, 16 y 24 años (*M*=0.77, 0.33 y 0.21). En función de lo anterior, se dividen dichas mortalidades entre dos al considerar la mortalidad por pesca (*F*) supuesta en ocasiones igual a *2M* para alcanzar el máximo rendimiento sostenible (Au y Smith, 1997) y de esta manera se obtienen las escalas utilizadas.

La *PB*₂ (Ec.39) y *PB*₃ (Ec.40) se estimaron con el valor de proporción de vida reproductiva (*PVR*), definida como la parte proporcional de la vida de los organismos en la

cual son reproductivamente activos. La primera fue obtenida a partir de la edad de madurez ($E_{madurez}$) y la edad máxima observada ($E_{máxima}$). La segunda mediante la $E_{madurez}$ y la longevidad teórica de la especie (Furlong-Estrada *et al.*, 2010). El resultado de la PB₂ y PB₃ fueron categorizadas con la escala general para condrictios propuesta por Walker (2005): baja (0–0.33), media (0.34–0.66) o alta (0.67–1).

$$PVR = 1 - \left(\frac{E_{madurez}}{E_{máxima}} \right) \quad \text{Ec.39}$$

$$PVR = 1 - \left(\frac{E_{madurez}}{Longevidad} \right) \quad \text{Ec.40}$$

Donde $E_{madurez}$ = 6 años; $E_{máxima}$ = 13 años y $longevidad$ = 22 años.

La PB₄ se estimó ponderando los valores de siete atributos biológicos sugeridos por Hobday *et al.* (2011) y utilizada ampliamente por varios autores (Cortés *et al.*, 2010; Furlong-Estrada *et al.*, 2014, 2017) (Tabla VI). El valor de cada atributo y su promedio se categorizaron de acuerdo a la siguiente escala: baja (0-0.33), media (0.34-0.66) o alta (0.67-1) (Walker, 2005; Cortés *et al.*, 2010; Furlong-Estrada *et al.*, 2014).

Tabla VI. Escala de productividad biológica con base en diversos atributos biológicos, modificada de Stobuski *et al.* (2001) y Hobday *et al.* (2007)

| Atributo | Definición | Productividad baja (0.33) | Productividad media (0.34-0.66) | Productividad alta (0.67-1) |
|---|---|---|---|---|
| Crecimiento poblacional (<i>r</i>) | La tasa intrínseca de crecimiento poblacional refleja el máximo rendimiento que puede tener una población en condiciones naturales y por lo general refleja la productividad o valor demográfico del stock. | <0.16 | 0.16-0.5 | >0.5 |
| Talla máxima (<i>L_{max}</i>) | La talla máxima del organismo está relacionada con la productividad, ya que los peces con grandes tallas tienden a ser menos productivos que los de tallas pequeñas (Roberts y Hawking, 1999). | >150 cm AD | 60-150 cm AD | <60 cm AD |
| Coefficiente de crecimiento individual (<i>k</i>) | El coeficiente catabólico de crecimiento derivado de modelos de crecimiento individual indica que tan rápido llega el organismo a la talla máxima teórica. Existe la tendencia de presentar valores pequeños de <i>k</i> organismos muy longevos en poblaciones con baja productividad (Froese y Binohlan, 2000). | <0.15 años ⁻¹ | 0.15-0.25 años ⁻¹ | >0.25 años ⁻¹ |
| Fecundidad | La fecundidad se define como el número de huevos o crías producidas por una sola hembra en un evento de desove o alumbramiento, respectivamente. Musick (1999) recomienda que la fecundidad sea medida a la edad de primera madurez, debido a que bajos valores de productividad implican bajos niveles de productividad, pero altos valores de fecundidad no representan una elevada productividad, por lo tanto valores pequeños de fecundidad son bastante útiles. | ≤5 crías/hembra | 6-14 crías/hembra | ≥15 crías/hembra |
| Estrategia reproductiva | Las estrategias reproductivas permiten explorar la productividad biológica de la especie, entre más descendencia y sobrevivencia de la misma, mayor productividad | Vivíparos y semejantes | Ovíparos demersales | Difusión múltiple |
| Patrón de reclutamiento | El patrón de reclutamiento permite distinguir poblaciones con reclutamiento esporádico o infrecuente con aquellos que presentan un reclutamiento relativamente estable. Aquellas poblaciones con éxito de reclutamiento esporádico o infrecuente a menudo son de larga vida y por lo tanto se puede esperar a que tengan una baja productividad biológica. | Éxito de reclutamiento poco frecuente (<10% de las clases de años son exitosos) | Éxito de reclutamiento moderadamente frecuente (entre 10%-75% de las clases de años son exitosos) | Éxito de reclutamiento muy frecuente (> 75% de las clases de años son exitosos) |
| Nivel medio trófico | La posición de una población dentro de una comunidad grande puede usarse para inferir la productividad de la población. Aquellas poblaciones de nivel trófico inferior son generalmente más productivas que las poblaciones de nivel trófico superior. En términos generales, (Pauly <i>et al.</i> , 1998) categoriza a organismos piscívoros a niveles tróficos superiores, omnívoros a niveles intermedios y planctívoros a niveles tróficos más bajos. | >3.5 | 3.5-2.5 | <2.5 |

6.2.2. Susceptibilidad de Captura (*SC*)

La *SC* a los principales sistemas de captura utilizados para la pesca de *R. steindachneri* en el área de estudio, de manera incidental y dirigida estuvo basada en cuatro factores principalmente: La disponibilidad, la posibilidad de encuentro, selectividad y mortalidad post-captura (Tabla VII) y se calculó de la siguiente manera:

$$SC = (D) \times (PE) \times (S) \times (MPC) \quad \text{Ec.41}$$

Donde *D* es la disponibilidad (grado de traslape en el plano horizontal entre la distribución de la especie y el radio de operación de la pesquería); *PE* es la posibilidad de encuentro (grado de traslape en el plano vertical de la especie y la profundidad del equipo de captura); *S* es la selectividad (probabilidad de que una especie sea capturada por un arte de pesca); y *MPC* es la mortalidad post-captura (proporción de organismos que mueren después de ser capturados por un arte de pesca) (Walker, 2005).

Aunque existen métodos para calcular matemáticamente cada uno de los parámetros de *SC*, por escasas de información y para efectos de una evaluación rápida, se asignaron valores probables y se categorizaron de acuerdo a la escala propuesta por Walker (2005) (bajo, 0.33, medio, 0.66 y alto, 1). Esta escala considera la distribución de *R. steindachneri*, el radio de operación de su pesquería, los movimientos verticales en la columna de agua, su biología, sus hábitos, las características de los artes de pesca y si es especie objetivo (Furlong-Estrada *et al.*, 2014, 2017; Tovar-Ávila *et al.*, 2016).

Tabla VII. Valores asignados a cada uno de los elementos utilizados para estimar la susceptibilidad de captura de *R. steindachneri* (Walker, 2005; Cortés *et al.*, 2010; Furlong-Estrada *et al.*, 2014; Tovar-Ávila *et al.*, 2016)

| <i>Elementos</i> | Categoría de riesgo (valor asignado) | | |
|--------------------------|---|---|--|
| | Bajo (0-0.33) | Medio (0.34-0.66) | Alto (0.67-1.00) |
| Disponibilidad | Zona de distribución de la pesquería menor que una tercera parte de la zona de distribución de la población. | Zona de distribución de la pesquería entre una y dos terceras partes de la zona de distribución de la población. | Zona de distribución de la pesquería mayor que dos terceras partes de la zona de distribución de la población. |
| Posibilidad de encuentro | Probabilidad baja de que un organismo se encuentre con un arte de pesca (<i>e.g.</i> una especie de hábitos pelágicos encontrando una red de arrastre) | Probabilidad media de que un organismo se encuentre con un arte de pesca (<i>e.g.</i> una especie de hábitos pelágicos encontrando una red demersal) | Probabilidad alta de que un organismo se encuentre con un arte de pesca (<i>e.g.</i> una especie de hábitos bentónicos encontrando una red de arrastre) |
| Selectividad | Probabilidad baja de un organismo de ser capturado por un arte de pesca (<i>e.g.</i> especies filtradoras atrapadas con anzuelos). | Probabilidad media de un organismo de ser capturado por un arte de pesca (<i>e.g.</i> especies carnívoras demersales atrapadas con anzuelos). | Probabilidad alta de un organismo de ser capturado por un arte de pesca (<i>e.g.</i> especies con protuberancias en la cabeza atrapadas en redes de enmalle). |
| Mortalidad post-captura | Probabilidad alta de sobrevivencia después de la captura (<i>e.g.</i> especies bentónicas robustas con espiráculos). | Probabilidad media de sobrevivencia después de la captura (<i>e.g.</i> especies demersales robustas que son descartadas). | Probabilidad baja de sobrevivencia después de la captura (<i>e.g.</i> especies objetivo). |

En todos los niveles de evaluación, la información faltante fue considerada de alto riesgo, de acuerdo con el principio de precaución. Si es el caso de aspectos biológicos de la productividad, la calificación fue de 0.33. Si se trató de cuestiones de susceptibilidad a la captura, la calificación fue 1. De esta manera, no hay elementos que son eliminados por falta de información. Adicionalmente, la calidad de la información fue evaluada según Hobday *et al.* (2007) (Tabla VIII).

Tabla VIII. Clasificación de la calidad de los datos utilizados para estimar la PB y SC (Hobday *et al.*, 2007)

| Calidad de los datos | Descripción | Ejemplo |
|----------------------|--|---|
| 1 | Mejores datos; la información se basa en los datos para la especie y el área de interés. | Literatura publicada para la cual se utilizan varios métodos. |
| 2 | Adecuada (cobertura de información limitada, la cual no se considera como fiable para catalogarse como nivel 1). | Datos limitados espacial y temporalmente. |
| 3 | Datos limitados (las estimaciones tienen una alta variación y limitado nivel de confianza). | Datos del mismo género o de la familia. |
| 4 | Datos muy limitados (información basada en opinión de expertos o comentarios generales en la literatura). | Datos generales. No referenciados. |
| 5 | Sin datos. | |

6.3. Riesgo ecológico (RE)

El *RE* de *R. steindachneri* se determinó al graficar las *PB* contra la *SC* en una hoja electrónica de Excel 2013®. En dicho gráfico, el área cercana al foco (intersección entre el eje X y Y) fue considerada de menor *RE*, mientras que, en dirección opuesta al foco, el grado de riesgo aumentará (Fig.8) (Hobday *et al.*, 2007; Cortés *et al.*, 2010; Furlong-Estrada *et al.*, 2014, 2017).

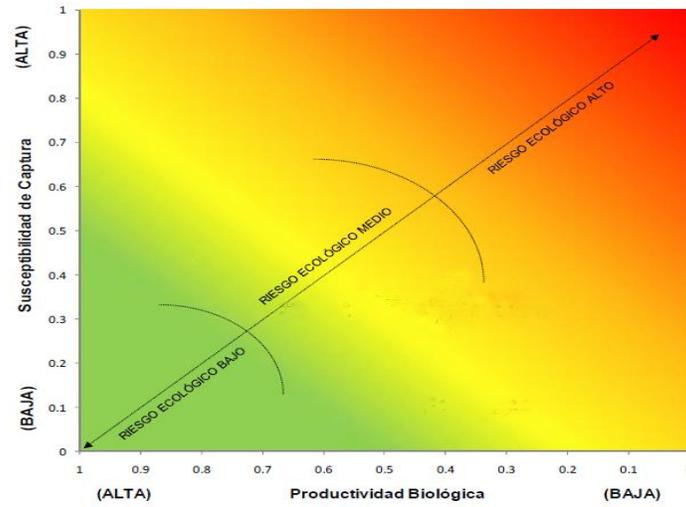


Figura 8. Evaluación de riesgo ecológico en función de la productividad y la susceptibilidad. El gráfico está dividido en tres secciones: la primera, un riesgo ecológico bajo, la segunda medio y la última alto. Tomado y modificado de Furlong-Estrada *et al.* (2014).

6.4. Vulnerabilidad (v)

La v se estimó calculando la distancia euclidiana al foco del gráfico de RE (Cortés *et al.*, 2010):

$$v = \sqrt{(p - 1)^2 + (s - 0)^2} \tag{Ec.42}$$

Donde $p = PB_1, PB_2, PB_3$ o PB_4 y $S = SC$.

El grado de v se clasificó jerarquizando los valores de menor a mayor. Puesto que el valor más alto que puede tomar v es 1.41, se categorizó siguiendo la propuesta de Furlong-Estrada *et al.* (2014); ($v \leq 0.47$); media ($0.48 < v < 0.94$); alta ($v \geq 0.95$).

7. RESULTADOS

7.1. Demografía bajo condiciones naturales

7.1.1. Modelo determinístico

7.1.1.1. Mortalidad natural

Las estimaciones de mortalidad natural calculadas para *R. steindachneri* en los escenarios 1 y 2 al probar distintos modelos produjeron un amplio intervalo de valores: 0.206-0.538 años⁻¹ con una longevidad de 13 años y de 0.190-0.538 años⁻¹ con 22 años (ver anexo 2). Como vector de *M*, los escenarios 3-4 variaron de 0.241-0.123 años⁻¹ y de 0.242-0.108 años⁻¹ con 13 y 22 años de longevidad, respectivamente (fig.9a y 9b).

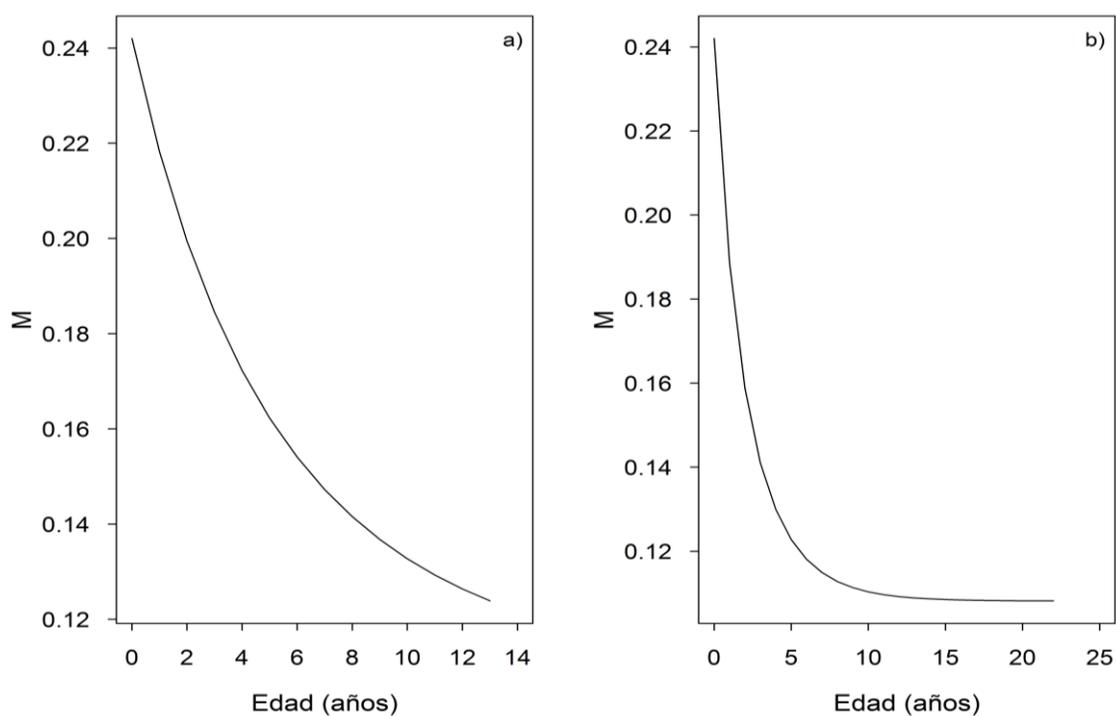


Figura 9. Vector de mortalidad de *R. steindachneri* en el golfo de California con la función de Peterson y Wroblewski (1984) a una longevidad de 13 (a) y 22 años (b).

Para el caso del escenario 5 con ambas longevidades, algunas ecuaciones no se ajustaron a la forma de “U” característica de la ecuación de Walker (1994) después del ajuste (anexo 3). Los valores más pequeños fueron obtenidos utilizando el valor inicial de Hoenig (1983) (Tabla IX).

Tabla IX. Vector de valores de M de *R. steindachneri* ajustados con la función de Walker (1994)

| Autor | Escenario 5 | |
|------------------------------|-------------------|---------------|
| | Longevidad (años) | |
| | $\omega=13$ | $\omega=22$ |
| Rikher & Efanov (1976) | (0.263-0.108) | (0.263-0.080) |
| Pauly (1980) | (0.542-0.368) | (0.538-0.535) |
| Hoenig (1983) | (0.323-0.192) | (0.190-0.038) |
| Raltson (1987) | (0.344-0.145) | (0.301-0.093) |
| Jensen 1 (1996) | (0.237-0.088) | (0.206-0.039) |
| Jensen 2 (1996) | (0.275-0.128) | (0.275-0.089) |
| Campana <i>et al.</i> (2001) | (0.354-0.148) | (0.209-0.041) |
| Hewit & Hoenig (2005) | (0.324-0.138) | (0.192-0.061) |
| Then <i>et al.</i> (2015) | (0.467-0.208) | (0.289-0.096) |

7.1.1.2. Supervivencia

La supervivencia de *R. steindachneri* en el golfo de California utilizada en los modelos demográficos se obtuvo a partir de todas las posibles estimaciones indirectas de M . Los intervalos de los valores son mostrados en el anexo 4. El caso de la supervivencia en el escenario 5, los resultados con $\omega=13$ años se obtenían supervivencias $>10\%$ en la mayoría de los casos, a diferencia de trabajar con una $\omega=22$ años, donde los valores eran $< 5\%$ (Tabla X). Con ambas longevidades, el escenario 1 muestra el descenso de supervivientes más rápido a diferencia del resto (Fig. 10).

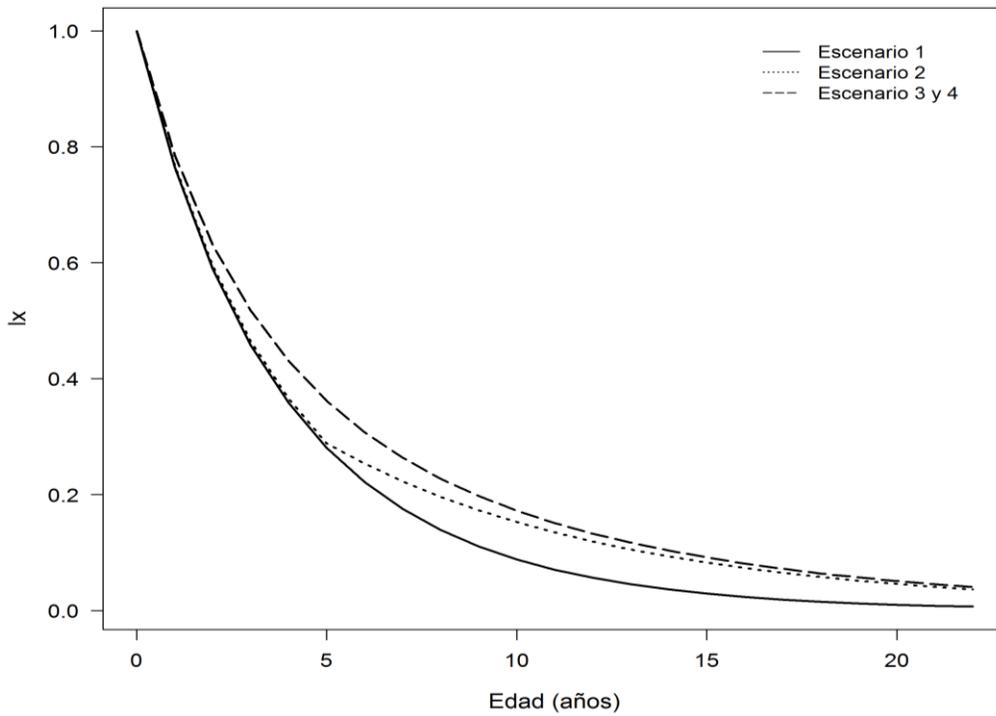
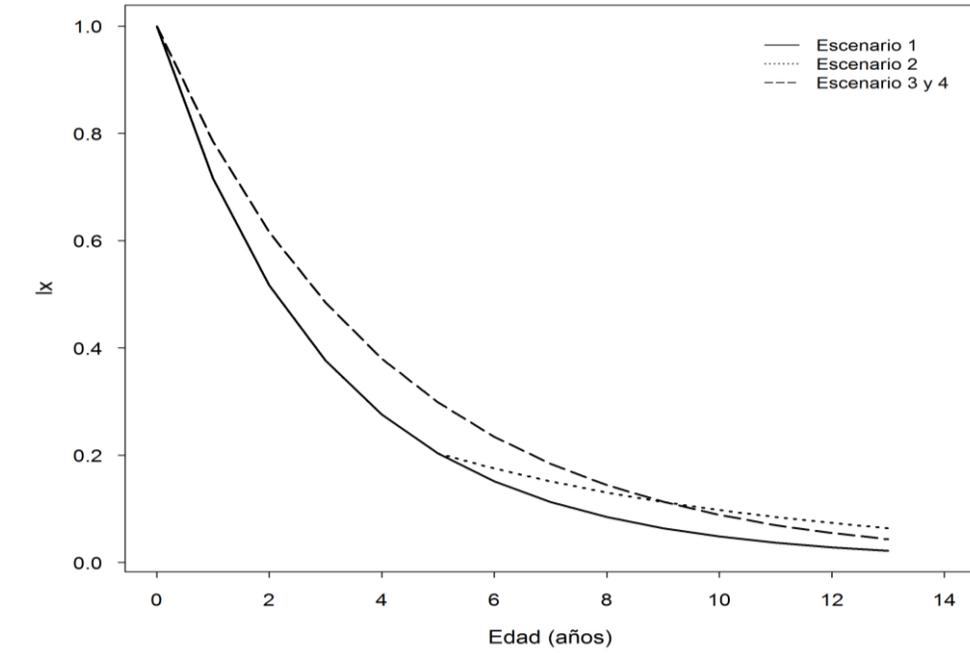


Figura 10. Supervivencia (l_x) de *R. steindachneri* en el golfo de California en distintos escenarios. La gráfica superior muestra una longevidad de 13 años y la inferior de 22 años.

Tabla X. Valores de supervivencia acumulada de *R. steindachneri* en el golfo de California modelada con la ecuación de Walker (1994) con diferentes valores de M inicial a diferentes longevidades. ω = años

| Edad | Ecuación de Walker (1994) | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------|---------------------------|-------------|--------------|-------------|-----------------|-------------|-----------------|-------------|---------------------------|-------------|----------------|-------------|-----------------------|-------------|-------------------------|-------------|------------------------------|-------------|
| | Hoenig (1983) | | Pauly (1980) | | Jensen 1 (1996) | | Jensen 2 (1996) | | Then <i>et al.</i> (2015) | | Raltson (1987) | | Hewit & Hoenig (2005) | | Rikhter & Efanov (1976) | | Campana <i>et al.</i> (2001) | |
| | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ | $\omega=13$ | $\omega=22$ |
| 0 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| 1 | 0.72 | 0.83 | 0.58 | 0.58 | 0.81 | 0.81 | 0.76 | 0.76 | 0.63 | 0.75 | 0.74 | 0.74 | 0.72 | 0.83 | 0.77 | 0.77 | 0.70 | 0.81 |
| 2 | 0.54 | 0.69 | 0.36 | 0.37 | 0.67 | 0.67 | 0.59 | 0.59 | 0.41 | 0.57 | 0.56 | 0.56 | 0.54 | 0.69 | 0.60 | 0.60 | 0.51 | 0.67 |
| 3 | 0.41 | 0.59 | 0.23 | 0.24 | 0.56 | 0.56 | 0.47 | 0.47 | 0.27 | 0.45 | 0.43 | 0.43 | 0.41 | 0.59 | 0.48 | 0.48 | 0.37 | 0.56 |
| 4 | 0.32 | 0.51 | 0.15 | 0.16 | 0.48 | 0.48 | 0.37 | 0.37 | 0.19 | 0.36 | 0.34 | 0.34 | 0.31 | 0.50 | 0.39 | 0.39 | 0.28 | 0.47 |
| 5 | 0.25 | 0.44 | 0.10 | 0.10 | 0.41 | 0.41 | 0.31 | 0.31 | 0.13 | 0.29 | 0.27 | 0.27 | 0.25 | 0.44 | 0.32 | 0.32 | 0.22 | 0.41 |
| 6 | 0.20 | 0.39 | 0.07 | 0.07 | 0.36 | 0.36 | 0.25 | 0.25 | 0.10 | 0.24 | 0.22 | 0.22 | 0.20 | 0.38 | 0.27 | 0.27 | 0.17 | 0.35 |
| 7 | 0.16 | 0.34 | 0.05 | 0.04 | 0.31 | 0.31 | 0.21 | 0.21 | 0.07 | 0.20 | 0.18 | 0.18 | 0.16 | 0.34 | 0.23 | 0.23 | 0.14 | 0.31 |
| 8 | 0.13 | 0.31 | 0.03 | 0.03 | 0.28 | 0.28 | 0.18 | 0.18 | 0.05 | 0.16 | 0.15 | 0.15 | 0.13 | 0.30 | 0.19 | 0.19 | 0.11 | 0.27 |
| 9 | 0.11 | 0.28 | 0.02 | 0.02 | 0.25 | 0.25 | 0.15 | 0.15 | 0.04 | 0.14 | 0.13 | 0.13 | 0.11 | 0.27 | 0.17 | 0.17 | 0.09 | 0.24 |
| 10 | 0.09 | 0.25 | 0.02 | 0.01 | 0.22 | 0.22 | 0.13 | 0.13 | 0.03 | 0.12 | 0.11 | 0.11 | 0.09 | 0.25 | 0.15 | 0.15 | 0.07 | 0.22 |
| 11 | 0.07 | 0.23 | 0.01 | 0.01 | 0.20 | 0.20 | 0.11 | 0.12 | 0.03 | 0.10 | 0.09 | 0.09 | 0.08 | 0.22 | 0.13 | 0.13 | 0.06 | 0.20 |
| 12 | 0.06 | 0.21 | 0.01 | 0.00 | 0.19 | 0.19 | 0.10 | 0.10 | 0.02 | 0.09 | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 0.20 | 0.11 | 0.11 | 0.05 | 0.18 |
| 13 | 0.05 | 0.20 | 0.01 | 0.00 | 0.17 | 0.17 | 0.09 | 0.09 | 0.02 | 0.08 | 0.07 | 0.07 | 0.06 | 0.19 | 0.10 | 0.10 | 0.05 | 0.17 |
| 14 | | 0.18 | | 0.00 | | 0.16 | | 0.08 | | 0.07 | | 0.06 | | 0.17 | | 0.09 | | 0.15 |
| 15 | | 0.17 | | 0.00 | | 0.15 | | 0.07 | | 0.06 | | 0.06 | | 0.16 | | 0.08 | | 0.14 |
| 16 | | 0.16 | | 0.00 | | 0.14 | | 0.06 | | 0.06 | | 0.05 | | 0.15 | | 0.07 | | 0.13 |
| 17 | | 0.15 | | 0.00 | | 0.13 | | 0.06 | | 0.05 | | 0.04 | | 0.14 | | 0.07 | | 0.13 |
| 18 | | 0.14 | | 0.00 | | 0.12 | | 0.05 | | 0.04 | | 0.04 | | 0.13 | | 0.06 | | 0.12 |
| 19 | | 0.14 | | 0.00 | | 0.12 | | 0.05 | | 0.04 | | 0.04 | | 0.12 | | 0.06 | | 0.11 |
| 20 | | 0.13 | | 0.00 | | 0.11 | | 0.04 | | 0.04 | | 0.03 | | 0.11 | | 0.05 | | 0.11 |
| 21 | | 0.12 | | 0.00 | | 0.11 | | 0.04 | | 0.03 | | 0.03 | | 0.11 | | 0.05 | | 0.10 |
| 22 | | 0.12 | | 0.01 | | 0.10 | | 0.04 | | 0.03 | | 0.03 | | 0.10 | | 0.04 | | 0.10 |

7.1.1.3. Parámetros demográficos

Los parámetros demográficos estimados de manera determinística (escenarios 1-4) variaron según el valor de M y la longevidad utilizada. En aquellos con edad máxima de 13 años, la población tuvo un decremento del 4% ($\lambda=0.960$), una tasa neta reproductiva (R_o) de 0.691 y un tiempo generacional (G) de 8.94 años en el mejor escenario. En el escenario 5, la población mostró un decremento en todos los casos, en el escenario más optimista, una disminución del 1% fue estimada con el valor inicial de M de Jensen 1(anexo 5).

Con una longevidad de 22 años, la población aumentó 1% de manera anual ($\lambda=1.01$) con una R_o de 1.08 hembras y un tiempo generacional de 11 años en el mejor escenario (Peterson y Wroblewski, escenario 3). Para el caso del escenario 5, la población de *R. steindachneri* crece un 4% ($\lambda=1.04$) anualmente, con $R_o = 1.50$ hembras, $G= 11.50$ y $tx_2= 18.98$ años en el mejor escenario, respectivamente (Hoenig, 1983) en la ecuación de Walker (1994) (anexo 6).

7.1.2. Modelo estocástico

7.1.2.1. Parámetros demográficos

Los escenarios 1 y 4 indicaron un decremento promedio anual en la población de *R. steindachneri* del 2% ($\bar{\lambda}=0.98 \pm 0.023$) y del 1% ($\bar{\lambda}=0.99 \pm 0.039$). Los promedios estimados de R_o fueron de 0.81 ± 0.20 y 0.99 ± 0.035 crías hembras por hembra al final de su vida, con un G promedio de 10.3 ± 0.72 y 10.9 ± 0.831 años, respectivamente. Para los escenarios 2 y 3, la incertidumbre en los parámetros de entrada produjo estimaciones promedio de $\lambda = 1.03 \pm 0.016$ y 1.00 ± 0.040 , respectivamente, lo que implica un aumento del 3% de la población de manera anual y una población estable de *R. steindachneri* en ausencia de mortalidad por pesca en el golfo de California. De igual manera, un valor promedio de $R_o = 1.43 \pm 0.26$ y 1.08 ± 0.933 crías hembras, un valor promedio de $G = 11.6 \pm 0.77$ y 10.7 ± 0.804 años, respectivamente (Fig. 11, 12, 13, 14) (ver anexo 7).

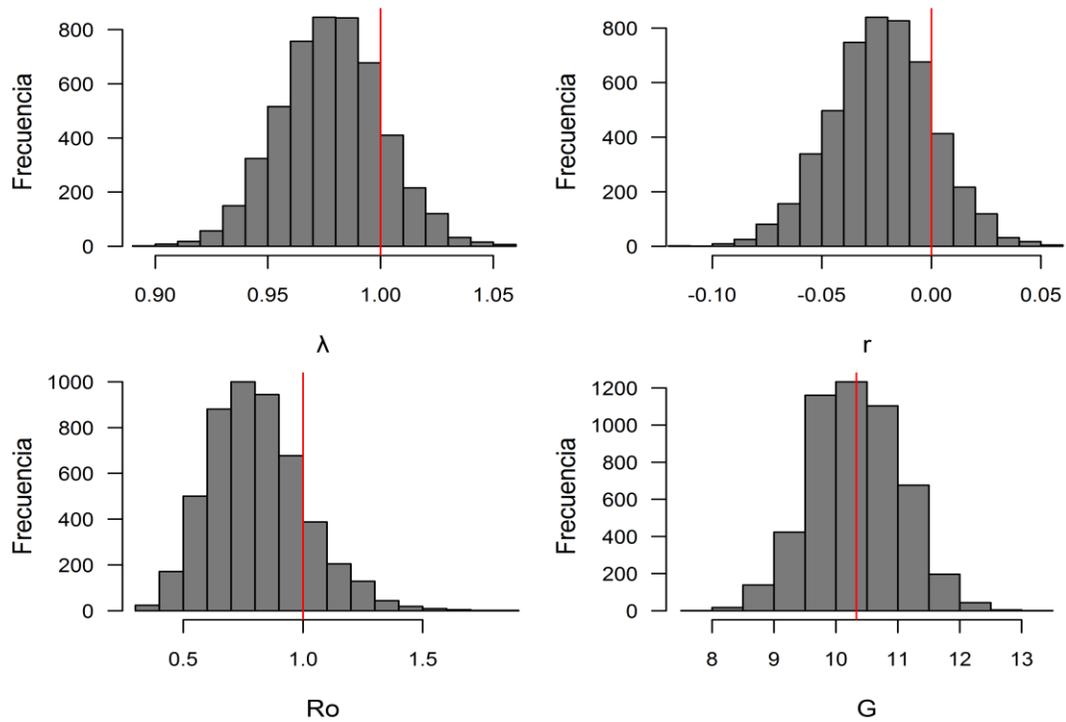


Figura 11. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 1 bajo un modelo estocástico de *R. steindachneri* en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto en G , la cual representa el promedio.

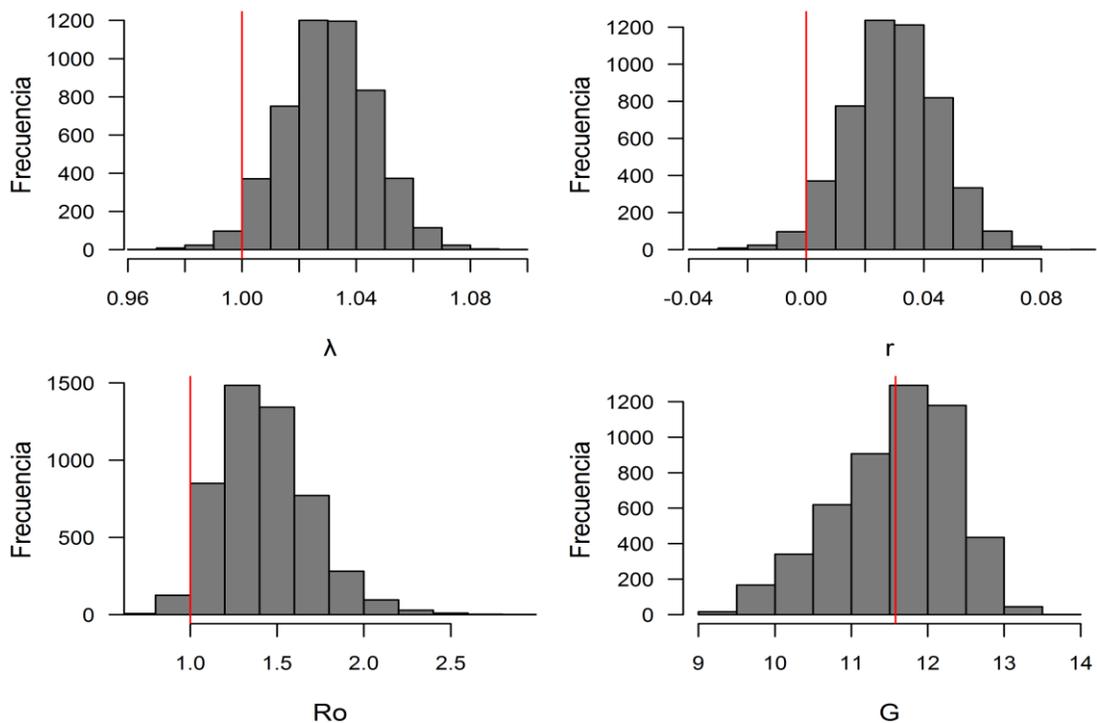


Figura 12. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 2 bajo un modelo estocástico de *R. steindachneri* en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto en G , que representa el promedio.

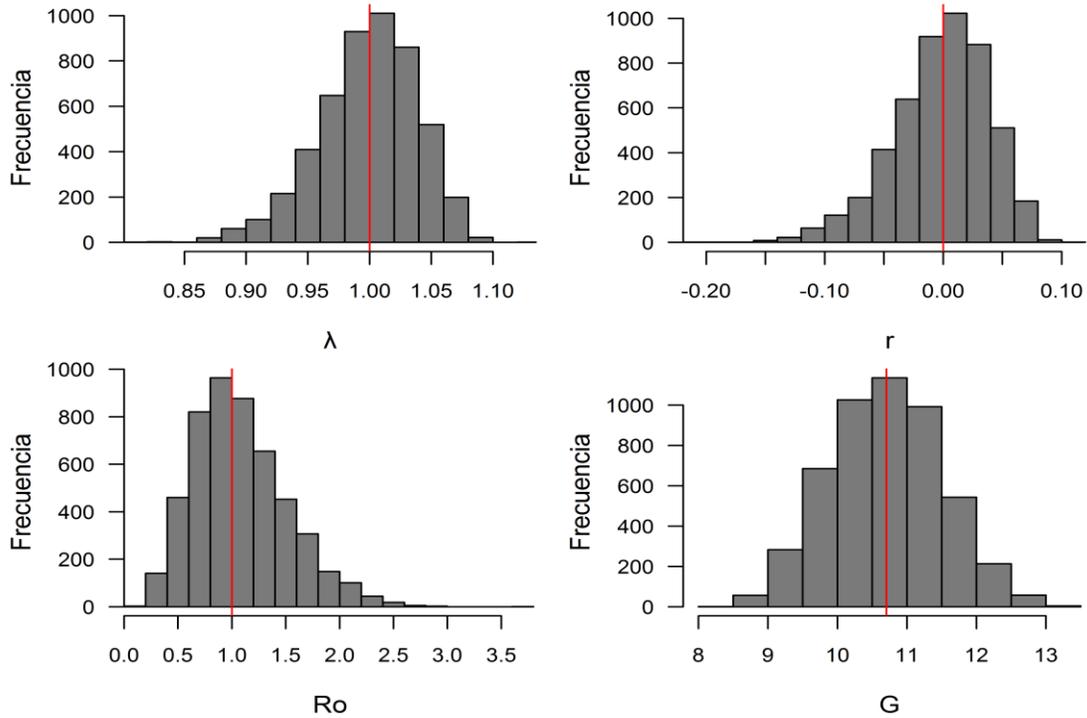


Figura 13. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 3 bajo un modelo estocástico de *R. steindachneri* en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto en G , que representa el promedio.

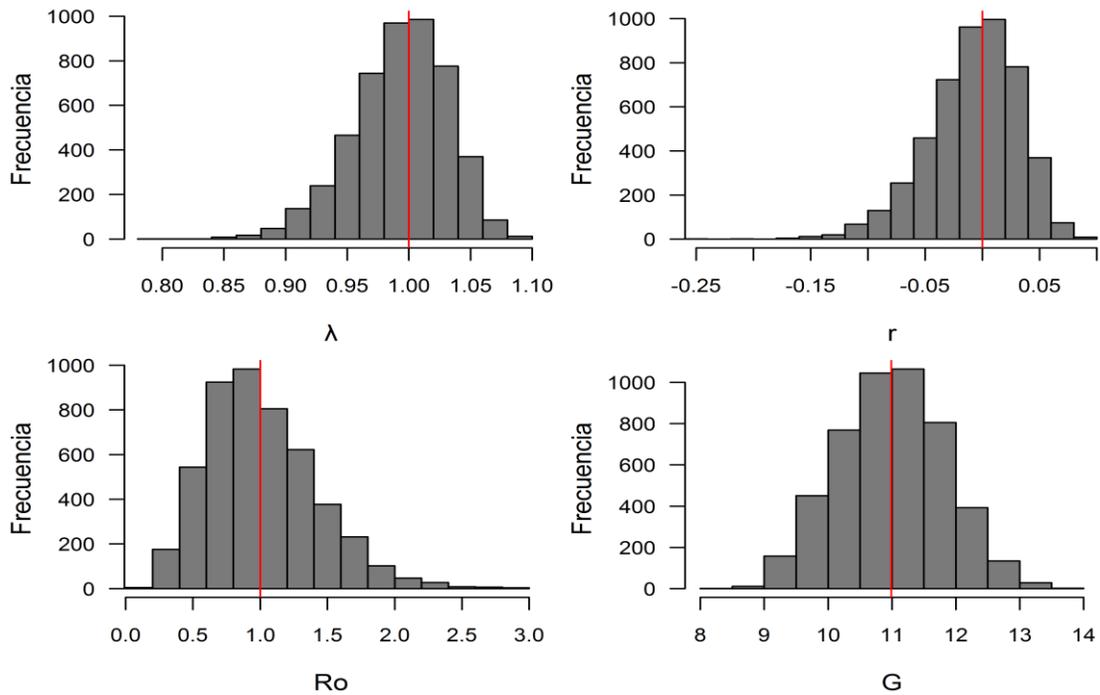


Figura 14. Frecuencia absoluta de los parámetros demográficos del escenario 4 bajo un modelo estocástico de *R. steindachneri* en el golfo de California. La línea roja representa una población en equilibrio, excepto la G , que representa el promedio.

Los parámetros demográficos obtenidos mediante la función de M de Walker (1994) variaron de 0.730-1.032 en promedio para el caso de λ (Fig. 15). Los resultados que se aproximan a la r_{max} y que se adoptan como aquellos que alcanzaría la población en condiciones a recursos ilimitados y en ausencia de pesca fueron obtenidos al utilizar como valor inicial el valor de M de Hoenig (1983) ($M=0.190$) en la ecuación de Walker: Un valor promedio de $\lambda = 1.032 \pm 0.02$, $r = 0.0316 \pm 0.017$, $Ro = 1.50 \pm 0.32$ crías hembras, $G = 12.44 \pm 1.1$ años y $tx2 = 29.2 \pm 541.1$ años (fig.16). El resto de los valores se muestran en la tabla XI.

Tabla XI. Resultados promedio de los parámetros demográficos después de 5 mil simulaciones de Monte Carlo a las invariantes de historia de vida de *R. steindachneri* en el golfo de California. λ : Tasa finita de crecimiento poblacional, r : Tasa intrínseca de crecimiento poblacional, Ro : Tasa neta reproductiva (crías hembras), G : Tiempo generacional (años) y $tx2$: Tiempo de duplicidad poblacional (años)

| Autor | Parámetros demográficos | | | | |
|------------------------------|-------------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|
| | λ | r | Ro | G | $tx2$ |
| Rikhter & Efanov (1976) | 0.980±0.022 | -0.020±0.022 | 0.815±0.212 | 11.68±0.922 | - |
| Pauly (1980) | 0.73±0.03 | -0.306±0.05 | 0.067±0.034 | 8.33±0.634 | - |
| Hoenig (1983) | 1.032±0.02 | 0.031±0.017 | 1.50±0.320 | 12.4±1.10 | 29.2±54.1 |
| Raltson (1987) | 0.928±0.026 | -0.075±0.028 | 0.438±0.139 | 11.07±0.877 | - |
| Jensen 1 (1996) | 0.922±0.025 | -0.081±0.028 | 0.466±0.132 | 10.04±0.962 | - |
| Jensen 2 (1996) | 0.971±0.023 | -0.030±0.023 | 0.734±0.199 | 11.55±0.902 | - |
| Campana <i>et al.</i> (2001) | 1.019±0.019 | 0.019±0.010 | 1.28±0.292 | 12.20±1.026 | 32.50±934.1 |
| Hewit & Hoenig (2005) | 1.031±0.018 | 0.030±0.018 | 1.470±0.315 | 12.33±1.060 | 38.61±1,050 |
| Then <i>et al.</i> (2015) | 0.962±0.023 | -0.035±0.024 | 0.658±0.185 | 11.44±0.88 | - |

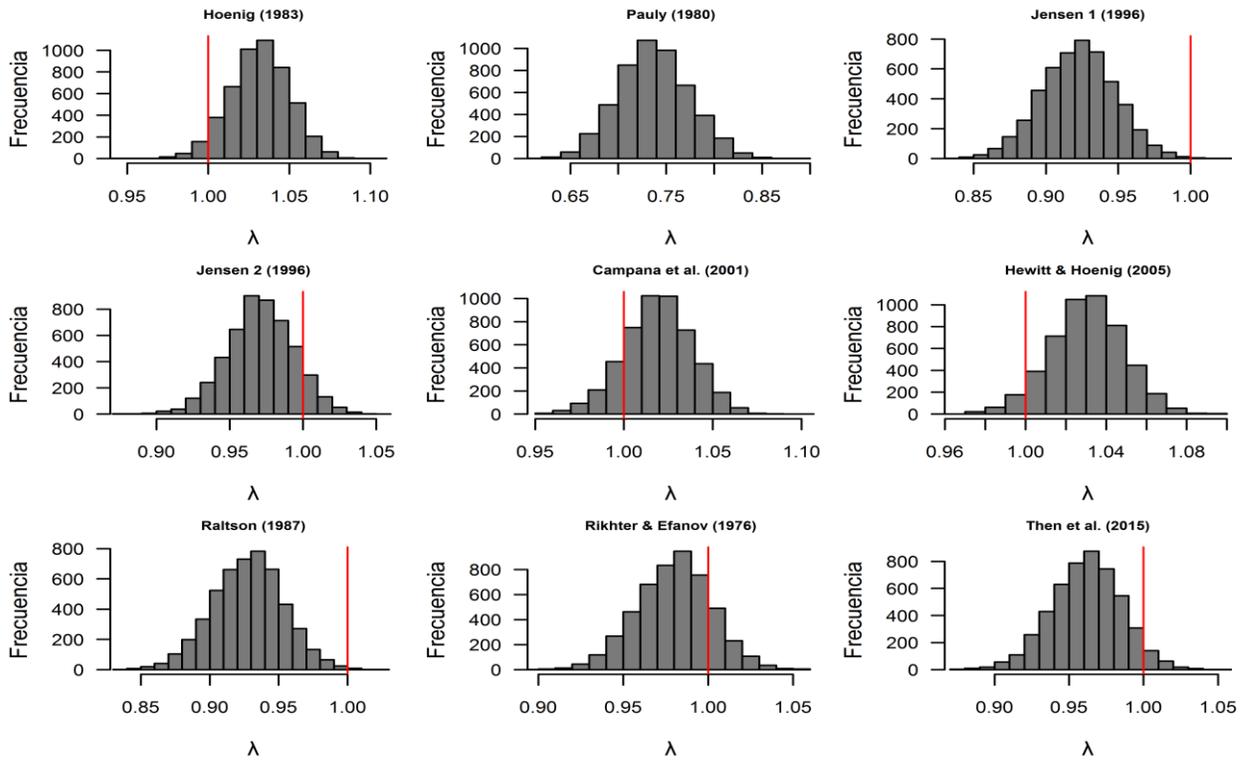


Figura 15. Histograma de frecuencias de los valores de λ de *R. steindachneri* tras 5 mil simulaciones de Monte Carlo con distintos valores de entrada de M en la ecuación de Walker (1994). La línea roja representa una población en equilibrio.

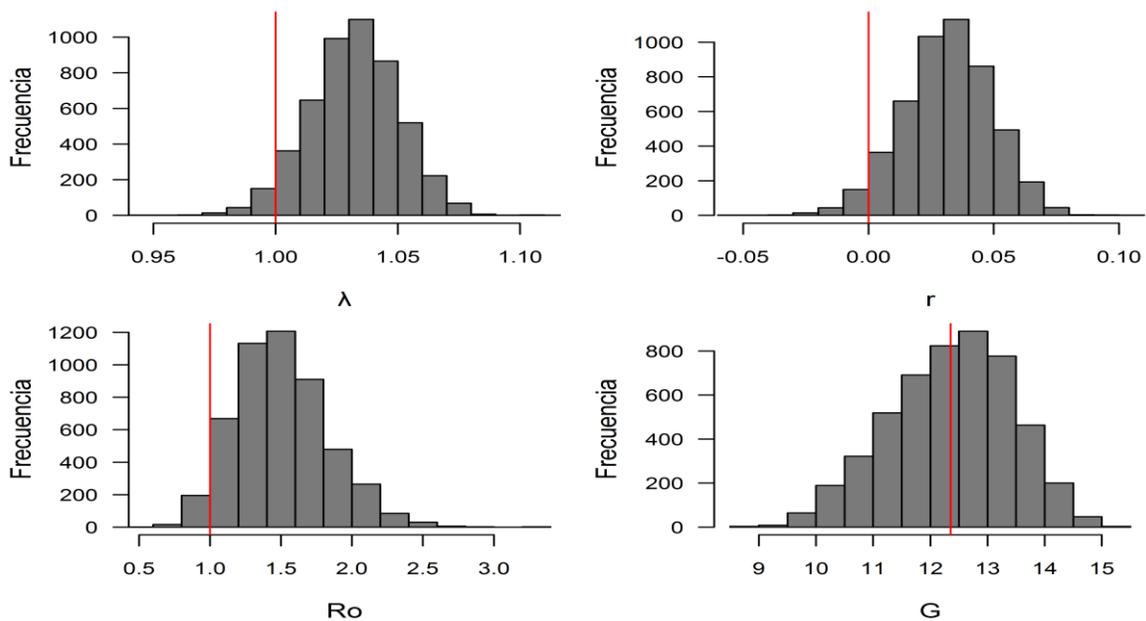


Figura 16. Histograma de frecuencias de los valores demográficos de *R. steindachneri* tras 5 mil simulaciones de Monte Carlo con el valor de M de Hoenig (1983) en la ecuación de Walker (1994). La línea roja representa una población en equilibrio.

7.1.3. Derivaciones ecuación Euler-Lotka

Las cinco variantes a la ecuación de Euler-Lotka (E-L) mostraron una subestimación de la r_{max} observada respecto a la convencional de E-L de un 6.6% con la ecuación de Skalski *et al.* (2008), un 5.73% con el método invariante demográfico, un 3.42% con la función de Myers *et al.* (1997) y un 2.5% con la de Smith *et al.* (1998) (Tabla XII).

Tabla XII. Valores de r_{max} con las variantes a la ecuación de Euler-Lotka

| Método | Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r_{max}) |
|--------------------------------|--|
| Myers <i>et al.</i> (1997) | 0.0652 |
| Eberhardt <i>et al.</i> (1982) | 0.0315 |
| Skalski <i>et al.</i> (2008) | 0.0964 |
| Smith <i>et al.</i> (1998) | 0.0560 |
| Método demográfico invariante | 0.0883 |

Debido a que el valor de r obtenido con la función de Skalski *et al.* (2008) (0.0964) fue el más alto, y a los supuestos con que fue construida dicha función, se calcularon los parámetros demográficos y los valores de M y supervivencia que debería tener la especie a dicho valor de crecimiento poblacional de manera estocástica (5 mil simulaciones de Monte Carlo) (Fig.17). La población de *R. steindachneri* crece en promedio un 11% de manera anual (Tabla XIII).

Tabla XIII. Parámetros demográficos obtenidos de manera estocástica de *R. steindachneri* en el golfo de California. d.e.= Desviación estándar.

| | M | λ | r | Ro | G | $tx2$ |
|----------|-------|-----------|--------|------|------|-------|
| Promedio | 0.097 | 1.101 | 0.0964 | 3.43 | 13.8 | 7.3 |
| d.e. | 0.009 | 0.012 | 0.0010 | 0.35 | 0.4 | 0.8 |

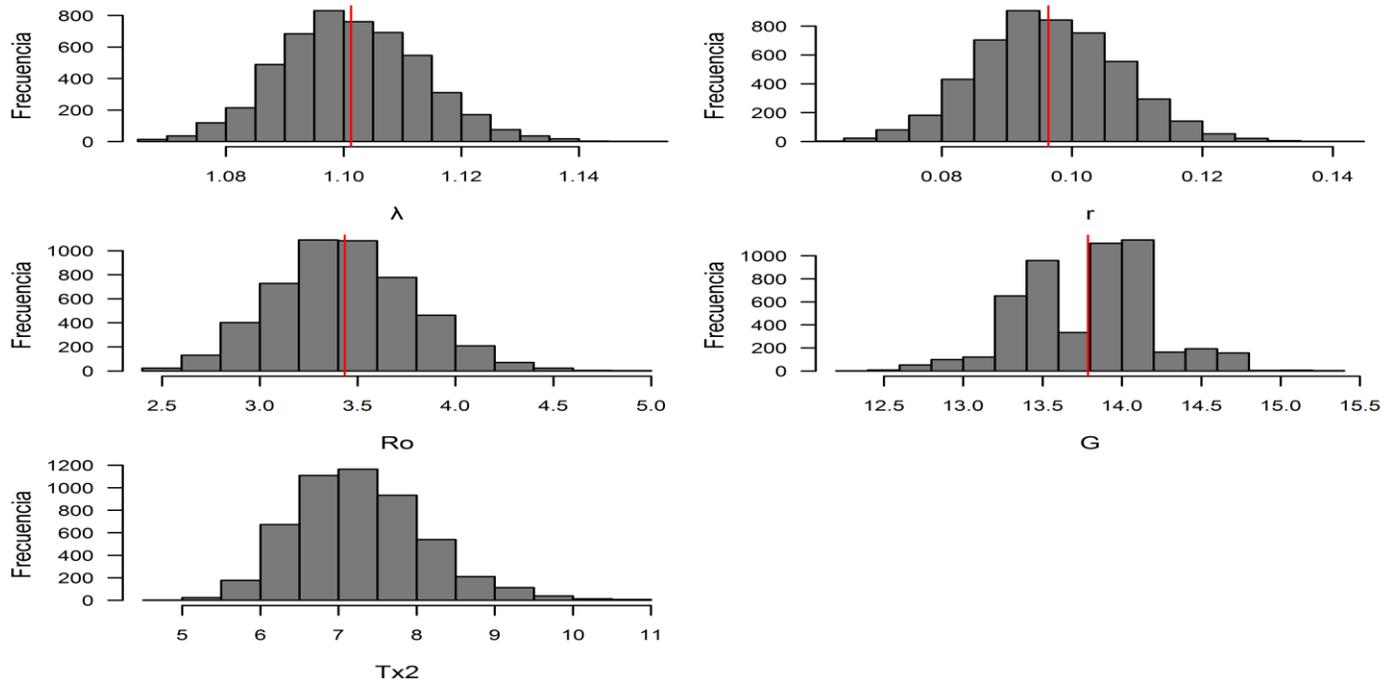


Figura 17. Histograma de frecuencias de los valores demográficos de *R. steindachneri* tras 5 mil simulaciones de Monte Carlo con el valor de la r_{max} teórica (Skalski *et al.*, 2008). La línea roja representa el promedio.

7.1.4. Eigenvectores

Los *eigenvectores* de *R. steindachneri* fueron construidos para el mejor escenario en la modelación determinística, estocástica y utilizando el valor de r_{max} de Skalski *et al.* (2008). En los dos últimos, los valores a cada edad representan el promedio.

7.1.4.1. Valor reproductivo (v_x)

El valor reproductivo (v_x) indicó que la mayor contribución al crecimiento de la población en los tres métodos es producida por la clase de edad ocho. En el método determinístico, después de alcanzar este valor máximo (6.51%), comienza a descender gradualmente hasta llegar a 1% a los 21 años de edad, al igual que el escenario con la r de Skalski *et al.* (2008). En el método estocástico, el mayor valor a los ocho años (7.2%) es más alto que en los otros dos y llega gradualmente a 1% a los 23 años de edad (Fig. 18).

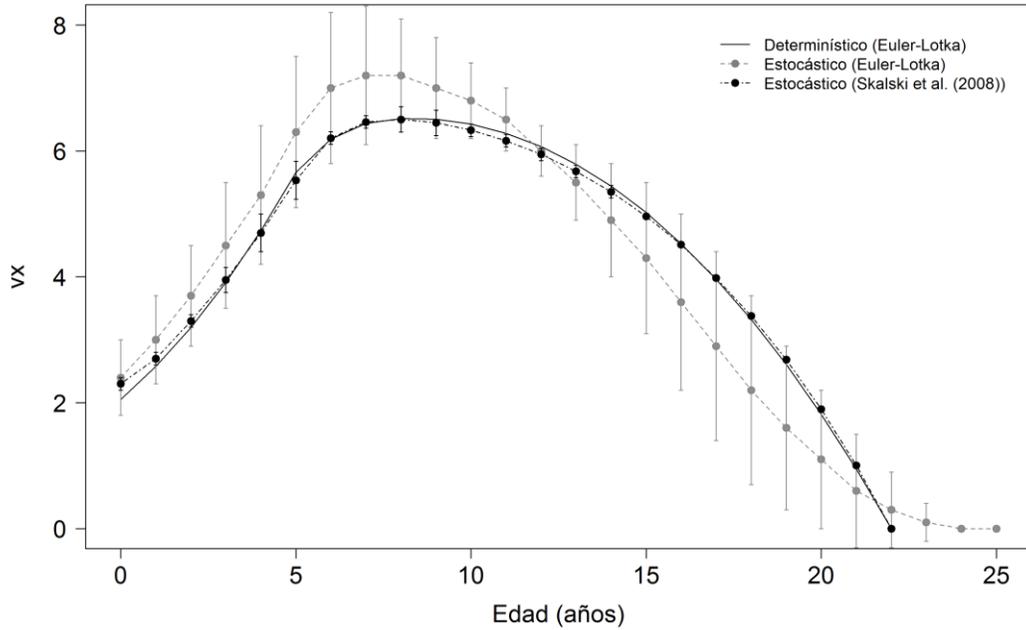


Figura 18. Valor reproductivo (v_x) de *R. steindachneri* en el golfo de California bajo los mejores escenarios de cada metodología. Los puntos representan el promedio y las líneas verticales la desviación estándar.

7.1.4.2. Distribución estable por edades (c_x)

La estructura de edades (c_x) en las tres distintas metodologías muestra que en la edad cero se encuentran la mayor proporción de organismos de la población, con un 17%, 16% y 16%, respectivamente. La proporción de organismos adultos (6-25 años) abarca un 32%, 33% y 32%. La proporción a cada grupo de edad en el escenario con Skalski *et al.* (2008) muestra los valores más altos de proporciones de organismos hasta la edad quince, donde se estabiliza con los métodos restantes (Fig. 19).

7.1.4.3. Esperanza de vida (e_x)

El escenario construido a partir del valor máximo teórico de r de Skalski *et al.* (2008) presenta los valores más altos de la esperanza de vida (e_x) de *R. steindachneri*, puesto que la supervivencia es mayor (Fig. 20). Los valores más altos de e_x es al grupo de edad uno en el escenario con Skalski *et al.* (2008) mientras que a la edad seis el escenario determinístico y estocástico alcanzan su máximo valor.

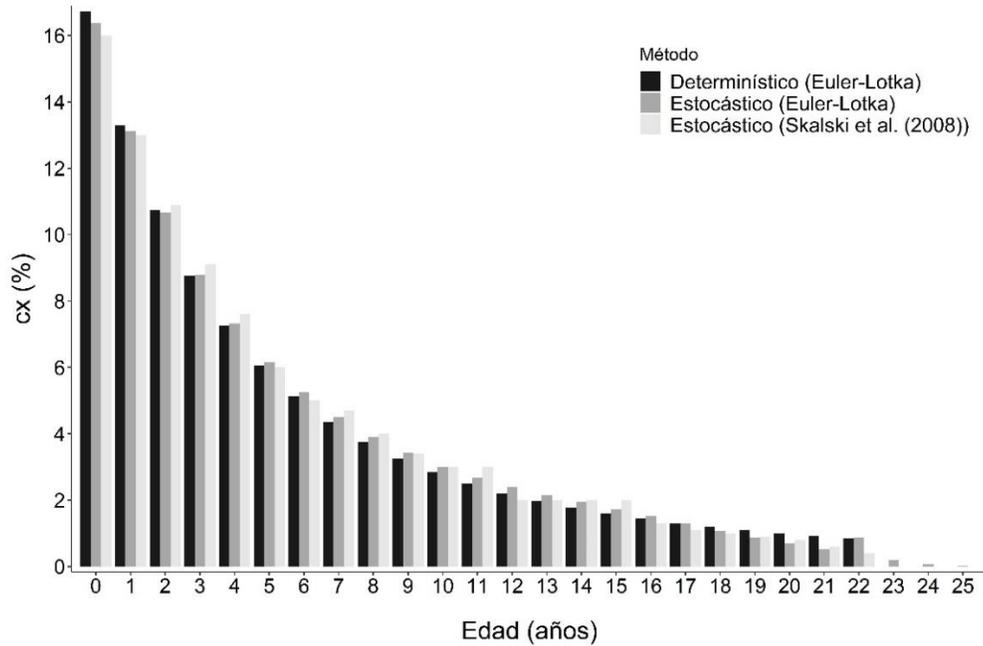


Figura 19. Distribución estable por edades (c_x) de la raya tecolote *R. steindachneri* del golfo de California bajo los mejores escenarios de cada metodología.

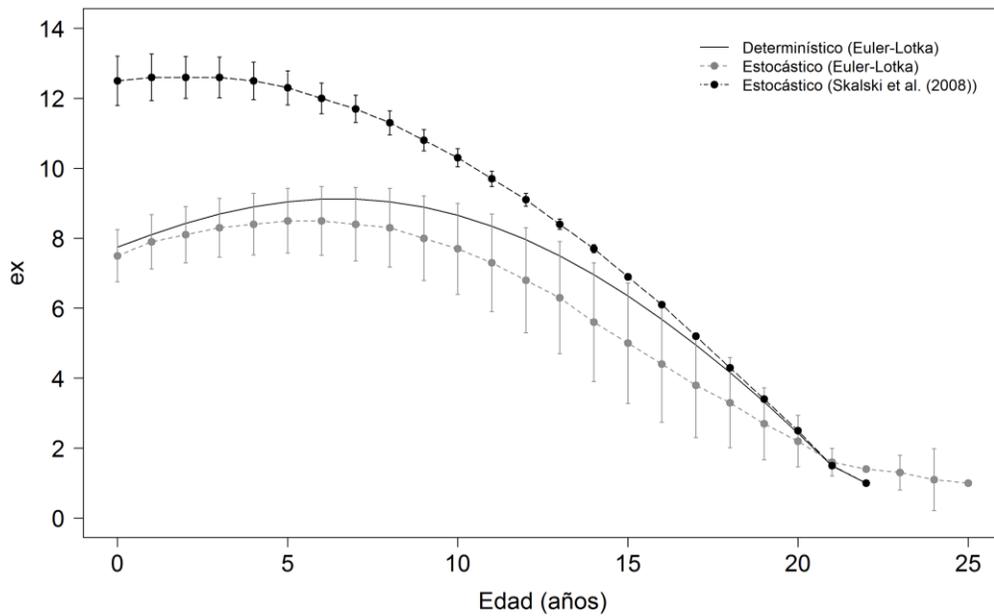


Figura 20. Esperanza de vida (e_x) de la raya tecolote *R. steindachneri* del golfo de California bajo los mejores escenarios de cada metodología. Los puntos representan el promedio y las líneas verticales la desviación estándar.

7.1.5. Análisis de perturbación

7.1.5.1. Análisis de sensibilidad (S_x)

La sensibilidad en los tres posibles escenarios demográficos considerando únicamente el efecto de la M mostró una contribución de los organismos de edad 1 (20%) a λ mucho mayor que el resto de las clases de edad. Posterior a ese valor, disminuye abruptamente y se mantiene constante en el intervalo de 2-6 años de edad (10-11%), para luego disminuir gradualmente a partir de la epm . A pesar del gran valor que proporciona la edad 1 a λ , la contribución a λ de los grupos de dos a seis años de edad suma un 50% del total de la estructura (Fig. 21).

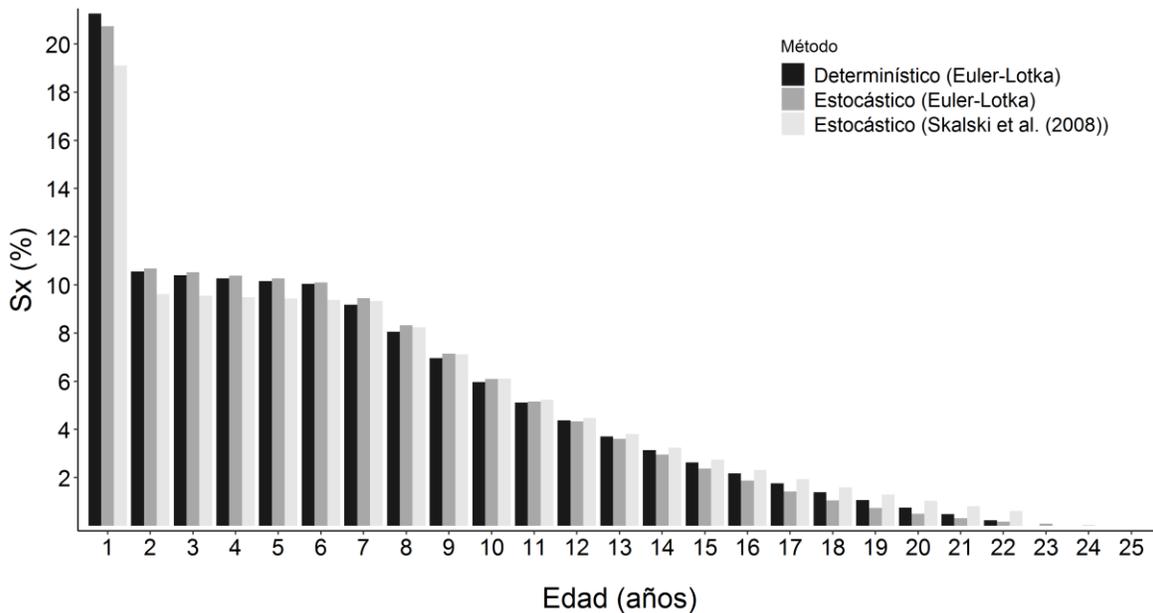


Figura 21. Sensibilidad (S_x) a cada grupo de edad para los tres escenarios evaluados de *R steindachneri* en el golfo de California.

7.1.5.2. Análisis de elasticidad (E_x)

Los cambios relativos de λ revelan una distribución constante en los grupos de edad 1-6, contribuyendo con un 50% del total de dichos cambios. La elasticidad a partir de la epm fue disminuyendo gradualmente, aportando el 50% restante de los cambios relativos a λ . Aunque la tendencia es similar en los tres escenarios, los valores más altos son arrojados por Skalski *et al.* (2008) hasta la epm , donde se vuelven mayores (Fig. 22).

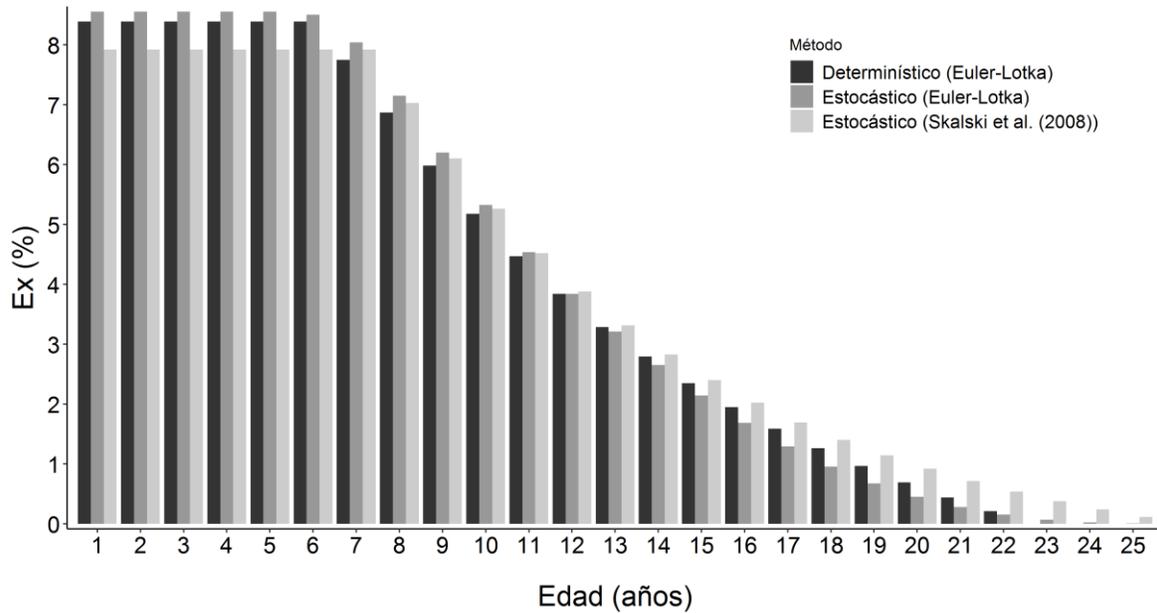


Figura 22. Elasticidad (Ex) a cada grupo de edad para los tres escenarios evaluados de *R. steindachneri* en el golfo de California.

Tras agrupar las elasticidades por estadios de desarrollo, los patrones indican que las tasas de crecimiento poblacional de *R. steindachneri* están más fuertemente influenciadas por la supervivencia de adultos para los escenarios determinístico y estocástico (Skalski *et al.*, 2008), a diferencia del modelo estocástico (E-L), donde son más importantes los efectos potenciales en los cambios proporcionales por los juveniles. En los tres escenarios, los cambios producidos por la fertilidad fueron menores al 10% (Tabla XIV).

Tabla XIV. Contribución (%) de la elasticidad para la fertilidad, la supervivencia de juveniles y adultos de *R. steindachneri* en el golfo de California.

| Escenarios: | Elasticidad (%) | | |
|------------------------------|-----------------|-----------|-----------|
| | Fertilidad | Juveniles | Adultos |
| Determinístico | 8.39 | 41.95 | 49.65 |
| Estocástico | 8.60±0.7 | 48.7±4 | 42.70±3.3 |
| Skalski <i>et al.</i> (2008) | 7.90±0.5 | 39.6±2.9 | 52.5±2.4 |

7.2. Demografía bajo condiciones de explotación

El comportamiento de los parámetros demográficos ante distintos niveles de explotación varió considerablemente según el valor de F y de la epc (anexo 9). La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) mostró una población en equilibrio ($\lambda=1$) y en aumento ($\lambda > 1$) con cualquier valor de F a partir de una epc de 11 años. La superficie de respuesta es < 1 con valores pequeños de F (0.20) a partir de una epc de 6 años (Fig. 23).

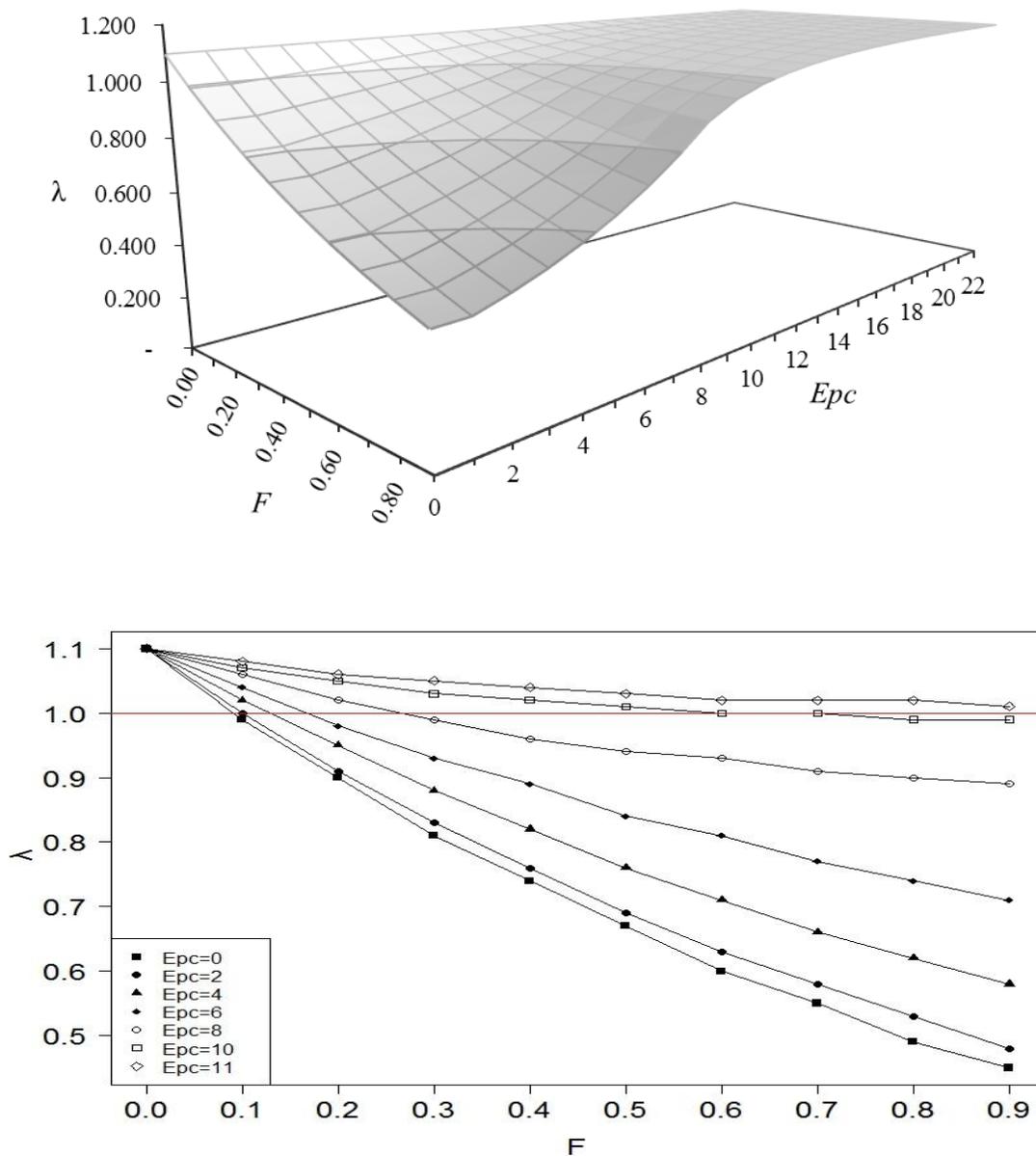


Figura 23. Superficie de respuesta de la tasa finita de crecimiento poblacional de *R. steindachneri* en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc). En la figura de abajo, la línea roja representa una población en equilibrio ($\lambda=1$).

La tasa neta reproductiva (R_o) se comportó de manera similar a λ ya que están correlacionadas. Valores por arriba de 1 se alcanzan con valores bajos de F (0.10) a partir de una epc de 2 años, con valores de $F > 0.20$, la población se mantendrá en equilibrio y en aumento solo a $epc > 7$ (Fig. 24).

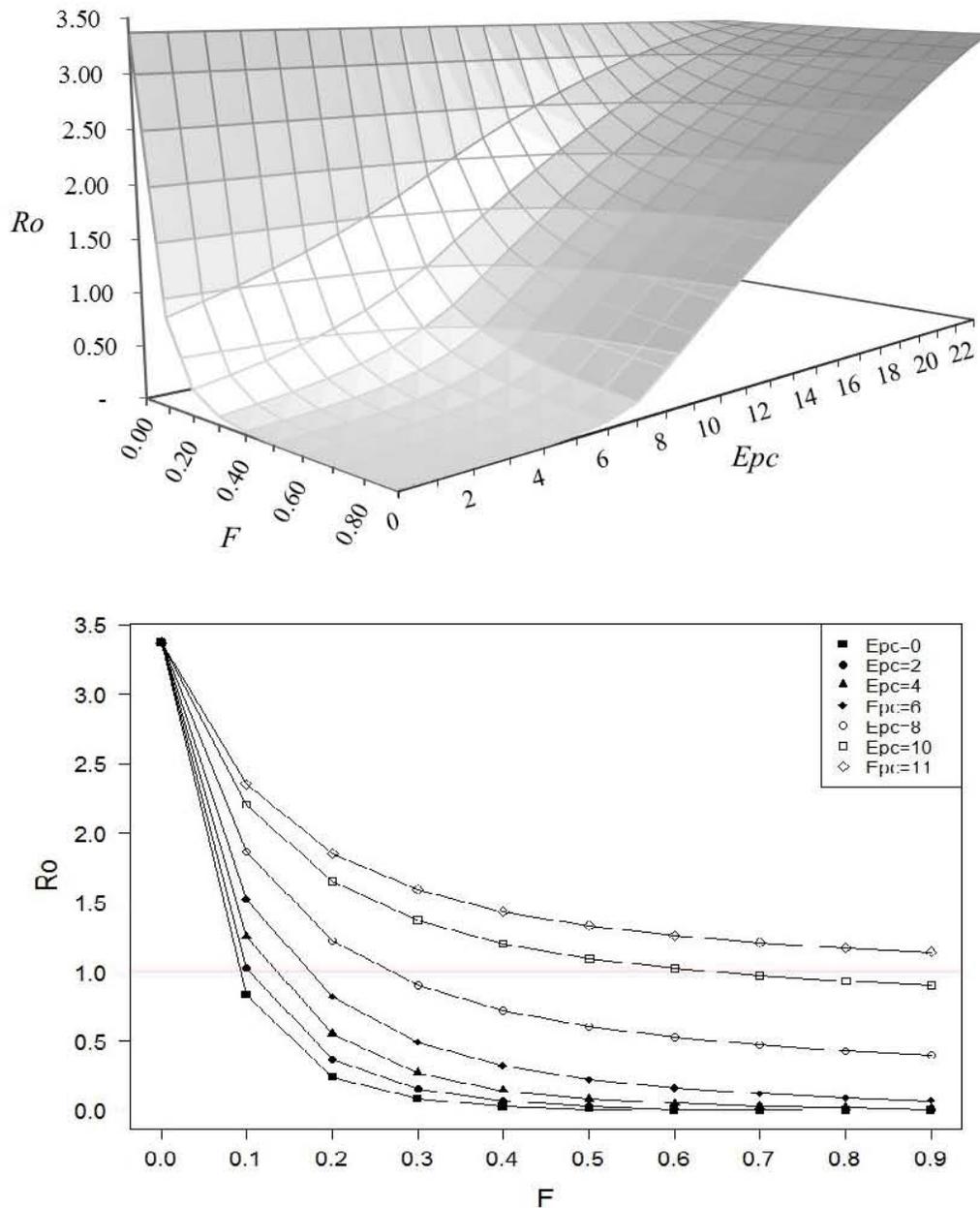


Figura 24. Superficie de respuesta de la tasa neta reproductiva (R_o) de *R. steindachneri* en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc). En la figura de abajo, la línea roja representa una población en equilibrio ($R_o=1$).

El efecto de F a distintas epc sobre el tiempo generacional (G) fue constante y varió en intervalos continuos pequeños. El valor más bajo de G es de 7.73 años con valores de F de 0.9 a $epc < 8$ años. Los valores más grandes (13.93 años) se alcanzan con F pequeñas a epc mayores a 15 años (Fig. 25).

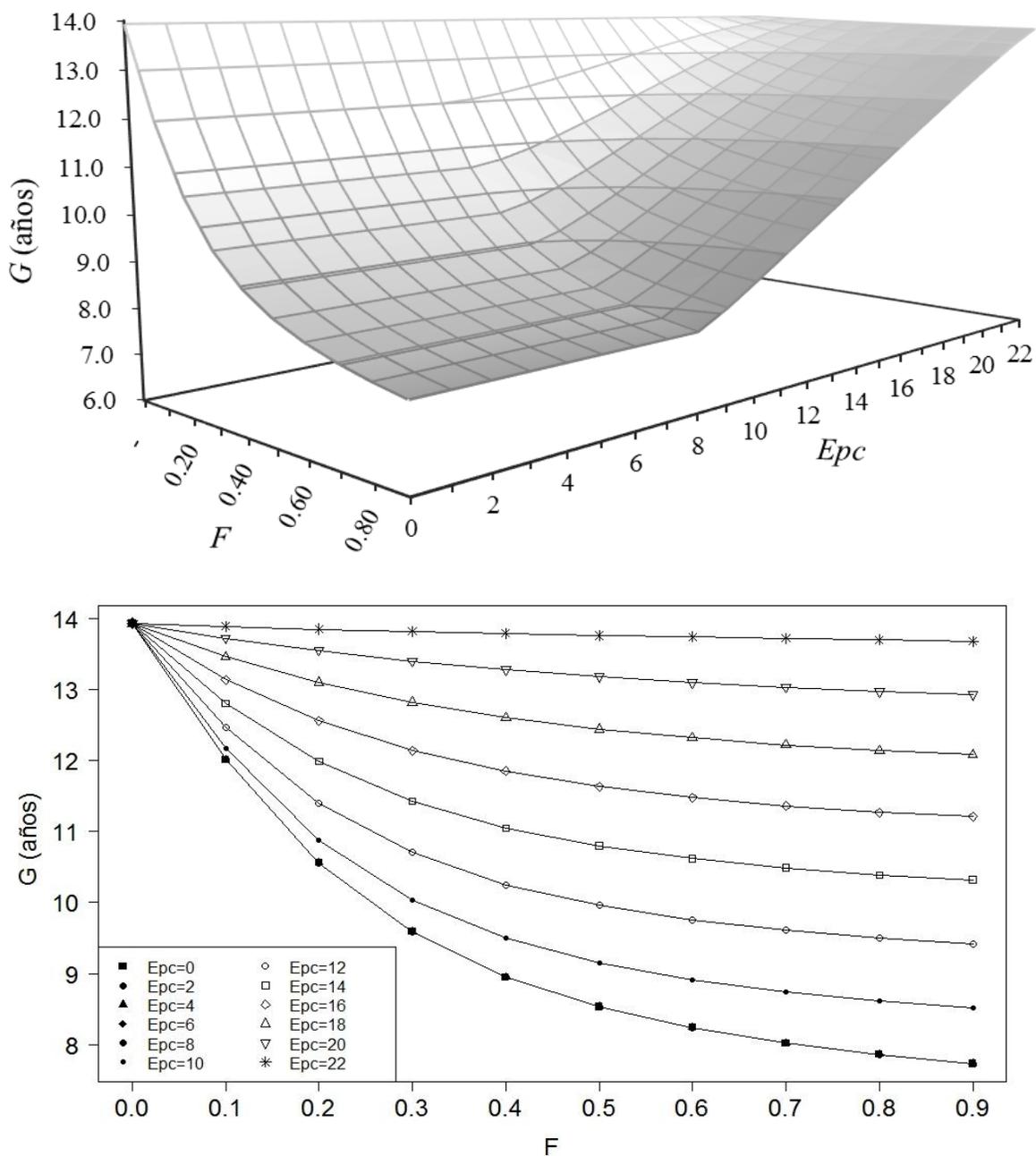


Figura 25. Superficie de respuesta del tiempo generacional (G) de *R. steindachneri* en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc).

El tiempo de duplicidad poblacional (tx_2) bajo los efectos de la pesca y de distintas epc fue el parámetro que varió más en intervalos muy distintos, pues en algunas combinaciones los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional eran negativos (<0). Los valores más pequeños (7.43 años) se obtuvieron en combinaciones de valores de F altos (>0.80 anual) a epc pequeñas (>0 años). Aquellos valores altos resultan de valores de F pequeños (0.20 anual) a epc mayores a 3 años (Fig. 26).

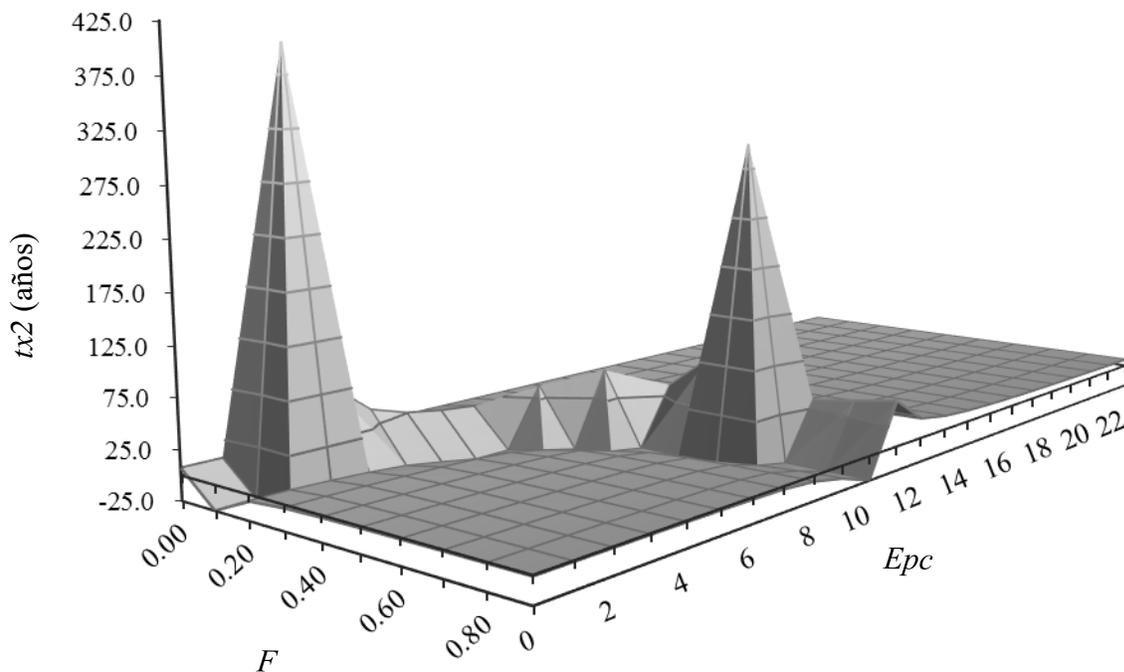


Figura 26. Superficie de respuesta del tiempo de duplicidad poblacional (tx_2) de *R. steindachneri* en el GC con distintas combinaciones de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc).

Los valores de Z con ambos métodos fueron construidos en la sección descendiente de la curva derecha a partir de la edad 2 a la 19. Mediante el método de Chapman-Robson, el valor de Z de *R. steindachneri* en el golfo de California fue de 0.252 ± 0.023 y un valor de F de 0.155. Mediante el método de regresión, el valor de Z es de 0.217 ± 0.027 con un valor de $F = 0.12$ (Fig. 27). El script es mostrado en el anexo 10.

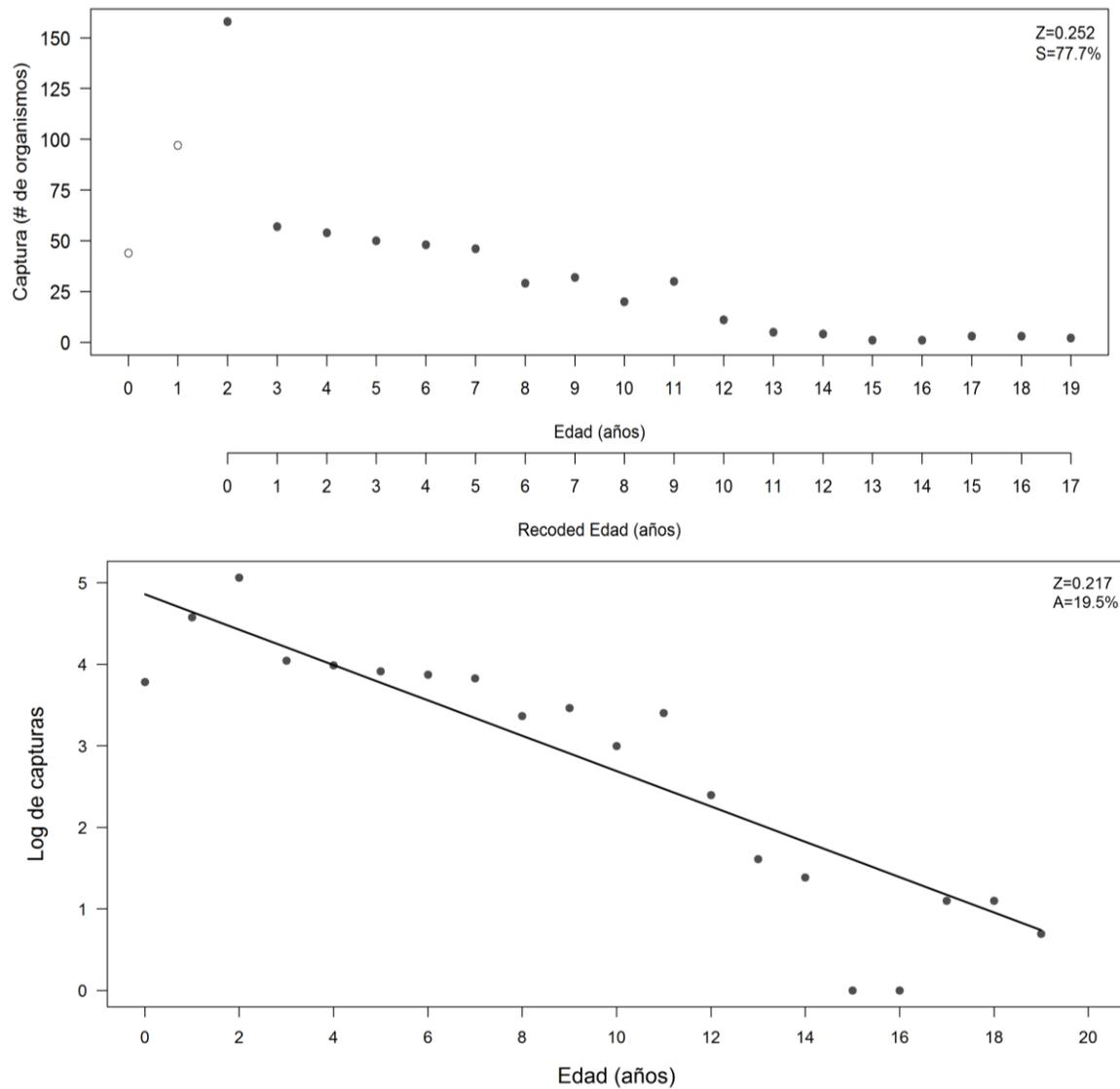


Figura 27. Curvas de captura de *R. steindachneri* en el golfo de California. Método de Chapman-Robson (arriba) y método de regresión lineal (abajo), n=695.

7.3. Vulnerabilidad

7.3.1. Productividad biológica

Las distintas ponderaciones y sus respectivos cálculos de las PB se muestran en la tabla XV. Para el caso de la PB₃, los resultados sugieren una productividad alta. Para la PB₂ una productividad biológica media y para la PB₁ y PB₄, una productividad biológica baja.

Tabla XV. Productividad biológica de *R. steindachneri* en el golfo de California estimada con base en distintos atributos. ER: Estrategia reproductiva, PR: Patrón de reclutamiento, NTM: Nivel trófico medio.

| Atributo | Valor | PB ₁ | PB ₂ | PB ₃ | PB ₄ | Calidad de los datos | Referencia |
|-----------------|---|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------------|---|
| <i>M</i> | 0.19 años ⁻¹ | 0.33 | | | | 1 | Presente estudio. |
| E madurez | 6 años | | | | | 1 | Bizzarro <i>et al.</i> (2007a). |
| E máxima | 13 años | | 0.53 | 0.72 | | 1 | Carrillo-Colín <i>et al.</i> (Sometido). |
| Longevidad | 22 años | | | | | 1 | Presente estudio. |
| <i>r</i> | 0.09 | | | | | 1 | Presente estudio. |
| AD _∞ | 105.72 cm | | | | | 1 | Carrillo-Colín <i>et al.</i> (Sometido). |
| <i>k</i> | 0.137 años ⁻¹ | | | | | 1 | Carrillo-Colín <i>et al.</i> (Sometido). |
| Fecundidad | 1 cría | | | | | 1 | Bizzarro <i>et al.</i> (2007a); Flores-Pineda (2008). |
| ER | Vivípara aplacentada | | | | 0.38 | 1 | Bizzarro <i>et al.</i> (2007a); Flores-Pineda (2008). |
| PR | Supervivencia y crecimiento de un organismo hasta formar parte de la población reproductiva alto. | | | | | 1 | Presente estudio; Bizzarro <i>et al.</i> (2007a). |
| NTM | 3.6* y 3.4** | | | | | 2 | *Fish base (2018); **Díaz-Carbadillo (2011). |

7.3.2. Susceptibilidad de captura

La susceptibilidad de captura de *R. steindachneri* en el golfo de California resultó alta (0.70) debido a las características de la pesquería que se ejerce sobre la población (Tabla XVI).

Tabla XVI. Atributos y valor de la susceptibilidad de captura de *R. steindachneri* en el GC.

| Atributo de SC | Ponderación | Justificación | Valor de SC | Calidad de los datos | Referencia |
|--------------------------|-------------|--|-------------|----------------------|--|
| Disponibilidad | 1 | La especie se distribuye desde California hasta Perú. Mayormente en zonas cercanas a la costa (especialmente juveniles). La pesquería artesanal opera a lo largo del GC. La pesquería industrial de camarón opera en las zonas 40 y 60 del Pacífico. | 0.70 | 1 | Love <i>et al.</i> (2005). Márquez-Farías y Blanco Parra (2006). Bizzarro <i>et al.</i> (2007 a y b) |
| Posibilidad de encuentro | 1 | La especie se puede encontrar en media agua y fondos arenosos. Su batimetría varía entre los 13 a 90 m de profundidad. La pesquería artesanal opera de 10-25m de profundidad en Sonora. En Sinaloa, opera de los 10 a 15 m. La pesquería de camarón opera de los 9 a los 56.5m de profundidad. | | 1 | Márquez-Farías y Blanco Parra (2006). Bizzarro <i>et al.</i> (2007a). |
| Selectividad | 1 | El rango de tallas (31-90cm), con un AD_{∞} de 105.72 cm. Las redes de enmalle de fondo van de 13-33 cm de malla estirada en Sonora y de 28-41cm en Sinaloa. | | 1 | Presente estudio, Bizzarro <i>et al.</i> (2007a). |
| Mortalidad post-captura | 0.70 | Los organismos capturados de manera dirigida o incidental, son retenidos para consumo personal o comercializados para su utilización como carnada. | | 1 | Bizzarro <i>et al.</i> (2007a). Flores-Pineda (2008). |

7.3.3. Riesgo ecológico (*RE*) y vulnerabilidad (*v*)

El *RE* de *R. steindachneri* por efecto de la pesca en el GC resultó ser medio para dos escenarios, donde la PB_2 y PB_3 fue media. Un *RE* alto con las PB_1 y PB_4 (Fig. 28). La vulnerabilidad resultó ser media para los casos con PB_2 y PB_3 ($0.48 < v < 0.94$) y alta para PB_1 y PB_4 ($v \geq 0.95$) (Tabla XVII).

Tabla XVII. Valores de v de *R. steindachneri* en el GC con base en distintos valores de PB.

| | <i>PB</i> | <i>SC</i> | v |
|-----------------|-----------|-----------|-------|
| PB ₁ | 0.33 | | 0.969 |
| PB ₂ | 0.53 | 0.70 | 0.838 |
| PB ₃ | 0.72 | | 0.751 |
| PB ₄ | 0.38 | | 0.935 |

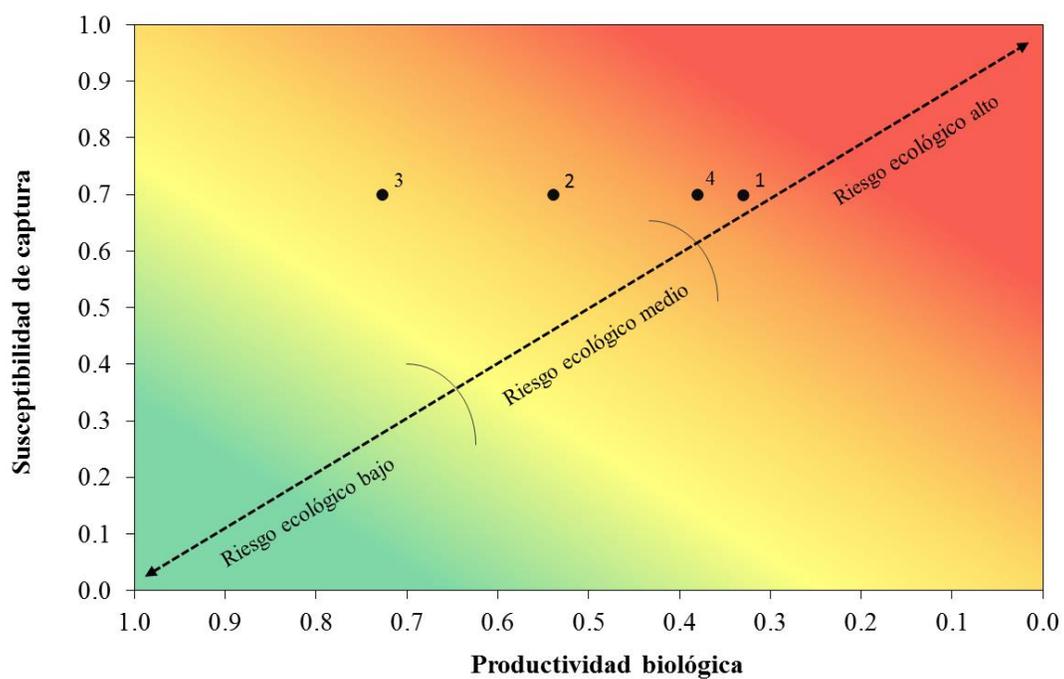


Figura 28. Riesgo ecológico por efecto de la pesca para *R. steindachneri* en el golfo de California. Los números refieren a distintos cálculos de la productividad biológica (PB).

8. DISCUSIÓN

Debido a la baja importancia pesquera de los batoideos, estudios de evaluación de riesgo son escasos y mayormente con fines de conservación. Cortés *et al.* (2015) destacan la relevancia de este tipo de enfoque tendiendo a evitar disminuciones abruptas o extinción de la población. Por su parte, el objetivo del manejo pesquero es inducir a una explotación responsable del recurso manteniendo el stock sano y garantizando la sostenibilidad de la pesquería a largo plazo. En ambos casos, el objetivo es estimar el estado de la población y proyectar sus tendencias futuras bajo factores de estrés, como la pesca, degradación del hábitat, entre otros. Tanto el estado actual como el futuro, dependerán de las características del ciclo de vida de la especie y del tipo de gestión que se implemente (Cortés, 2007; Cortés *et al.*, 2015).

Si se cuenta únicamente con datos cualitativos, opinión de expertos y datos semi-cuantitativos, un análisis de productividad y susceptibilidad de captura (PSA) podrá realizarse (Stobutzki *et al.*, 2001; Walker, 2005; Tovar-Ávila *et al.*, 2010; Hobday *et al.*, 2011; Cortés *et al.*, 2015). Si se cuentan con parámetros de la historia de vida de la especie, un análisis demográfico será la opción correcta (Simpfendorfer, 1999; Cortés 2002; Mc Auley *et al.*, 2007; Bradshaw *et al.*, 2013; Cortés *et al.*, 2015). A pesar de que *R. steindachneri* es frecuente en las pesquerías del golfo de California y es capturada tanto en la pesca dirigida a batoideos como en la incidental de sierra (*Scomberomorus sierra* y *S. concolor*) y camarón (*Litopenaeus spp*) (Márquez-Farías 2002; Bizzarro *et al.*, 2007a), no se cuenta con una serie histórica de capturas y esfuerzo; es por esto que para evaluar el estado de la población, se decidió realizar un PSA y un análisis demográfico con la mejor información disponible de su longevidad, fecundidad, proporción de madurez, edad de primera madurez y estimaciones indirectas de mortalidad natural y por pesca. Este trabajo representa el primero para la especie en el golfo de California en cuanto al enfoque demográfico y el segundo utilizando el PSA.

Demografía

Los análisis demográficos, como las tablas de vida y los modelos matriciales poblacionales, son otro enfoque para la evaluación de riesgo en condrictios (Cortés, 2007). Estos métodos proporcionan una estimación cuantitativa de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y otras medidas asociadas, como el tiempo generacional y la tasa neta reproductiva.

Los estudios demográficos pueden ser utilizados, una vez definido el escenario base, para evaluar el nivel de mortalidad por pesca que una población puede mantener antes de que la tasa intrínseca de crecimiento sea negativa y en teoría, conduzca a la extinción (Cortés *et al.*, 2015). Los parámetros en los modelos determinísticos son estáticos, aplicados uniformemente y representan los mejores valores de la historia de vida de la especie (Smith, 2007), a diferencia de la incorporación de variabilidad en dichos parámetros del ciclo de vida, utilizando simulaciones de Monte Carlo, donde uno puede generar resultados probabilísticos que incorporen la incertidumbre asociada a estos modelos que rara vez se conoce (Cortés, 1999, 2002; Smith *et al.*, 2008; Tsai *et al.*, 2010; Cortés *et al.*, 2015).

De acuerdo con Cortés (2007), uno de los problemas de los modelos demográficos en condricios, son las suposiciones que tácitamente se hacen, sobre todo la denso-independencia, supuestos que podrían conducir a conclusiones engañosas sobre todo si se le añade mortalidad por pesca (F) al análisis. Aunado a esto, la credibilidad de los valores de las tasas vitales utilizadas para parametrizar los modelos demográficos es bastante cuestionable, pues no es posible saber a ciencia cierta en qué momento de la historia de la población se están recabando los datos para el análisis.

Mortalidad natural y supervivencia

La mortalidad natural es uno de los parámetros más importantes y difíciles de obtener en la dinámica poblacional (Kenchington, 2013). El enfoque clásico requiere múltiples valores de Z a partir de curvas de capturas, que generalmente están ausentes en peces batoideos. Es por esto que las estimaciones de M han tenido que depender del uso de métodos indirectos basados en las invariantes de historia de vida de la especie (Cortés, 2007), calculados, en algunas ocasiones, con modelos empíricos específicos para un taxón, o modelos generalizados que abarcan varios taxa (Pauly, 1980; Hoenig, 1983; Then *et al.*, 2015).

En el presente estudio, se exploraron diversos métodos de estimación de M , debido a la incertidumbre de conocer los supuestos en que dichos modelos fueron construidos con respecto a la capacidad de carga de la población. Cortés (2016) propone una solución parcial que reduce dicha incertidumbre, utilizar el valor de M que asegure una mayor supervivencia, para poder

aproximarnos a un valor real de r en condiciones naturales. Lo anterior tiene implicaciones al momento de agregar mortalidad por pesca (F), ya que con esta solución, en teoría, no agregaríamos esfuerzo pesquero a una población ya explotada. Dentro de los métodos explorados se incluyeron aquellos que estiman un solo valor de M (Rikhter y Efanov, 1976; Pauly, 1980; Raltson, 1987; Hoenig, 1983; Jensen, 1996; Campana *et al.*, 2001; Hewit y Hoenig, 2005; Then *et al.*, 2015) y los que adoptan una M a cada grupo de edad (Peterson y Wroblewski, 1989; Walker, 1994).

Al respecto, Smith *et al.* (2008) comentan que es poco probable que un único valor constante calculado por la mayoría de las técnicas indirectas incorpore adecuadamente la variabilidad de M que ocurriría en las fases neonatal, juvenil y adulta. El modelo de Hoenig (1983) fue aquel que mostró la estimación de M más baja a 22 años de longevidad y por lo tanto fue considerado para aproximarnos a una verdadera r_{max} . Este método ha sido ampliamente utilizado para estimar la mortalidad natural en elasmobranchios de costas mexicanas, ya que considera los supuestos de que la $Z \approx M$ solo en poblaciones que están en condiciones vírgenes o ligeramente explotadas (Cortés, 1995; Cortés y Parsons, 1996; Márquez-Farías *et al.*, 1998; Chen y Yuan, 2006; Márquez-Farías, 2007; Smith *et al.*, 2008; Tsai *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2015; Mondragón-Sánchez, 2015; Lara-Mendoza, 2016), aunque aún no para *R. steindachneri*. Existen trabajos demográficos para peces batoideos en donde reportan tasas de mortalidades naturales estimadas con la ecuación de Hoenig (1983) como el de Smith *et al.* (2008) para *Dasyatis diptera* (= *Hypanus dipterurus*, Last *et al.*, 2016), Márquez-Farías (2007) para *P. productus* y Lara-Mendoza (2016) para *P. glaucostigmus* de 0.149, 0.21 y 0.20 años⁻¹, respectivamente, los cuales son similares al de *R. steindachneri*. En relación a esto, Cortés (1998) sugiere utilizar en organismos menores a 100 cm LT, la variante hecha para teleósteos, y la ecuación realizada para mamíferos marinos para especies mayores a 100 cm LT, lo cual fue realizado en este estudio.

Si consideramos la biología y la perspectiva de la teoría de historia de vida de las especies, es más sensato considerar valores de M a cada edad, puesto que esta tenderá a disminuir al inicio de la ontogenia del organismo. Kenchington (2013) y Cortés (2007) postulan que aquellos vectores en forma de “*tina de baño*”, producto de estimaciones utilizando lo propuesto por Peterson y Wroblewski (1984), Chen y Watanabe (1989) y Siegfried (2006), son las más apropiadas para estimar mortalidades naturales en condriictios, pues es más congruente

cuando se mantiene constante una vez que los organismos han alcanzado cierta talla o edad, ya que el riesgo de depredación disminuye. Sin embargo, hay que tener cuidado de como empleamos dichas ecuaciones, pues como bien lo menciona Smith *et al.* (2008), estas opciones fueron construidas para especies pelágicas, así que aplicarlas en organismos bentónicos o demersales podría inferir y arrojar resultados engañosos.

En este trabajo se consideró al vector de M propuesto por Walker (1994) para el “gummy shark” *Mustelus antarticus* (Günther, 1870) en forma de “ U ” como el mejor método, en donde el decremento inicial les otorga a los juveniles una alta supervivencia debido a su capacidad de escapar de depredadores y al presentar tallas relativamente grandes. El subsecuente aumento gradual de la M está relacionado con el hecho de que los animales deben morir en su año terminal de vida, es decir, por procesos naturales de senescencia. En relación a esto, existe un gran debate al utilizar este tipo de vector, ya que el conocimiento integro de la longevidad y la falta de evidencia de senescencia podría crear conflicto al asumir que la M aumentaría después de cierta edad. El método de ajuste de M utilizado en este escenario, es novedoso para este tipo de estudios y no es posible compararlo con otro, puesto que Walker (1994) ajustó para *M. antarticus* mediante mínimos cuadrados de la diferencia entre la media del peso de la captura observada y la esperada, a diferencia del presente estudio, en donde se ajustó mediante mínimos cuadrados (*ssq*) de la diferencia entre una supervivencia esperada y una observada a la edad 0 y a la *epm* (ver métodos en sección 6.1.4.1). Esto presenta cuestionamientos al suponer una supervivencia como observada cuando fue calculada mediante una ecuación empírica (Goodyear, 1993; Dulvy y Forrest, 2010). Posterior a dicho ajuste, la mayoría de las mortalidades dejaron de presentar la característica forma de U a una longevidad de 22 años, puesto que el método las forzaba a morir en menor cantidad a la *epm*. Lo anterior concuerda con Vetter (1988) y Pascual e Iribame (1993), quienes suponen que en raras ocasiones son consideradas, pero deberían a pesar de presentar un buen ajuste.

Los resultados obtenidos de manera determinística en este estudio pueden ser comparados con lo reportado por Gámez-Moedano *et al.* (2006), quienes para *R. steindachneri* en el sureste del GC, estimaron una M de 0.135 años^{-1} , siendo esta más pequeña a la reportada en el presente estudio (0.190 años^{-1}), sin embargo, estos autores omiten la función con la que llegaron a dicho valor. De la misma manera, Rocha-Gonzales (2016) calcula una mortalidad natural para *R. steindachneri* en el golfo de California utilizando la propuesta por Dulvy y

Forrest (2010), quienes adoptando las llamadas “reglas de vida”, propuestas originalmente por Beverton y Holt (1957, 1959), pueden aproximarse a valores de M , longitudes máximas teóricas o incluso tasas intrínsecas de crecimiento poblacional al considerar procesos metabólicos y las compensaciones en las posibles combinaciones de la historia de vida. Utilizando la ecuación $M \sim k * 0.42$, el autor reporta un valor de 0.06 años^{-1} , el cual es notoriamente más bajo al encontrado en este estudio.

Para *Rhinoptera bonasus* en el norte del golfo de México, Grusha (2005) y Neer *et al.* (2007), mediante la ecuación de Hoenig (1983), reportan una mortalidad natural de 0.342 años^{-1} y una M promedio de 0.105 años^{-1} , respectivamente. En el presente estudio se concuerda más con la M de estos últimos autores, ya que la longevidad teórica utilizada fue similar (25 años). Para el caso de la supervivencia, se observó que en algunos casos del escenario 5, esta era alrededor de un 20% con 13 años de longevidad, aun utilizando las propuestas de Campana *et al.* (2001), en donde su ecuación revela que quedará menos del 1% al final. Al aumentar esta longevidad a 22 años, como lo realizado por Walker (1998) y Smith (2005), los sobrevivientes al último año eran alrededor del 10 y 5% del total de la población. Al respecto, Cortés (2007) comenta que todo porcentaje $>1\%$ indica que algo anda mal en los datos utilizados en el modelo. En este estudio se atribuye a que no se alcanzó la longevidad real de la especie, concordando con Beukema (1989), quien menciona que la edad máxima observada es el inicio de la subestimación de la longevidad real de la especie.

El añadir incertidumbre en la mortalidad natural mediante simulaciones de Monte Carlo ya ha sido utilizado para batoides como en *H. dipterurus* por Smith *et al.* (2008) y otras especies de tiburones (Cortés, 2002; Beerkircher *et al.*, 2003; Tsai *et al.*, 2010) y es utilizada principalmente para reflejar la alta variabilidad entre las tasas de supervivencia. En el presente estudio, se optó por añadir estocasticidad al valor inicial de M a utilizarse en la ecuación de Walker (1994) y en los escenarios 1 y 2 una vez definido el mejor valor de manera determinística. A diferencia de Smith (2005), Smith *et al.* (2008) y Tsai *et al.* (2010), quienes adoptan una distribución uniforme de M con valores mínimos y máximos, producto de probar distintas funciones, en el presente estudio se le asignó una distribución normal al valor que se consideró se acerca más para encontrar la r_{\max} bajo la teoría denso-dependiente (Cortés, 2016). A raíz de esto, los parámetros demográficos resultaron ser más optimistas ($r \geq 0$) que cuando se exploró una distribución uniforme a la M . Citando a Cortés (2007) y Smith *et al.* (2008), si los

métodos indirectos subestiman las tasas de mortalidad y supervivencia, el crecimiento poblacional resultarían excesivamente optimistas incluso con la introducción de las simulaciones de Monte Carlo. Así, este es el primer trabajo en incorporar este tipo de incertidumbre a la M de *R. steindachneri* y a los componentes de dichas ecuaciones, como en las utilizadas en el escenario 3, 4 y 5, donde se les asignó una distribución normal a las constantes de la ecuación de Peterson y Wroblewski (1984) y a γ y ϕ de la ecuación de Walker (1994).

Para poder añadir mortalidad por pesca a una población y ver cómo respondería a distintos patrones de explotación, es necesario trabajar con aquella M que se acerque a la verdadera tasa intrínseca de crecimiento poblacional. Una aproximación para conocer si la r ha sido subestimada es mediante algunas derivaciones a la ecuación de Euler-Lotka (Cortés, 2016). En el presente estudio, aquella calculada mediante la función de Skalski *et al.* (2008) fue considerada como la mejor estimación. Siguiendo esta premisa, el valor de M que debería tener la población de *R. steindachneri* para obtener ese potencial de crecimiento fue de 0.0960 años⁻¹, un valor parecido a lo reportado por Rocha-Gonzales (2016). Esta mortalidad se consideró la mejor que describe a la especie y fue introducida a la función de Walker (1994) asignándole estocasticidad con distribución normal (media = 0.0960; d.s.=0.0096). La teoría de la historia de vida de especies longevas, con madurez sexual tardía y fecundidad baja, como *R. steindachneri*, presentan bajas tasas de mortalidad natural (Emlen, 1970; Gadgil y Bossert, 1970; Adams, 1980; Stearns, 1992; Smith, 2005), debido a que, según Branstetter (1990), Hoenig y Gruber (1990) y Gruber *et al.* (2001), una especie con tan poca fecundidad y una longevidad relativamente alta, tendría que morir muy poco o crecer a una mayor velocidad y reproducirse pronto para asegurar al menos una población en equilibrio.

La mortalidad natural es un parámetro que ejerce la mayor influencia en el resultado de modelos demográficos (Cortés, 2007), y conocerla a ciencia cierta es una tarea difícil, sin mencionar que compararla con métodos de estimación directos, que rara vez existen, hacen que confiemos en los valores de los parámetros de historia de vida con la que estas fueron estimadas. Si bien el obtener tallas de primera madurez o proporción de hembras maduras puede ser más sensato, siempre hay que cuestionarse la veracidad de dichos valores, pues una sobreestimación de estos podría arrojar M pequeñas y por lo tanto valores demográficos optimistas (Cortés, 1998, 2007; Smith *et al.*, 2008). De igual manera, conocer las bases con las

que fueron desarrolladas dichas ecuaciones empíricas ayudara a poder determinar cuál será aquella que describa bien la mortalidad en escenarios ausentes de pesca, *e.g.* las funciones de Pauly (1980) y Hoenig (1983), en una de sus versiones, fueron desarrolladas para peces teleósteos, lo que podría arrojar valores más altos al utilizarla en tiburones (Cortés y Parson, 1996).

Parámetros demográficos

Los parámetros demográficos incluidos en los escenarios deterministas representan los valores más optimistas de los parámetros de historia de vida de *R. steindachneri* al ser comparados con otros estudios similares con especies del mismo género. El análisis produjo resultados que son comparables con lo realizado por Rocha-Gonzales (2016) y Gámez-Moedano *et al.* (2006) de manera directa, en donde los resultados de este trabajo se encuentran por debajo al de los autores mencionados. A una longevidad de 13 años, la población muestra un decremento del 33% al 3% en todos los casos de los escenarios 1-5 en ausencia de mortalidad por pesca, algo parecido a lo reportado por Grusha (2005) para *R. bonasus*. Para una longevidad de 22 años, la población mostró un aumento del 4% en el escenario 5 utilizando el valor de M de Hoenig (1983) en la función de Walker (1994). A pesar de presentar diferencias en la longevidad, las tasas de crecimiento poblacional fueron similares al comparar el mejor escenario determinístico en este estudio con otros trabajos. Los parámetros poblacionales de Gámez-Moedano *et al.* (2006) parecen ser demasiado optimistas para una especie de tan baja fecundidad y con 12 años de longevidad, pues en el presente estudio y en el de Grusha (2005) mostraron resultados negativos de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional a la misma longevidad. Como estas especies de la familia Rhinopterae no presentan una explotación intensiva en las pesquerías ni en lo recreacional (Gusha, 2005; Neer *et al.*, 2005), la población debería permanecer mínimo en un estado estable, lo que podría indicar que uno de los parámetros de la historia de vida es erróneo (Cortés 1998, 2007; Cortés *et al.*, 2015).

La diferencia mostrada en las tasas de crecimiento poblacional generada por estos modelos deterministas sugiere que las diferentes longevidades tuvieron un impacto importante en las proyecciones de la población. A pesar de que la edad máxima encontrada por Carrillo-Colín *et al.* (Sometido) es por lo menos 5 años mayor que la reportada por otros estudios para la especie (Gámez-Moedano *et al.*, 2006; Gutiérrez, 2014), fue necesario explorar longevidades teóricas mediante la función de Taylor (1958) utilizada ya en otros batoides por Smith (2005),

Natanson *et al.* (2007) y Mejía-Falla *et al.* (2014). Estos autores argumentan que esta función, junto a la versión de VBGM, podrían sobreestimar la longevidad real debido a la naturaleza de relación asintótica de la función de crecimiento de von Bertalanffy de la que se deriva. Sin embargo, el utilizar longevidades teóricas en este estudio fue pieza clave para poder encontrar al menos una población en equilibrio (Cortés, 1998; 2002), lo que conlleva a suponer que la longevidad en *R. steindachneri* puede estar subestimada.

Otro posible factor para mostrar diferencias en los parámetros demográficos, fue que en este trabajo, la proporción de madurez fue tomada en cuenta a la hora de realizar la tabla de vida (con excepción del escenario 1 y 3), a comparación de los resultados para especies del género *Rhinoptera*, quienes consideraron fecundidad constante en las clases de edad para adultos.

La tasa neta reproductiva de *R. steindachneri* considerando solo la mortalidad natural fue <1 en todo el espectro de posibilidades con 13 años de longevidad, alcanzó el equilibrio y valores >1 al aumentar los años de vida, concordando así con Neer *et al.* (2005) y Grusha (2005). Lo anterior indica que la población debería vivir más, para que las hembras se replacen así mismas. A pesar de esto, y bajo el supuesto de que todas las hembras son reproductivamente activas cada periodo reproductivo, que el éxito reproductivo no depende de la cantidad de machos en la población y que las hembras mayores no presentan senescencia reproductiva (Cortés y Parson, 1996; Cortés, 1998), parece improbable, (si los parámetros de historia de vida utilizados representan razonablemente bien la demografía de esta especie), que la población presente valores tan bajos de crecimiento poblacional, particularmente *R. steindachneri*, quien es una de los batoideos con mayor presencia en el GC (Márquez-Farías, 2002; Bizzarro *et al.*, 2007).

El tiempo generacional encontrado en los escenarios base varió de 7.47-8.94 años y 7.48-12.59 años con 13 y 22 años de longevidad, respectivamente, los cuales son muy parecidos con lo reportado por varios autores (Lara-Mendoza, 2018; Smith, 2005; Mollet y Cailliet, 2002; Frisk *et al.*, 2002), con excepción del reportado por Márquez-Farías (2007), quien reporta un valor más bajo; esto puede atribuirse al valor de M usado por dicho autor. Smith *et al.* (2008) reporta valores más altos que en el presente estudio, lo cual podría ser explicado por las diferentes longevidades usadas. Este parámetro es una parte importante en los análisis demográficos, ya que es una medida del tiempo requerido para que un recién nacido

tenga crías, lo cual influye en el potencial de crecimiento de la población (Cortés y Cailliet, 2017). La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) utiliza este parámetro demográfico para categorizar el estado de las poblaciones, por lo tanto, encontrar un tiempo generacional lo más preciso y realista posible es de suma importancia.

De manera general, las estimaciones del crecimiento poblacional para *R. steindachneri* y *R. bonasus* de manera determinista han arrojado valores muy bajos (crecimiento entre el 2.7 y el 9%) en los mejores escenarios, incluso valores negativos, lo que podría indicar que aún falta conocer de manera más exacta posible la historia de vida de la especie.

Los estudios de dinámica poblacional en elasmobranquios de costas mexicanas que han incorporado la simulación de Monte Carlo para explicar la incertidumbre y la variabilidad en los parámetros de la historia de vida de la especie son pocos y son enfocados más a tiburones que a peces batoideos (Carlson *et al.*, 2003; Cortés, 2002; Frisk *et al.*, 2002). En este trabajo, los resultados del análisis demográfico de manera probabilística que incorporaron incertidumbre en la longevidad, mortalidad natural y *epm*, proporcionaron evaluaciones de la población más flexibles y optimistas en los casos del escenario 5. El que sea posible asignar la variabilidad real que presentaría la especie en la naturaleza, no siempre arrojará mejor resultados que los modelos determinísticos, pues estos suponen que los parámetros de historia de vida son estables a través del tiempo, convirtiéndolas en invariantes de vida en las clases de edad, así como en los individuos en particular (Cortés, 2002; Liu *et al.*, 2015). Debido a que la longevidad fue variada con una distribución triangular (Cortés, 2002; Smith *et al.*, 2008; Tsai *et al.*, 2010), la posibilidad de que *M* sea menor que el valor promedio asignado en una distribución normal permite a la población una mayor supervivencia y por lo tanto escenarios más productivos.

La variabilidad en la *epm* fue parecida a la aplicada para algunos batoideos (Cortés 2002; Smith *et al.*, 2008; Tsai *et al.*, 2010), no así para tiburones, en el que si un solo valor es reportado en la literatura, se le asigna una distribución triangular con ese valor como moda (Cortés, 2002). En el presente estudio se decidió establecer una distribución normal, puesto que la edad de 6 años fue constante en lo reportado por la literatura (Gámez-Moedano, 2006; Bizzarro *et al.*, 2007a; Flores-Pineda, 2008). Aunque *R. steindachneri* es una especie con viviparidad aplacentada y es un método bastante funcional en elasmobranquios (Hamlett, 1999), la biología reproductiva parece ser el rasgo más limitado debido a que tiene un solo ovario funcional y una muy baja fecundidad (Bizzarro *et al.*, 2007a). Si existiera un cambio en

la fertilidad de la especie, probablemente sería un factor importante en los cambios en λ (Smith *et al.*, 1998; Simpfendorfer, 1999; Cortés, 2002).

El crecimiento poblacional del escenario estocástico más prometedor para *R. steindachneri* produjo una media anual de $\lambda = 1.032 \pm 0.02$ (3.2%), dicho valor no es posible compararlo con ninguno del género de la especie, pero sí con otras especies de condriktios, en donde es más bajo que *Leucoraja erinacea* ($\lambda=1.23$), *L. ocellata* ($\lambda=1.23$) (Frisk *et al.*, 2002), *Hypanus dipterurus* ($\lambda=1.060$) (Smith *et al.*, 2008), *Sphyrna lewini* ($\lambda=1.60$), *Negaprion brevirostris* ($\lambda=1.064$) (Cortés, 2002) y de *Carcharhinus isodon* ($\lambda=1.042$) por Carlson *et al.* (2003). Sin embargo, está por encima de algunas especies de tiburones como *Carcharhinus limbatus*, *Squalus acanthias* y *C. acronotus* (Cortés, 2002).

Para ser una especie con características de estrategias tipo-*K*, el valor promedio de λ encontrado con el mejor escenario probabilístico no se aleja mucho de especies con una mayor productividad biológica, como el caso de *H. dipterurus*, que crece en promedio 6% al año con una *Ro* de 2.27 ± 0.32 crías (Smith *et al.*, 2008), a diferencia de *R. steindachneri*, que aumenta en promedio 3.2% de manera anual, pero con una *Ro* de 1.50 ± 0.32 crías. Estas bajas tasas de crecimiento población y tiempo generacional son indicativos de organismos con crecimiento lento, de maduración tardía y longevos, los cuales tienden a presentar bajos rendimientos pesqueros potenciales, recuperaciones lentas a la mortalidad por pesca y por lo tanto riesgos de extinción mayores (Musick, 1999; Smith, 2005).

A pesar de que se consideró la incertidumbre en los parámetros de vida de la especie al incorporar variabilidad mediante las simulaciones de Monte Carlo, y suponiendo que las distribuciones establecidas para cada parámetro fueron determinadas con fundamento empírico, el crecimiento poblacional fue bastante bajo. Una de las posibles respuestas a estos resultados podría ser que el método para estimar la mortalidad natural contenga de manera implícita los efectos de una mortalidad por pesca, por lo tanto, las supervivencias adoptadas como en escenarios naturales serán subestimadas y arrojaran valores muy desalentadores (Cortés, 2002).

Los resultados demográficos aquí encontrados podrían no reflejar el verdadero potencial de crecimiento de la especie debido a varios factores, sin embargo, uno de los más importantes son los supuestos adoptados. Por ejemplo, en este trabajo se consideró independencia a la densidad, lo que involucra que no se considere la migración y una cantidad ilimitada de recursos en la naturaleza. De igual manera, suponer que las invariantes de historia

de vida de la especie son constantes a través del tiempo no es lo más viable, sin embargo, es casi imposible recolectar dicha información y actualizarla de manera constante (Cortés, 2002). Es complicado comparar parámetros demográficos con otros trabajos, ya que, a pesar de que los supuestos sean los mismos, las capacidades de cargas que podrían estar teniendo las poblaciones no son las mismas (Smith *et al.*, 1998) debido a los diferentes niveles de explotación. También hay que tomar en cuenta que las diferencias o similitudes en los parámetros demográficos probabilísticos comparados con otros estudios obedecen a diferentes supuestos del modelo, a selecciones de distribuciones de probabilidad variadas, a realizar las estimaciones mediante matrices pre-parto o post-parto (Cailliet, 1992; Gregory, 1997) o a mortalidad natural particular de cada población.

Derivaciones ecuación de Euler-Lotka

Es muy común pensar que al utilizar supuestos denso-independientes se subestimaré el valor de la r , es por eso que se recomienda explorar otras maneras de estimarla aparte de la ecuación de Euler-Lotka (Euler, 1760; Lotka, 1907). Este parámetro en particular es una medida fundamental del riesgo de extinción de la población en ecología y evolución. En el contexto pesquero, su importancia radica en hacer estimaciones del vigor demográfico y evaluación de dinámica poblacional en *stocks* con una fuerte presión pesquera. La interpretación de r depende del enfoque, es decir, en uno denso-independiente, será el resultado de proyectar infinitamente en el futuro las tasas vitales actuales que deberían corresponder a las de una población virgen o no explotada, por otro lado, bajo el paradigma denso-dependiente en los modelos pesqueros tradicionales, los valores de r positivos solo podrían alcanzarse a niveles bajos de la capacidad de carga, cuando se deja de explotar a la población y comienza a recuperarse (Cortés, 2007; 2016).

Para *R. steindachneri* y otros batoideos con presencia en el GC con longevidad mediana y maduración sexual tardía, la estimación de las tasas de crecimiento poblacional mediante métodos directos (Censos visuales, cautiverio, enfoques basados en regresiones) resultan particularmente difíciles de estimar por lo complejo que es realizar estimaciones de abundancia (Cortés, 2016). En este trabajo, se trató de estimar el valor real de r mediante varias funciones que dentro de su razonamiento incorporan denso-dependencia al combinar modelos matriciales

y modelos logísticos, a diferencia de los denso-independientes, quienes asumen un crecimiento exponencial. El modelo de Myers *et al.* (1997) incorpora denso-dependencia cuando define el parámetro del número de hembras producidas por una madre a una abundancia muy baja de organismos maduros ($\tilde{\alpha}$). El método de Smith *et al.* (1998) también incorpora conceptos denso-dependientes al suponer una respuesta compensatoria a la reducción de la población a través de una mayor supervivencia de juveniles. Las otras opciones exploradas no suponen denso-dependencia de manera implícita, sin embargo, arrojaron estimaciones más grandes que la obtenida mediante modelos denso-independientes utilizando a Euler-Lotka (Euler, 1760; Lotka, 1907).

Al calcular la r_{max} con la ecuación de Skalski *et al.* (2008), el cual no supone denso-dependencia, se obtuvo el valor más alto de r (0.0964 ± 0.0108). Este valor no concuerda por lo dicho por varios autores (Walker, 1994; Zhous *et al.*, 2009; Cortés, 2007; 2016), quienes argumentan que las tasas máximas de crecimiento poblacional con estos métodos no son las máximas ya que no tiene en cuenta la denso-dependencia y por lo tanto dicho parámetro será producto de una población a bajos niveles. De cualquier manera, ambos métodos pueden ser comparados; las derivaciones denso-dependientes hechas cuando el nivel de la población está en condiciones sin explotación o con la capacidad de carga (k) muy baja, son equivalentes a un modelo denso-independiente en cualquier momento. Es decir, el valor máximo de vigor demográfico de *R. steindachneri* en el GC con un modelo exponencial (denso-independiente) puede considerarse una aproximación de un modelo logístico a densidades muy bajas de la población.

Debido a la alta incertidumbre en cuanto a no saber a qué nivel de agotamiento de la población de *R. steindachneri* r_{max} podría ser estimada con modelos denso-dependientes, además de desconocer si esta población podría estar bajo el efecto Allee (el cual establece que a partir de cierto umbral, el tamaño de la población es tan reducido que las tasas de supervivencia y reproducción decaen debido a que los individuos no se reproducen, pues no encuentran individuos con quien hacerlo dentro de la población (Cortés, 2016)), se optó por considerar al valor producido por Skalski *et al.* (2008) bajo el supuesto denso-independiente como el mejor, ya que fue el mayor y no considera un valor de longevidad, la cual es muy difícil de estimar. Además, un marco independiente de la densidad es utilizado a menudo para

realizar proyecciones que incorporen explotación por pesca (F), pero sin incluir la respuesta compensatoria que podríamos esperar (Cortés, 2007).

Siguiendo la propuesta por Cortés (2007, 2016) en utilizar los valores biológicos que se aproximen a valores máximos que podrían alcanzarse en condiciones correspondientes a recursos ilimitados en ausencia de pesca, el resultado del incremento poblacional real de *R. steindachneri* en el golfo de California considerando únicamente la mortalidad natural, se obtuvo mediante suposiciones tanto en el paradigma de independencia a la densidad y con el supuesto denso-dependiente a niveles bajos de densidad poblacional. Una solución parcial siguiendo esta premisa fue suponer que este modelo demográfico para *R. steindachneri* incorporó implícitamente la respuesta compensatoria dependiente de la densidad al exhibir una mayor supervivencia a la edad cero (100%) y el utilizar valores pequeños de M , encontrados más probablemente en poblaciones de bajas densidades, esto permite fusionar ambos enfoques (Cortés, 2007).

En general, todas las estimaciones de r_{max} se encuentran por encima de la obtenida por la mayoría de los trabajos demográficos utilizando la ecuación de Euler-Lotka (Euler, 1760; Lotka, 1907) por un factor escalar que varió entre 1.01 y 3.14. Cortés (2016) obtuvo la mayor subestimación con el método de Au *et al.* (1997) con una mediana escalar de 3.60 en varias poblaciones de condricios, sin embargo, este autor la compara con la tasa de crecimiento obtenida con Myers *et al.* (1997). Al respecto, Cortés (2016) concuerda con lo reportado por Zhou *et al.* (2012), el cual comenta que las r_{max} obtenidas mediante métodos denso-independientes estarán sesgadas por un factor de 0.5 a las denso-dependientes. El presente estudio no concuerda con lo anterior, puesto que fueron las tasas máximas intrínsecas de crecimiento poblacional de manera denso-independiente las que arrojaron los máximos valores, a diferencia de las calculadas por Myers *et al.* (1997) y Smith *et al.* (1998). Al comparar estos resultados con otros de la misma especie o del mismo género, los obtenidos en el presente estudio con la ecuación de Skalski *et al.* (2008) están por arriba en un producto escalar de 1.08 a lo reportado para *R. steindachneri* por Gámez-Moedano *et al.* (2006) y en un 3.61 y 11.20 para *R. bonasus* por Neer *et al.* (2005) y Grusa (2005), los tres autores la estimaron con la función convencional de Euler Lotka (Euler, 1760; Lotka, 1925).

Dependerá de la disponibilidad de datos y la certeza con la que fueron calculados que método utilizar para estimar una r_{max} . Es decir, cuando las tasas vitales son bien conocidas, los métodos de Eberhardt *et al.* (1982), Smith *et al.* (1998) y Euler Lotka (Euler, 1760; Lotka, 1907) se pueden utilizar. Cuando se no se cuenta con la longevidad o no se tiene la confianza suficiente, el método de Skalski *et al.* (2008) será la mejor opción, como en el presente estudio, ya que es más correcto suponer explícitamente una longevidad asintótica que asumir diferentes valores de edad máxima (Cortés, 2016). Las estimaciones aquí presentadas deben ser consideradas como un momento instantáneo de la población de *R. steindachneri* en el tiempo en que se recopilaron los datos. Al igual que en el trabajo de Cortés y Parson (1996), esta población parece estar en una fase de crecimiento debido a que no ha alcanzado la capacidad de carga, sin embargo, esta situación no durará indefinidamente y cuando la población alcance su tamaño máximo permitido en el GC, la dependencia de la densidad hará que la población vuelva a estar cerca del equilibrio.

Eigenvectores

El valor reproductivo (v_x) en cada edad, donde en los métodos estocásticos y con los eigenvalores obtenidos mediante Skalski *et al.* (2008) representan el promedio, aumenta rápidamente en los tres escenarios hasta un máximo a los ocho años para luego disminuir gradualmente a la longevidad. Posterior al alcanzar la madurez y al año de gestación (Bizzarro *et al.*, 2007a), una hembra de *R. steindachneri* de ocho años aporta la mayor porción de crecimiento a la población en toda su ontogenia. Los valores más altos se encontraron bajo el escenario estocástico. Se esperaría que el escenario con los valores más altos de supervivencia (r_{max} teórica) fueran los que arrojasen valores superiores, sin embargo, las diferencias se aprecian al llegar a la longevidad, pues el valor reproductivo es mayor a partir del año doce hasta la longevidad a diferencia del estocástico.

Al llegar a la edad máxima, el valor reproductivo de una hembra de *R. steindachneri* fue cero en los tres escenarios, lo cual es biológicamente explicable debido a que la probabilidad de sobrevivir el año anterior es nula, por consiguiente el éxito reproductivo es menor, no obstante, varios autores reportan un v_x mayores a cero a la longevidad (Cortés y Parson, 1996; Smith, 2005; Márquez-Farías, 2007; Lara-Mendoza, 2016) y otros más muestran resultados parecidos al del presente estudio (Smith, 2005; Ortiz-Pérez, 2014). Esto tendría sentido bajo el

razonamiento que, al incorporarle variabilidad a los parámetros de entrada, las supervivencias variaran en función del resultado de la M y la longevidad, por lo tanto, una cría presentará un valor reproductivo relativamente bajo a causa de que no se reproduce en el presente y su reproducción en el futuro depende de la probabilidad de sobrevivir hasta alcanzar una categoría en que puede reproducirse (Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

La distribución estable por edades fueron casi idénticas y estuvieron dominadas por organismos inmaduros en los mejores escenarios de las tres metodologías. Por lo tanto, la población se encuentra distribuida en su mayoría (62%) por juveniles en los tres escenarios. Distribuciones parecidas a este estudio las han reportado varios autores en otros batoideos (Cortés y Parson, 1998; Smith, 2005; Márquez-Farías, 2007; Ortiz-Pérez, 2014; Lara-Mendoza, 2016). Era de esperarse que aquella distribución construida con el mayor valor de crecimiento poblacional (Skalski *et al.*, 2008) fuera la que presentara mayores valores en cada categoría, pues si consideramos el supuesto de que la población con tasas de fecundidad, supervivencia y mortalidad constantes crecen de manera exponencial a un ritmo constante y alcanza una distribución estable por clases de edad (Stearns, 1992), entonces se alcanzará una estructura estable por edades con un valor constante de λ (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). El comportamiento de la esperanza de vida (ex) fue similar, los organismos de edad cero de *R. steindachneri* en el GC con el valor de crecimiento poblacional de 1.101 (λ) vivirán aproximadamente 5 años más que aquellos modelados estocásticamente y deterministamente a valores de 1.032 y 1.04 (λ), respectivamente.

Análisis de perturbación

Los análisis de perturbación prospectiva evalúan el impacto de pequeños cambios en las tasas de crecimiento, reproducción y supervivencia en la tasa finita de crecimiento poblacional (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Es decir, podríamos predecir que le sucederá a λ si se realiza un cambio en alguna tasa vital en determinada categoría de edad o estadio de la población, en este caso en particular y como ya lo han hecho varios autores en peces batoideos (Smith, 2005; Gámez-Moedano *et al.*, 2006; Márquez-Farías, 2007; Lara-Mendoza, 2016) al separar a la población en estadios de madurez y observar cual presenta los mayores cambios relativos a λ . El análisis de elasticidad reveló que la supervivencia de adultos es de suma importancia sobre la tasa finita de crecimiento poblacional de *R. steindachneri* en los escenarios deterministas y

con la r de Skalski *et al.* (2008), no así para el estocástico con E-L, pues es la supervivencia de juveniles la que aporta más al crecimiento poblacional. Esta diferencia podría ser explicada mediante la relación intrínseca que existe entre los modelos y sus diferentes tasas finitas de crecimiento poblacional y los procesos demográficos (Lemos-Espinal *et al.*, 2005). Ya que, el crecimiento población sugerido por el método estocástico utilizando la función de Euler-Lotka es $\sim 7\%$ menor que el de Skalski *et al.* (2008); es probable que la población aún se encuentre creciendo y por lo tanto sea más importante para la población asegurar la supervivencia de juveniles, a comparación del crecimiento poblacional de Skalski *et al.* (2008), el cual, en teoría, muestra a una población en su r_{max} , y sobrevivir en etapas tempranas ya no sea tan importante como a los adultos. Lo anterior puede ser sustentado con otros trabajos demográficos en batoides donde utilizando Euler-Lotka reportan tasas intrínsecas de crecimiento que podrían estar subestimadas, por lo tanto, las elasticidades en supervivencia de juveniles es la sección más importante en las poblaciones (Walker y Hislop, 1998; Mollet y Cailliet, 2002; Márquez-Farías, 2007; Downton-Hoffmann, 2007; Smith *et al.*, 2008; Lara-Mendoza, 2016). Gamez-Moedano *et al.* (2006) de manera determinística reporta que las elasticidades de *R. steindachneri* para el GC fueron de igual manera mayores en la supervivencia de adultos, concordando así con lo reportado en el presente estudio.

Los análisis demográficos incorporando estocasticidad arrojan estimaciones de elasticidad más realistas a comparación con los deterministas, pues resaltan hasta cierto punto la incertidumbre de las características biológicas (Caswell *et al.*, 1998; Cortés, 2002) y cuando se usa el análisis de elasticidad de una única matriz de proyección determinista para clasificar la importancia de las etapas del ciclo de vida, pueden ocurrir acciones de gestión inapropiadas (Heppell *et al.*, 1999; Cortés, 2002). La mayoría de los trabajos con elasmobranchios longevos arrojan elasticidades importantes en juveniles y adultos a diferencia de la porción en individuos de clase de edad cero o al número de embriones por hembra (Heppell *et al.*, 1999), lo cual sugiere que la protección a recién nacidos o a la parte fértil de la población sea insuficiente para recuperar poblaciones en declive, por lo tanto, los esfuerzos de manejo dirigidos a asegurar altas supervivencias de juveniles y adultos sean más efectivos para una pronta recuperación (Cortés, 2002), aunque esta dependerá directamente del tiempo generacional de cada población. Al parecer, el uso de simulaciones de Monte Carlo y las distintas tasas de crecimiento e invariantes de historia de vida de *R. steindachneri* en los distintos escenarios influyó para encontrar valores diferentes de elasticidad. La mayoría de los trabajos demográficos con

incertidumbre en los parámetros de vida de varias especies de elasmobranquios arroja que la etapa juvenil es la más sensible en comparación que los adultos, en recién nacidos y en la fertilidad (Cortés, 2002, 2007; Smith, 2005). Al respecto, Promislow *et al.* (1990) y Hepell *et al.* (2000) igualmente mencionan que los estrategias tipo-*K* a menudo están fuertemente influenciados por la supervivencia de juveniles.

Si en el presente estudio no se hubiera explorado una posible subestimación de la r_{max} mediante distintas ecuaciones derivadas de la de Euler-Lotka, los resultados estocásticos concordarían con todos los autores mencionados anteriormente, sin embargo, no podemos ignorar la posibilidad de que todas estas estimaciones de elasticidad fueron realizadas sin calcular una posible subestimación de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, por lo tanto, si así lo hicieran, encontrarían resultados diferentes en las elasticidades. Al utilizar la ecuación de Skalski *et al.* (2008), la fecundidad y organismos juveniles de gran tamaño no son tan importantes como la supervivencia de adultos, pues al suponer que la población ya se encuentra en su crecimiento intrínseco máximo, la conservación de adultos es la compensación más importante ecológica y evolutivamente para una población prospera en ausencia de pesca. Esta analogía concuerda con especies como *Sphyrna tiburo* en el Golfo de México, *Mustelus henlei* y *Alopias vulpinus* en el Pacífico nororiental, *Carcharhinus tilstoni* y *C. sorrah* en el océano Índico, *C. longimanus* en el Pacífico central y *R. taylori* en el Pacífico sudoeste (Cortés, 2002). Aunque en este estudio y en el de Gámez-Moedano *et al.* (2006) la fecundidad se encuentra restringida y no permite una flexibilidad para presentar cierta relevancia en λ , se debe tener en consideración y reconocer que un cambio en esta o en la proporción de embriones de *R. steindachneri* podría contribuir más a la variación en el crecimiento poblacional (Horvitz *et al.*, 1997; De Kroon *et al.*, 2000).

Parámetros demográficos bajo escenarios de explotación

Rhinoptera steindachneri es un componente común en los desembarques de peces batoideos de la pesquería artesanal en el golfo de California y el norte del Pacífico mexicano. Villavicencio-Garayzar (1995) la reportó como la sexta especie más abundante en Bahía Almajas, Baja California Sur. Márquez-Farías (2002) reportó que la especie es la tercera más desembarcada en las costas de Sonora. En un estudio de mayor cobertura espacio-temporal, Bizzarro *et al.* (2007b) reportaron a la raya tecolote como la cuarta en abundancia en el norte

del GC. Por su parte, Lara-Mendoza *et al.* (2016) reportaron que es capturada de manera constante en fauna de acompañamiento en la pesquería escamera de arrastre en el centro-oriente del GC. Bizzarro *et al.* (2007a) reportan una pesquería no dirigida hacia la especie en el noreste del GC, donde es capturada, desembarcada y consumida de manera local; en verano, es capturada con redes de enmalle de fondo de 13-33cm de malla estirada. En meses de invierno se captura también con palangre de fondo.

En la Reforma, al norte de Sinaloa, se documentó una pesquería artesanal de la especie, en donde se captura de manera dirigida con redes de enmalle de fondo de 28-41cm de malla estirada a una profundidad de los 10 y 15 metros para su uso como carnada en la pesca de jaiba en verano (Bizzarro *et al.*, 2007). Aunado a estas pesquerías, los arrastres de camarón en el Golfo de California comúnmente capturaron rayas incidentalmente (Fitch y Schultz, 1978; Flores *et al.*, 1995; García-Caudillo *et al.*, 2000), incluyendo a *R. steindachneri* (Márquez-Farías, 2002).

El agregar valores de mortalidad por pesca en el mejor escenario de manera natural, provoca una disminución en los parámetros demográficos como en λ , R_0 y el tiempo generacional. Los resultados apuntan a que *R. steindachneri* puede soportar valores pequeños de F (<0.20) a edades de primeras capturas mayores a los 6 años, valores mayores de explotación pesquera de 0.20 años^{-1} a edades menores a los 6 años, conduciría a un declive poblacional. La vulnerabilidad a la pesca por estudios demográficos en batoideos para aguas mexicanas ya ha sido reportada por distintos autores (Márquez-Farías, 2007; Smith *et al.*, 2008; Pei-Tsai *et al.*, 2010; Ortiz-Pérez, 2014; Lara-Mendoza, 2016), concordando con ellos de que se puede lograr un esfuerzo pesquero de manera sostenible a niveles bajos, sin embargo, el agotamiento es rápido y las recuperaciones son lentas (Walker, 1998; Cortés, 2007).

En el presente estudio, la mortalidad por pesca obtenida mediante métodos de curvas de captura fue relativamente baja (0.155 y 0.120 años^{-1}). Estos valores no concuerdan con el de Rocha-Gonzales (2016), quien utilizando la propuesta de Jensen (1996) ($AD_{\infty}VB*1.6$), reporta que *R. steindachneri* muere por la pesca con un valor de 0.21 años^{-1} . Gámez-Moedano *et al.* (2006) reportaron para la raya tecolote, un valor de Z de 0.86 años^{-1} , el cual es muy diferente al de 0.252 y 0.212 años^{-1} aquí reportados. Estos últimos autores, a pesar de un valor tan grande

de F , reportan que la población tiene un potencial demográfico de casi un 10%, lo cual no concuerda con la biología de especies con tan bajo potencial reproductivo.

Los métodos utilizados para estimar el valor de Z (Chapman-Robson, 1960 y el método de regresión) estuvieron basados en los supuestos de que no hubo errores en la composición de edad, el reclutamiento fue constante, el valor de Z es constante y, después de determinada edad, todos los organismos son igualmente disponibles y vulnerables al arte de pesca (Smith *et al.*, 2012). La edad de reclutamiento, en este caso 2 años, fue aquella con el pico máximo en la curva de captura, concordando con autores como Smith *et al.* (2012); sin embargo, Pauly (1984) sugiere seleccionar al grupo de edad 1 más allá de aquel con la abundancia máxima como edad de reclutamiento, para evitar un posible sesgo debido al reclutamiento incompleto. Por otro lado, Ricker (1975) propone utilizar el segundo o incluso el tercer grupo de edad independientemente del pico, pero, esto implicaría una reducción en la información y por lo tanto pérdida de precisión (Smith *et al.*, 2012).

Este comportamiento de los parámetros demográficos con un valor de Z indica que *R. steindachneri* tiene un potencial pesquero muy limitado, como muchas especies con características de estrategias tipo- K (Cortés, 2002; Smith, 2007). Esta información puede ser utilizada para fortalecer, actualizar y orientar a los programas de manejo y conservación de peces batoideos a nivel nacional e internacional, para poder aplicar las políticas pesqueras y de conservación adecuadas para un manejo sostenible del recurso.

Riesgo ecológico y vulnerabilidad

El análisis de productividad y susceptibilidad de captura (PSA) es un método de evaluación que permite estimar el riesgo de una población a los efectos de la pesca dados sus atributos biológicos (Walker, 2005; Hobday *et al.* 2011; Tovar-Ávila *et al.*, 2016). Este análisis es necesario cuando existe escasez de datos pesqueros, como las especies capturadas de manera incidental, cuando no se tiene mucho conocimiento de la biología de la especie (Cortés *et al.*, 2014) o en el momento que se requiera considerar las características de la pesquería mediante la SC. En este estudio, se realizó el PSA a *R. steindachneri* para corroborar y comparar los resultados del análisis demográfico. La vulnerabilidad se expresó como una función de la productividad, o como lo mencionan Cortés (2010), Cortés *et al.* (2014) y Furlong-Estrada *et*

al. (2017), como la capacidad del stock para recuperarse después de que se ha agotado, y la susceptibilidad como la propensión a ser capturada por prácticas de pesca y no sobrevivir a la interacción.

En la actualidad, existen diversos métodos para realizar un PSA, el método originalmente fue desarrollado por Stobuski *et al.* (2001) para evaluar la sustentabilidad y viabilidad de 411 especies de peces óseos capturadas incidentalmente en la pesca de arrastre de camarón en el norte de Australia; posteriormente fue utilizado por Walker (2005) y Hobday *et al.* (2007). Estas metodologías desarrolladas por la Agencia de Manejo de Pesquerías Australianas, la utilizada por la NOAA (Natural Oceanic and Atmospheric Administration of the United States (Patrick *et al.*, 2009), y el usado por el ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (Cortés *et al.*, 2010) han sido modificadas a lo largo del tiempo y su uso y número de atributos, en algunos casos hasta 75 (Hobday *et al.*, 2007; Rosenberg *et al.*, 2007). A pesar de lo anterior, Hobday *et al.* (2007) comentan que el uso de más de seis atributos por parámetro (productividad biológica y susceptibilidad al arte de pesca) disminuye la precisión del PSA; sin embargo, Patrick *et al.* (2010) realizan una evaluación a seis stocks de EUA utilizando de 10 a 12 atributos, concluyendo que esta metodología es capaz de definir la vulnerabilidad y el riesgo ecológico de manera correcta.

En el presente estudio, se realizó un PSA siguiendo metodología propuesta por Walker (2005) y Hobday *et al.* (2007) contando con información de los atributos de productividad biológica para *R. steindachneri* en el área de estudio y datos complementarios de la especie. Para la parte de la susceptibilidad de captura, toda la información de la pesquería de la especie fue tomada por Bizzarro *et al.* (2007a), quienes en su trabajo describen la pesquería de *R. steindachneri* en el golfo de California. Por lo anterior, todos los valores de calidad de la información fueron catalogadas como 1, pues la información estuvo basada en datos de la especie y el área de interés. En su aplicación más ampliamente utilizada, el PSA es un enfoque semicuantitativo en el que los componentes de productividad y susceptibilidad están definidos por varios atributos que se ponderan basándose en una escala numérica (Cortés *et al.*, 2014). En este caso, la productividad biológica (PB) de *R. steindachneri* fue evaluada mediante cuatro formas: la primera, utilizando la *M* como indicador, ya que la PB puede relacionarse con la mortalidad natural al ser un parámetro que refleja el equilibrio de una población en condiciones de no explotación (Walker, 2005). Esta forma de calcular la PB ha sido utilizada por Garcés-García (2012), Furlong-Estrada *et al.* (2014) y Tovar-Ávila *et al.* (2016) para condriictios en

aguas mexicanas, sin embargo, Rocha-Gonzales (2016), Furlong-Estrada *et al.* (2017) incluyen a la M para estimar PB, no obstante, estos autores añaden otros atributos y obtienen un promedio de PB.

El caso número 2 y 3 para estimar la PB fue con base en el valor de proporción de vida reproductiva (PVR), definida como la fracción de la vida de los organismos en la cual son reproductivamente activos (Furlong-Estrada *et al.*, 2010; Garcés-García, 2012). El último escenario consta en estimar la PB promediando siete atributos, como lo realizado por Cortés *et al.* (2010) y Furlong-Estrada *et al.* (2014). Para la parte de susceptibilidad a la captura, se consideraron únicamente cuatro atributos (disponibilidad, posibilidad de encuentro, selectividad y mortalidad post-captura), los cuales se consideraron suficientes y han sido utilizados por distintos autores (Garcés-García, 2012; Furlong-Estrada *et al.*, 2014; Tovar-Ávila *et al.*, 2016).

Los distintos valores de vulnerabilidad (v) producto de distintas maneras de calcular la PB arrojaron que *R. steindachneri* podría tener un riesgo ecológico medio y alto. Con la PB 1 y 4 (0.969 y 0.935) parecen ser más acorde a la biología y pesquería de la especie, puesto que estos resultados son semejantes al estudio demográfico y concuerdan con lo reportado por Rocha-Gonzales (2016), quien reporta una vulnerabilidad ecológica para *R. steindachneri* semejante en el golfo de California.

El presente estudio representa el primero donde se calculan 4 distintas vulnerabilidades obtenidas mediante distintos valores de PB. Estudios previos donde se calculan varias productividades biológicas reportan un solo valor de v obtenido mediante el promedio de PB (Garcés-García, 2012; Furlong-Estrada *et al.*, 2014). Sin embargo, se opta por aquellas calculadas con la PB₁ y PB₄, ya que las estimadas mediante la parte proporcional de la vida de los organismos (PB₂ y PB₃) involucra valores de edad máxima y longevidad máxima teórica, los cuales podrían no reflejar el verdadero riesgo ecológico de *R. steindachneri*, pues una vulnerabilidad alta también se ha reflejado en varios peces batoideos del género *Mobula* y *Miliobatis* (DOF, 2007; Salomón-Aguilar, 2015; Rocha-Gonzales, 2016).

A pesar de haber obtenido el valor de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) de *R. steindachneri*, con el cual es posible realizar una evaluación de la resiliencia de la especie, algunos autores (Cortés *et al.*, 2010) utilizan este parámetro para ser evaluado y reportar un valor de vulnerabilidad. No obstante, Cortés *et al.* (2014) comentan que, los PSA

deben considerarse como un primer paso o método de evaluación en situaciones de escasez de datos dentro del espectro de técnicas de análisis de riesgos que pueden aplicarse a medida que aumentan los datos disponibles.

Los enfoques demográficos y PSA no proporcionan asesoramiento cuantitativo de gestión, como los niveles adecuados de mortalidad, esfuerzo o captura de la pesca (Cortes *et al.*, 2014; Zhou *et al.*, 2012). Sin embargo, estos métodos con pocos datos cuantitativos son considerados válidos para reflejar con precisión la compleja dinámica poblacional de las especies y funcionan como puntos de referencia biológicos que pueden ser considerados en el manejo de las pesquerías. Además, la incertidumbre inherente en los datos para especies de captura incidental puede complicar las decisiones de gestión y cómo regular estrictamente las pesquerías responsables de captura incidental (Cortes *et al.*, 2014). Es por esto que se recomienda un enfoque gradual en el que el modelo utilizado para evaluar el riesgo está determinado por los datos disponibles. Inicialmente, este puede ser un modelo simple que requiere poca información (PSA). A medida que se dispone de más y de mejor calidad de datos, se pueden explorar modelos más complejos en conjunto con la identificación del tipo de información que son más cruciales para satisfacer los objetivos de gestión predefinidos (Cortes *et al.*, 2010, 2014).

Los resultados del análisis demográfico y el PSA arrojan resultados en común, en donde la especie tiene cierto nivel de riesgo al presentar una productividad biológica extremadamente baja, la cual la hace susceptible a valores bajos de mortalidad por pesca y un riesgo ecológico alto, siendo necesario tomar medidas precautorias para un aprovechamiento sustentable del recurso o dado el caso, evitar un posible riesgo de extinción.

9. CONCLUSIONES

- En condiciones naturales, en el escenario demográfico más optimista, *R. steindachneri* puede aumentar su población hasta en un 11% en el golfo de California, presentando parámetros demográficos de $R_0=3.43 \pm 0.35$ crías hembras, $G=13.8 \pm 0.4$ años y $tx_2=7.3 \pm 0.8$ años, en promedio.
- El análisis de elasticidad sugiere que los mayores cambios relativos en la tasa finita de crecimiento poblacional son producidos por la supervivencia de adultos en el mejor escenario determinístico y utilizando la ecuación de Skalski *et al.* (2008). Mientras que en el mejor escenario estocástico (E-L), la supervivencia de los juveniles representa la mayor elasticidad.
- En condiciones de explotación, considerando distintos valores de F y edades de primera captura (epc), la población puede mantenerse en equilibrio ($\lambda =1$) con valores bajos de F (<0.20) y altos de epc (>6 años).
- A la luz de los resultados obtenidos, se acepta la hipótesis planteada concluyendo que la especie no cuenta con el vigor demográfico para mantenerse en niveles sostenibles al menos en escenarios con valores de $F >0.2$.
- *R. steindachneri* tiene una baja PB y alta susceptibilidad a la captura en diversas pesquerías del Golfo de California.
- Los valores de vulnerabilidad indican que *R. steindachneri* presenta un riesgo ecológico moderadamente alto en el golfo de California a los efectos de la pesca, debido a sus características de historia de vida y de la pesquería dirigida e incidental.
- Se acepta la hipótesis de trabajo. La especie presenta una alta vulnerabilidad en el área de estudio, siendo afectada por sus características de historia de vida y de la pesquería dirigida e incidental.

10. BIBLIOGRAFÍA

¹ <https://www.wunderground.com/>

Adams, P.B. 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fishery management. *Fishery Bulletin* 78: 1-11.

Alagaraja, K. 1984. Simple methods for estimation of parameters for assessing exploited fish stock. *Indian J. Fish.* 31:177-208.

Álvarez-Borrego, S. 2002. Physical oceanography, 1-25. *In*: Case, T., M. Cody y E. Ezcurra (Eds.) *Island Biogeography of the Gulf of California*. Oxford University Press.

Álvarez-Borrego, S. y R.A. Schwartzlose, 1978. Masas de agua en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 6 (1-2): 43-63.

Álvarez-Borrego, S y Lara-Lara, R. 1991. The physical environmental and primary productivity of the Gulf of California. *In*: J.P. Dauphin and B. Simoneit (Eds.). *The Gulf of the Peninsular Province of the California*. Amer. Assoc of Petrol. Geol., Memoir 47.

Au, D.W. y Smith, S.E., 1997. A demographic method with population density compensation for estimating productivity and yield per recruit. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science*. 54: 415–420.

Au, D. W., Smith, S. E., y Show, C. 2008. Shark productivity and reproductive protection, and a comparison with teleosts. In 'Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation's. (Eds E. K. Pikitch and M. Camhi.) pp. 298–308. (Blackwell Publishing: Oxford).

Au, D.W., S.E. Smith y C. Show. 2015. New abbreviated calculation for measuring intrinsic rebound potential in exploited fish populations-example for sharks. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science*. 72:767-773.

Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J. y Doherty, P.A. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science*, 299, 389–392.

Beerkircher, L.R., M.S. Shivju y E. Cortés. 2003. A Monte Carlo Demographic Analysis of the Silky Shark (*Carcharhinus falciformis*): Implications of Gear Selectivity. *Fishery Bulletin*. (1): 168 -174. http://nsuworks.nova.edu/occ_facarticles/387.

Beukema, J.J. 1989. Bias in estimates of maximum life span, with an example of the edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Netherlands Journal of Zoology* 39(1-2): 79- 85.

- Beverton, R.J.H. y Holt S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Chapman & Hall, London.
- Beverton, R.J.H. y Holt S.J. 1959. A review of the life-spans and mortality rates of fish in nature and their relationship to growth and other physiological characteristics. *Ciba Found Colloq Aging* 5:142-180.
- Bizzarro, J.J., W.D. Smith, J.F. Márquez-Farías y R.E. Hueter. 2007a. Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Everman and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fisheries Research* 84:137-146.
- Bizzarro, J.J., W.D. Smith, R.E. Hueter, J. Tyminski, J.F. Márquez-Farías, J.L. Castillo-Géniz, G.M. Cailliet y C.J. Villavicencio-Garayzar. 2007b. The status of shark and ray fishery resources in the Gulf of California: Applied research to improve management and conservation. Moss Landing Marine Laboratories Tech. Pub. 2009-01. 242 pp.
- Bizzarro, J.J., W.D. Smith, J.F. Márquez-Farías, J.F. Tyminski y R.E. Hueter. 2009a. Temporal variation in the artisanal elasmobranch fishery of Sonora, México. *Fisheries Research*. 97: 103-117.
- Bizzarro, J.J., W. D. Smith, J. L. Castillo-Géniz, A. O. Torres, J. F. Márquez-Farías y R. E. Hueter. 2009b. The seasonal importance of small coastal sharks and rays in the artisanal elasmobranch fishery of Sinaloa, Mexico. Pacific Shark Research Center, Moss Landing Marine Laboratories. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 4(4): 513-531 pp.
- Braccini, J. M., Gillanders, B. M. y T. I. Walker. 2006. Hierarchical approach to the assessment of fishing effects on non-target chondrichthyans: case study of *Squalus megalops* in southeastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 2456-2466.
- Bradshaw, C. J. A., Field, I. C., McMahon, C. R., Johnson, G. J., Meekan, M. G. y Buckworth, R. C. 2013. More analytical bite in estimatin targets for shark harvest. *Marine Ecology Progres Series*, 488: 221-2232.
- Branstetter, S. 1990. Early life history implications of selected Carcharhinoid and Lamnoid sharks of the northwest Atlantic. *En. Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries*. H. L. Pratt, Jr., D.H. Gruber, and T. Taniuchi, Eds. NOAA Tech. Rep. NMFS 90, U.S. Department of Commerce, Washington, D.C., 17-28.
- Briggs, J.C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill. New York. 475 pp.
- Burgess, G., Beerkircher, L., Cailliet, G. M., Carlson, J. K., Cortés, E., Goldman, K. J. y Grubbs, D. 2005. Is the collapse of shark populations in the northwest Atlantic and Gulf of Mexico real? *Fisheries*, 30.

- Burgos-Vázquez, M.I., V. Chávez-García, V. Cruz-Escalona, A. Navia y P.A. Mejía-Falla. 2018. Reproductive strategy of the Pacific cownose ray *Rhinoptera steindachneri* in the southern Gulf of California.
- Cadima, E. L. 2003. Fish Stock Assessment Manual. FAO Fish. Tech. Pap. 393, 161 p. FAO, Rome.
- Cailliet, G.M. 1992. Demography of the central California population of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 43:183-189.
- Cailliet, G.M., Mollet, H.F., Pittenger, G.G., Beford, D. y Natanson, L.J. 1992. Growth and demography of the Pacific angel shark (*Squatina californica*), based on tag returns off California. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*.43:1313-1330.
- Cailliet, G. M. y K. J. Goldman. 2004. Age determination and validation in Chondrichthyan fishes. In J. Carrier, J.A. Musick & M. Heithaus (eds). *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Boca Raton, FL. 596.
- Campana, S., Marks, L., Joyce, W. y Harley, S. 2001. Analytical assessment of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) population in the Northwest Atlantic, with estimates of long-term sustainable yield. Canadian Stock Assessment, Research Document 2001/067, Ottawa, Ontario. 59 p.
- Carlson, J.K., Cortés, E., y Bethea, D.M. 2003. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 101: 281-292.
- Carrillo-Colín, L.D., J.F. Márquez-Farías, R.E. Lara-Mendoza y O.G. Zamora-García. *Sometido*. Bayesian age and growth estimation of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri*, from the southeastern Gulf of California, Mexico.
- Carvajal, M.A., E. Ezcurra y A. Robles. 2004. The Gulf of California: Natural resource concerns and the pursuit of a vision. Pp 105-124. In: L.K. Glover y S. Earle (Eds.). *Defying Ocean's End and Agenda for Action*. Island Press, Washington, D.C.
- Castillo-Géniz, J.L. y J. Tovar-Ávila. 2016. Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES. INSTITUTO NACIONAL DE PESCA. México, D.F.95 pp.
- Castro, R., R. Durazo-Arvizu, A. Da-Silveira-Mascarenhas, C.A. Collins y A. Trasviña-Castro. 2006. Thermohaline variability and geostrophic circulation in the southern portion of the Gulf of California. *Deep Sea Research*. 53: 188-200.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Caswell, H., S. Brault, A. J. Read, y T. D. Smith. 1998. Harbor porpoise and fisheries: an uncertainty analysis of incidental mortality. *Ecological Applications* 8:1226–1238.

- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd edition *Sinauer, Sunderland, MA*. 722.
- Chapman, D. G. and Robson, D. S. 1960. The analysis of a catch curve. *Biometrics*, 16:354-368.
- Charnov, E. 1993. *Life history invariants*. Oxford University Press, New York. 721 pp.
- Chen, S. y S. Watanabe. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 55: 205-208.
- Chen, P. y W. Yuan. 2006. Demographic analysis based on the growth parameters of sharks. *Fisheries Research*. 78: 374-379.
- Compagno, L. J. V., F. Krupp y W. Schneider. 1995. *En: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental* W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter and V.H Niem (Eds.), 2: 648-746.
- Compagno, L. 1999. Checklist of living elasmobranches. 471-498. *En: Hamlett, W.C. 1999. Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranchs fishes*, Johns Hopkins University Press. Maryland, 515 pp.
- Compagno, L. J. V. 2002 *Sharks of the world*. FAO Fishery Synopsis, vol. 2. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- CONAPESCA. 2004. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca*. SAGARPA, México. 265p.
- CONAPESCA. 2010. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca*. SAGARPA, México. 305p.
- CONAPESCA. 2011. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca*. SAGARPA, México. 311p.
- CONAPESCA. 2018. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca*. SAGARPA, México. 300p.
- CONAPESCA-IPN. 2004. *Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México*. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Mazatlán, México. 85 pp.
- CONAPESCA. 2016. Información estadística por especie y entidad. Versión 2016. http://www.conapesca.gob.mx/wb/cona/consulta_especifica_por_produccion.
- Cortés, E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. *U.S. Fish Wild. Serv. Fishery Bulletin*. 93: 57-66.
- Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research*, 39: 199-208.

- Cortés, E. 1999. A stochastic stage-based model for the sandbar shark in the western North Atlantic. *American Fisheries Society Symposium* 23: 115-136.
- Cortés, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science* 8(4): 299-344.
- Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 16(4): 1048- 1062.
- Cortés, E. 2004. Life history patterns, demography, and population dynamics. *In*. Biology of sharks and their relatives. (Carrier, J. C., J A. Musick, M.R. Heithaus, eds.) CRC Press 449–469.
- Cortés, E. 2007. Chondrichthyan demographic modelling: an essay on its use, abuse and future. *Marine and Freshwater Research*, 58, 4-6.
- Cortés, E. 2016. Perspectives of the intrinsic rate of population growth. 10. 1111/2041-210X.12592. 35 pp.
- Cortés, E. 2017. Generation time. *Earth Systems and Environmental Sciences*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11107-8>.
- Cortés, E. y G.R. Parsons. 1996. Comparative demography of two populations' bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 709-718.
- Cortés, E., A Rocha, F., Beerkircher, L., Carvalho, F., Domingo, A., Heupel, M., Holtzhausen, H., Santos, M.N., Ribera, M. y Simpfendorfer, C. 2010. Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquatic Living Resources* 23, pp. 25–34.
- Cortés, E., Brooks, E. N. y Gedamke, T. 2012. Population dynamics, demography, and stock assessment. *In* Biology of Sharks and Their Relatives, 2nd edn, pp. 449–481. Ed. by J. C. Carrier, J. A. Musick, and M. R. Heithaus. CRC Press, Boca Raton, FL. 633 pp.
- Cortés, E., Brooks, E. N., y Shertzer, K.W. 2015. Risk assessment of cartilaginous Fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 1057–1068.
- Cortés, E. y Cailliet G.M. 2017. Generation Time. *Earth Systems and Environmental Science*. Uncorrected proof. <http://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11107-8>.
- Cotter, J. y Lart W. 2011. A Guide for Ecological Risk Assessment of the Effects of Commercial Fishing (ERAEF). Prepared for the Sea Fish Industry Authority, Grimsby.
- De Kroon, H., J. van Groenendael, y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a re- view of methods and model limitations. *Ecology* 81:607–618.

- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2007. Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. SEGOB. SAGARPA.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2010. Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. SEGOB. SEMARNAT.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 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 del 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. SEGOB. SAGARPA.
- Downton-Hoffmann, C.A. 2007. Biología del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayes, 1856), en Baja California Sur, México. Tesis doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. 194 pp.
- Dulvy, N.K., Ellis, R.J., Goodwin, N.B., Grant, A., Reynolds, J.D. y Jennings, S. 2004. Methods of assessing extinction risk in marine fishes. *Fish and Fisheries*, 5, 255–276.
- Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. J. V., Cortés, E., Domingo, A., Fordham, S. 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation*, 18: 459–482.
- Dulvy, N. K. y Forrest, R. E. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans. *En: Biology of Sharks and Their Relatives II*, 1st edn, pp. 639–679. Ed. by J. C. Carrier, J. A. Musick, and M. R. Heithaus. CRC Press, Boca Raton, FL. 713 pp.
- Eberhardt, L.L., Majorowicz, A.K. y Wilcox, J.A. 1982. Apparent rates of increase for two feral horse herds. *Journal of Wildlife Management*, 46: 367–374.
- Ebert, D.A. 2003. Sharks, ray and chimeras of California. California Natural History Guides. University of California Press. Berkeley. 284 pp.
- Emlen, J.M. 1970. Age specificity and ecological theory. *Ecology* 51(4): 588-601.
- Euler, L. 1760. Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Mémoires de l'Académie Impériale et Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* 16, 144–164.

- Fabens, A.J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* 29: 265-289.
- FAO. 2015. Fishstat global landings database. *En: Castillo-Géniz, J.L. y Tovar-Ávila, J. 2016. Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES. INSTITUTO NACIONAL DE PESCA. México, D.F.95 pp. www.fao.org/fishery/statistics/global-capture-production/query/.*
- FIES. Fisheries and Aquaculture Information and Statistics Service. 2007. Total production 1950-2005. FISHSTAT Plus - Universal software for fishery statistical time series [online or CD-ROM]. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Fitch, J.E., Schultz, S.A., 1978. Some rare and unusual occurrences of fishes of California and Baja California. *Calif. Fish Game* 64 (2), 74–92.
- Flores-Pineda, P. 2008. Biología reproductiva y evaluación del riesgo ecológico del gavilán dorado *Rhinoptera steindachneri* (Evermann y Jenkins, 1981) en Bahía Almejas, Bajas California Sur, México. Tesis de Maestría. UNAM. México.
- Flores, O.J., Rodriguez, M., Shimizu, M., Machii, T., 1995. Evaluation of demersal fishery resources of the Gulf of California using Mexican shrimp trawlers. *J. Natl. Fish. Univ.* 44 (1), 9–19.
- Frisk, M.G., T.K. Miller y M.J. Fogarty. 2001. Estimation and Analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 58:969-981.
- Frisk, M.G., T. J. Miller y M.J. Fogarty. 2002. The population dynamics of the little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. *ICES Journal of Marine Science*. 59, 576–586.
- Froese, R. y C. Binohlan. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. *J. Fish Biol.* 56:758–773.
- Furlong,-Estrada, E. J. Tovar Ávila y J. E. Ríos. 2010. Riesgo Ecológico por efectos de la Pesca Artesanal para tiburones capturados en el Pacífico Central Mexicano. *Foro de pesca ribereña Mexico*, DF.
- Furlong-Estrada, E., J. Tovar-Ávila y E. Ríos-Jara. 2014. Evaluación de riesgo ecológico de la pesca artesanal para los tiburones capturados en la entrada del Golfo de California. *Hidrobiológica* 24 (2): 83-97.

- Furlong-Estrada, E., F. Galván-Magaña y J. Tovar-Ávila. 2017. Use of the productivity and susceptibility analysis and a rapid management risk assessment to evaluate the vulnerability of sharks caught off the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Fisheries Research*. 194. 197-208.
- Gadgil, M. y Bossert, W.H. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 104: 1-24.
- Gómez-Moedano, L., V. Anislado-Tolentino y D. Corro-Espinosa. 2006. Estudio preliminar de la historia de vida del Gavilán negro *Rhinoptera steindachneri* (Everman y Jenkins, 1982) en el estado de Sinaloa, México. Memorias del III Foro Científico de Pesca Ribereña, Puerto Vallarta, Jalisco. México. 23-24.
- Garcés-García, K.C. 2012. Evaluación de riesgo ecológico de *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839) en la zona costera de Tamiahua, Veracruz, México. 80pp.
- García-Caudillo, J.M., Cisneros-Mata, M.A., Balmori, A., 2000. Performance of a bycatch reduction device in the shrimp fishery of the Gulf of California, México. *Biol. Conserv.* 92, 199–205.
- Godínez-Padilla, J.C y Castillo-Géniz, J.L. 2016. Distribución y abundancia de elasmobranchios capturados por la flota comercial escamero de mediana altura de San Felipe, Baja California, México. *Ciencia Pesquera*, 24(1): 27-44.
- Goodyear, C.P. 1993. Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: foundation and current use. In: Smith SJ, Hunt JJ, Rivard D (eds) Risk evaluation and biological reference points for fisheries management, Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Science, pp 67-81.
- Gregory, P.T. 1997. What good is *Ro* in demographic analysis? (And what is a generation anyway?). *Wildlife Society Bulletin* 25(3): 709-713.
- Grove, J.S., Lavenberg, R.L., 1997. The Fishes of the Galapagos Islands. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Gruber, S.H, de Marignac J.R.C y Hoenig J.M. 2001. Survival of juvenile lemon sharks at Bimini, Bahamas, estimated by mark-depletion experiments. *Trans Am Fish Soc* 130: 376–384.
- Grusha, D.S. 2005. Investigation of the life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus* (Mitchill 1815). Tesis de Maestría. Virginia, E.U.A.
- Gutiérrez, R. O. 2014. Edad y crecimiento de la raya tecolota *Rhinoptera steindachneri* Everman y Jenkins, 1981 en las costas de Sonora y Sinaloa, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa. México.
- Hamlett, W. C., J. P. Wourmsy J. W. Smith. 1985. Stingray placental analogues: structure of trophoblasts in *Rhinoptera bonasus*. *Journal of Submicroscopic Cytology* 17 (4): 541–550.

- Hamlett, W.C. 1999. *Sharks, skates and rays the biology of Elasmobranch fishes*. The Johns Hopkins Univ. Press, E.U.A. 528 p.
- Hendrickx, M.E., y Salgado-Barragán, J. 1991. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico mexicano. Publ. Esp. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol., Univ. Nac. Auton. México, 10:1-200.
- Hendrickx, M.E. 1997. Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Dromiidae, hasta Leucosiidae) del Pacífico mexicano. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México.
- Heppell, S. S., Crowder, L. B., y T. R. Menzel. 1999. Life table analysis of long-lived marine species with implications for conservation and management. *En: 'Proceedings of Symposium 23: Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals, Monterey, CA.* (Ed. J. A.).
- Heppell, S. S., C. Pfister, y H. De Kroon. 2000. Elasticity analysis in population biology: methods and applications. *Ecology* 81:605–606.
- Hernández-Méndez, M.A. 1998. Modelo batimétrico digital del Golfo de California y la margen occidental de la península de Baja California: una herramienta oceanográfica. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México. 89 pp.
- Hewitt, D.A. y J.M. Hoenig. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity. *Fishery Bulletin*. 103: 433-437.
- Hobday, A., Smith, A. D. M. y I. Stobutzki. 2004. Ecological risk assessment for Australian Commonwealth fisheries. Final report stage 1. Hazard identification and preliminary risk assessment. Australian Fisheries Management Authority Report R01/0934. Disponible en: http://www.afma.gov.au/research/reports/2004/r01_0934.pdf
- Hobday, A. J., Smith, A., Webb, H., Daley, R., Wayte, S., Bulman, C., Dowdney, J., Williams, A., Sporcic, M., Dambacher, J., Fuller, M. y Walker, T. 2007. Ecological Risk Assessment for Effects of Fishing: Methodology. Report R04/1072. Australian Fisheries Management Authority, Canberra.
- Hobday, A. J., A. D. M. Smith, I. C. Stobutzki, C. Bulman, R. Daley, J. M. Dambacher, R. A. Deng, J. Dowdney, M. Fuller, D. Furlani, S. P. Griffiths, D. Johnson, R. Kenyon, I. A. Knuckey, S. D. Ling, R. Pitcher, K. J. Sainsbury, M. Sporcic, T. Smith, C. Turnbull, T. I. Walker, S. E. Wayte, H. Webb, A. Williams, B. S. Wise y S. Zhou. 2011. Ecological risk assessment for the effects of fishing. *Fisheries Research* 108 (2-3): 372-384.
- Hoenig, J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*. 82(1): 898-902.

- Hoenig, J.M. y S.H. Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. In: H. L. Pratt, Jr., S. H. Gruber and T. Tanuichi (Eds). Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. p. 1–16. NOAA Technical Report NMFS 90.
- Holden, M. J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranchs populations and some suggested solutions. En: Sea fisheries research. F. R. Harden Jones (ed.). Halsted Press, J. Wiley & Sons, New York. 117-137pp.
- Hood, G. 2010. About PopTools. Canberra: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. Available at <http://www.cse.csiro.au/poptools/about.htm> (accessed May 2010).
- Horvitz, C. C., D. W. Schemske, and H. Caswell. 1997. The relative “importance” of life history stages to population growth: prospective and retrospective approaches. Pages 247–272 in S. Tuljapurjar and H. Caswell, editors. Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems. Chapman and Hall, New York.
- Hutchings, J.A., Myers, R.A., Garcia, V.B., Lucifora, L.O. y Kuparinen, A. 2012 Life-history correlates of extinction risk and recovery potential. *Ecological Applications*, 22, 1061–1067.
- IUCN. 2014. Red List of Threatened Species. Consultado el 25 de abril del 2017. <http://www.iucnredlist.org/details/60130/0>
- Jennings, S., J.D. Reynolds y S.C.Mills. 1998. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 265:333-339.
- Jensen, A.L. 1996. Beverton and Holt life history invariants results from optimal trade-off reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 53: 820-822.
- Kenchington, T. J. 2013. Natural mortality estimators for information- limited fisheries. *Fish and Fisheries*.
- Krebs, C.J. 1985. Ecology: The experimental Analysis of Distribution and Abundance. Tthird Edition. Harper and Row, New York. 800 pp.
- Lara-Lara, J.R., Valdez-Holguin, J. E. y Jimenez-Pérez, L.C.1984. Plankton studies in the Gulf of California during 1982-1983 El Niño. *Tropical Ocean Atmosphere Newsletter*, 28: 6-17.
- Lara-Mendoza, R. E. y J. F. Márquez-Farías. 2014. Estructura de tallas y relación peso-longitud del pez guitarra pinta, *Rhinobatos glaucostigma* (Rajiformes: Rhinobatidae) en la plataforma continental de Sinaloa, México. *Hidrobiológica* 24 (2): 119-127.

- Lara-Mendoza, R.E. 2016. Biología, ecología trófica y demografía de la raya guitarra pinta, *Rhinobatos glaucostigma* (Rajiformes: Rhinobatidae), del Golfo de California. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Sinaloa. Facultad de Ciencias de Mar. 184 pp.
- Lara-Mendoza, R.E., O.G. Zamora-García y Márquez-Farías, J.F. 2016. Elasmobranquios capturados en la pesquería escamero de arrastre del centro-oriente del Golfo de California. *Ciencia Pesquera*, 24:145-151.
- Last, P.R., B. Séret y G. Naylor. 2016. A new species of guitarfish, *Rhinobatos borneensis* sp. nov. With a redefinition of the family-level classification in the order Rhinopristiformes (Chondrichthyes: Batoidea). *Zootaxa* (4):451-475.
- Lavín, M.F., E. Beier y A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del golfo de California: Escalas estacional e interanual. En: M.F. Lavín (Ed.), Contribuciones a la Oceanografía Física en México, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana, p. 141-171.
- Lavin, M.F. y S.C. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: Velasco-Fuentes, O.U., J. Sheinbaun y J.L Ochoa de la Torre (Eds.) Non linear precesses in geophysical fluid dynamics. Kluwer Academic Publ. Baja California, México. 173-207 p.
- Leal, J.C. y M.F. Lavín. 2002. Comparación del viento costero y marino de la región norte del Golfo de California durante el invierno de 1994. *GEOS*. 22(1): 12-17.
- Lemos-Espinal, J.A., R.I Rojas-González y J.J. Zuñiga-Vega. 2005. Técnicas para el Estudio de Poblaciones de Fauna Silvestre. CONABIO. UNAM. 155 p.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183-202.
- Liu, K-M, Chin C-P, Chen C-H, Chang J-H. 2015. Estimating Finite Rate of Population Increase for Sharks Based on Vital Parameters. *PLoS ONE* 10 (11): e0143008. doi:10.1371/journal.pone.0143008.
- López-López, L.E. 2018. Estructura de talla y edades de tres especies de rayas (*Hypanus dipterurus*, *Pseudobatos glaucostigmus* y *Rhinoptera steindachneri*) capturadas incidentalmente en arrastres de camarón en la entrada del Golfo de California (2011-2016). Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 88 p.
- Lotka, A.J. 1907. Studies on the mode of growth of material aggregates. *American Journal of Science*, 24, 199–216.
- Love, M.S, Mecklenburg, C.W., Mecklenburg, T.A., y Thorsteinson, L.K. 2005. Resource inventory of marine and estuarine fishes of the west coast and Alaska: a checklist of north Pacific and Artic Ocean species from Baja California to the Alaska–Yukon border. United States Geological Survey, Biological Resources Division: Seattle, WA. 276 p.

- Márquez-Farías, J.F., L. Castillo-Géniz y M. Rodríguez-De La Cruz. 1998. Demografía del cazón pech, *Sphyrna tiburo* (linnaeus, 1758), en el sureste del golfo de México. *Ciencias Marinas*. 24(1): 13-34.
- Márquez-Farías, J.F. 2002. The artisanal ray fishery in the Gulf of California: development, fisheries research, and management issues. IUCN Shark Specialist Group. Shark News 14, 1–5.
- Márquez-Farías, J.F., D. Corro-Espinosa, y J.L. Castillo-Géniz. 2005. Observation on the Biology of the Pacific Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon longurio*, Jordan y Gilbert, 1882), Captured in Southern Sinaloa, México. *Journal of Northwestern. Alt. Fisheries. Science*. 35:107-114.
- Márquez-Farías, J.F., Blanco-Parra, M., 2006. Rayas, *En*: Arreguin-Sánchez, F., Beléndez-Moreno, L., Méndez-Gómez-Humarán, I., Solana-Sansores, R., Rangel-Dávalos, C. (Eds.), Sustentabilidad y pesca responsable en México. Instituto Nacional de la Pesca. Mexico City, pp. 303–321.
- Márquez-Farías, J.F. 2007. Demografía del pez guitarra, *Rhinobatos productus* (Ayes, 1854), del Golfo de California. Tesis doctoral. CIBNOR, S. C. La Paz, B.C.S. 147 pp.
- McAuley, R. B., Simpfendorfer, C. A. y Hall, N. G. 2007. A method for evaluating the impacts of fishing mortality and stochastic influences on the demography of two long-lived shark stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 1710–1722.
- McEachran, J.D. y G. Notarbartolo di Sciara. 1995. Peces batoideos. 745–792. *En*: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol.2. Vertebrados. Parte 1. (Fischer, W., Krupp, F., Schneider, F., Sommer, C., Carpenter, K.E. y Niem, V.H., Eds.). FAO, Roma.
- Mejía-Falla, P. A., E. Cortés, A. F. Navia y F. A. Zapata. 2014. Age and Growth of the Round Stingray *Urotrygon rogersi*, a Particularly Fast-Growing and Short-Lived Elasmobranch. *PLOS ONE* 9(4). DOI:10.1371/journal.pone.0096077.
- Mertz, D.B. 1970. Notes on methods used in life-history studies. *In* Readings in Ecology and Ecological Genetics. (J.H. Connell, D.B. Mertz, and W.W. Murdoch, eds.), p. 4-17. Harper and Row, New York, NY.
- Miramontes, T.R. 2011. Contribución al estudio anatómico del encéfalo de *Aetobatus narinari* y *Rhinoptera steindachneri* (Chondrichthyes: Myliobatidae). Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Miranda, L. E. y Bettoli, P. W. 2007. Mortality. *En*: Guy, C. S. y Brown, M. L., editors, Analysis and Interpretation of Freshwater Fisheries Data, chapter 6, pages 229:277. American Fisheries Society, Bethesda, MD.

- Mollet, H.F. y 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.
- Mondragon-Sánchez, L.F. 2015. Demografía del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Muller y Henle, 1839), en el Pacífico central mexicano. Tesis de Maestría. UNAM, México. 82 pp.
- Musick, J. A. 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. En: Musick, J. A. (Ed.). *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, MD. Pp. 1-10.
- Musick, J.A. y S. Musick. 2011. *Sharks*. Fisheries and Aquaculture Reviews and Studies. Rome, FAO. 13pp.
- Myers, R.A, Mertz, G. y Fowlow, P.S. 1997. Maximum population growth rates and recovery times for Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Fishery Bulletin*, 95, 762–772.
- Natanson, L.J., J.A. Sulikowski, J.R. Kneebone y P.C. Tsang. 2007. Age and growth estimates for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. *Environmental Biology of Fishes* 80:293-308.
- Neer, J.A. y G.M. Cailliet. 2001. Aspects of the life history of the Pacific electric ray, *Torpedo californica* (Ayres). *Copeia*. 3: 842-847.
- Neer, J. y Thompson, B. 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: 321–331.
- Neer, J.A., K.A. Rose y E. Cortés. 2007. Simulating the effects of temperature on individual and population growth of *Rhinoptera bonasus*: a coupled bioenergetics and matrix modeling approach. MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES. Vol. 329: 211–223.
- Nelson, J. 2006. *Fishes of the world*. 4a ed. John Wiley & Sons, Inc. USA. 539 pp.
- Niel, C. y J.D. Lebreton. 2005. Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. *Conservation Biology*, 19, 826–835.
- Notarbartolo-di-Sciara, G., 1987. A revisionary study of the genus *Mobula* Rafinesque, 1810 (Chondrichthyes: Mobulidae) with the description of a new species. *Zool. J. Linn. Soc.* 91(1):1-91.
- Ogle, D.H. 2016. *Introductory Fisheries Analyses with R*. CRC Press Taylor & Francis Group. USA. 327 p.
- Ortíz-Pérez, T. 2014. Demografía de la raya manchada *Urotrygon chilensis* (Günther, 1872) en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de maestría. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca, México. 88 pp.

- Pascual, M.A. y O.O. Iribarne. 1993. How good are empirical predictions of natural mortality? *Fisheries Research* 16, 17–24.
- Patrick, W.S., Spencer, P., Ormseth, O., Cope, J., Field, J., Kobayashi, D., Gedamke, T., Cortés, E., Bigelow, K., Overholtz, W., Link, J. y Lawson, P. 2009. Use of Productivity and Susceptibility Indices to Determine Stock Vulnerability, with Example 53. Applications to Six U.S. Fisheries. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-101, 90 pp.
- Patrick, W.S., Spencer, P., Link, J., Cope, J., Field, J., Kobayashi, D., Lawson, P., Gedamke, T., Cortes, E., Ormseth, O., Bigelow, K., y Overholtz, W. 2010. Using productivity and susceptibility indices to assess the vulnerability of United States fish stocks to overfishing. *Fishery Bulletin* 108, pp. 305-322.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 39(2): 175-192.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, y F. Torres. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279:860– 863.
- Pérez-Jiménez, J.C. 2011. Biología reproductiva de la raya *Rhinoptera bonasus* (Elasmobranchii) en el sureste del Golfo de México. *Hidrobiológica*. 21(2), 159-167.
- Peterson, I. y Wroblewski, J.S. 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41: 1117–1120.
- Pratt Jr., H.L. y T. Otake 1990. Recomendation for work need to increase our knowledge of reproduction relative to fishery management. 509-510. *In*: Pratt Jr., H. LL, Gruber, S H., Taniuchi, T. (eds) Elasmobranch as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of fisheries. NOAA Thec. Rep. NMFS 90.
- Promislow, D. E. L. y P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation in mammals. *Journal of Zoology (London)* 232:417–437.
- Quinn, T. J. y Deriso, R. B. 1999. *Quantitative FishDynamics*. Oxford University Press, New York. 542 pp.
- Ralston, S. 1987. Mortality rates of snapper and groupers. Pp375-404. *En*: Polovina, J.J. y S. Ralston. Eds. *Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management*, Westview Press.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. *In* *Fish Physiology*. Volume VIII. Bioenergetics and Growth. (W.S. Hoar, D.J. Randall, and J.R. Brett, eds.), p. 677-743. Academic Press, New York, NY.
- Rickhter, V.A. y V.N. Efanov. 1976. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fishes populations. International Commission of the Northwest Atlantic Fisheries. Research document. 76/VI/8:1-12.

- Robertson, D. y G. Allen. 2008. Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: Un sistema de información en línea. Versión 1.0. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. Consultado el 14 de abril del 2017. www.stri.org/sftep
- Roberts, C. M. y J. P. Hawkins. 1999. Extinction risk in the sea. *Trends Ecol. Evol.* 14:241–248. Rosenberg, A., T. E.
- Rocha-Gonzales, F.I. 2016. Evaluación de riesgo ecológico de diez especies de batoideos capturadas en la pesca artesanal del golfo de California. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Licenciatura. 79 pp.
- Rosenberg, A. D. Ag new, E. Babcock, A. Cooper, C. Mogensen, R. O’Boyle, J. Powers, G. Stefansson, and J. Swasey. 2007. Setting annual catch limits for U.S. fisheries: An expert working group report, 36 p. MRAG Americas, Washington, D.C.
- SAGARPA. 2006. *En: Márquez-Farías J.F, y Blanco-Parra, M.P. 2006. Rayas del Golfo de California. En: F Arreguín-Sánchez, L Beléndez-Moreno, I Méndez-Gómez-Humarán, R Solana-Sansores, C Rangel-Dávalos (eds.). Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y manejo. Instituto Nacional de la Pesca. México, pp: 303–321.*
- Siegfried, K. I. 2006. Fishery management in data-limited situations: applications to stock assessment, marine reserve design and fish bycatch policy. PhD dissertation, University of California, Santa Cruz, California, USA.
- Skalski, J.R, Millspaugh, J.J. y Ryding, K.E. 2008. Effects of asymptotic and maximum age estimates on calculated rates of population change. *Ecological Modelling*, 212, 528–535.
- Simpfendorfer, C.A. 1999. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. *Fish. Bull.* 97: 978-986.
- Simpfendorfer, C. A. 2005. Demographic models: life tables, matrix models and rebound potential. *En: Management Techniques for Elasmobranch Fisheries (Musick, J. A. y Bonfil, R., eds) Rome: FAO 143–153.*
- Simpfendorfer, C.A., Bonfil, R. y Latour, R.J. 2005. Mortality Estimation. *En: Musick, J. A. y R. Bonfil (Eds.). Management techniques for elasmobranch fisheries. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia. pp. 216-242.*
- Smith, J.W y J.V. Merriner. 1987. Age and Growth, Movements and Distribution of the Cownose Ray, *Rhinoptera bonasus*, in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 10: 153-164.
- Smith, S.E., Au, D.W. y Show, C. 1998. Intrinsic rebound potential of 26 species of Pacific sharks. *Marine and Freshwater Research*, 48: 663–678.
- Smith, W.D. 2005. Life history aspects and population dynamics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. M.S. thesis. Moss Landing Marine Laboratories, San Francisco State University. San Francisco, California, USA. 237 pp.

- Smith, A.D.M., Fulton, E.J., Hobday, A.J., Smith, D.C. y Shoulder, P. 2007. Scientific tools to support the practical implementation of ecosystem-based fisheries management. *ICES Journal of Marine Science* 64, 633-639. En Cotter J. y Lart W. 2011. A Guide for Ecological Risk Assessment of the Effects of Commercial Fishing (ERAEF). Prepared for the Sea Fish Industry Authority, Grimsby.
- Smith, W.D., G. M. Cailliet y E. Cortés. 2008. Demography and elasticity of the diamond stingray, *Dasyatis dipteira*: parameter uncertainty and resilience to fish pressure. *Marine and Freshwater Research*, 59:575-586.
- Smith, W.D., J.J. Bizzarro, G.M. Cailliet. 2009. La pesca artesanal de elasmobranquios en la costa oriental de Baja California, México: Características y consideraciones de manejo. *Ciencias Marinas* 35(2): 209–236.
- Smith, W.M., A.Y. Then, C. Wor, G. Ralph, K.H. Pollock y J.H. Hoenig. 2012. Recommendation for Catch-Curve Analysis. *North American Journal of Fisheries Management*, 32:956-967.
- Sparre, P. y S. C. Venema. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment, Part 1: manual. FAO Fish. Tech. Pap. 306/1, rev. 2, 407 p. FAO, Rome.
- Stearns, S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, New York, NY. 249 p.
- Stevens, J.D., Bonfil, R., Dulvy, N.K. y P.A. Walker. 2000. The effect of fishing on sharks, rays, chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES. Journal of Marine Science*. 57:476-494.
- Stobutzki, I. C., Miller, M. J., Heales, D. S., Jones, P. y J. Salini. 2001. Bycatch and variation in tropical Australian penaeid fishery; the implications for monitoring. *Fisheries Research* 53:283–301.
- Stobutzki, I.C., M.J. Miller, D.S. Heales y D.T. Brewer. 2002. Sustainability of elasmobranchs caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. *Fishery Bulletin* 100: 800–821.
- Then, A.Y., J. Hoenig, N. Hall y D.A. Hewitt. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *ICES Journal of Marine Science*. 72(1), 82-89.
- Taylor, C.C. 1958. Cod growth and temperature. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 23:366–370.

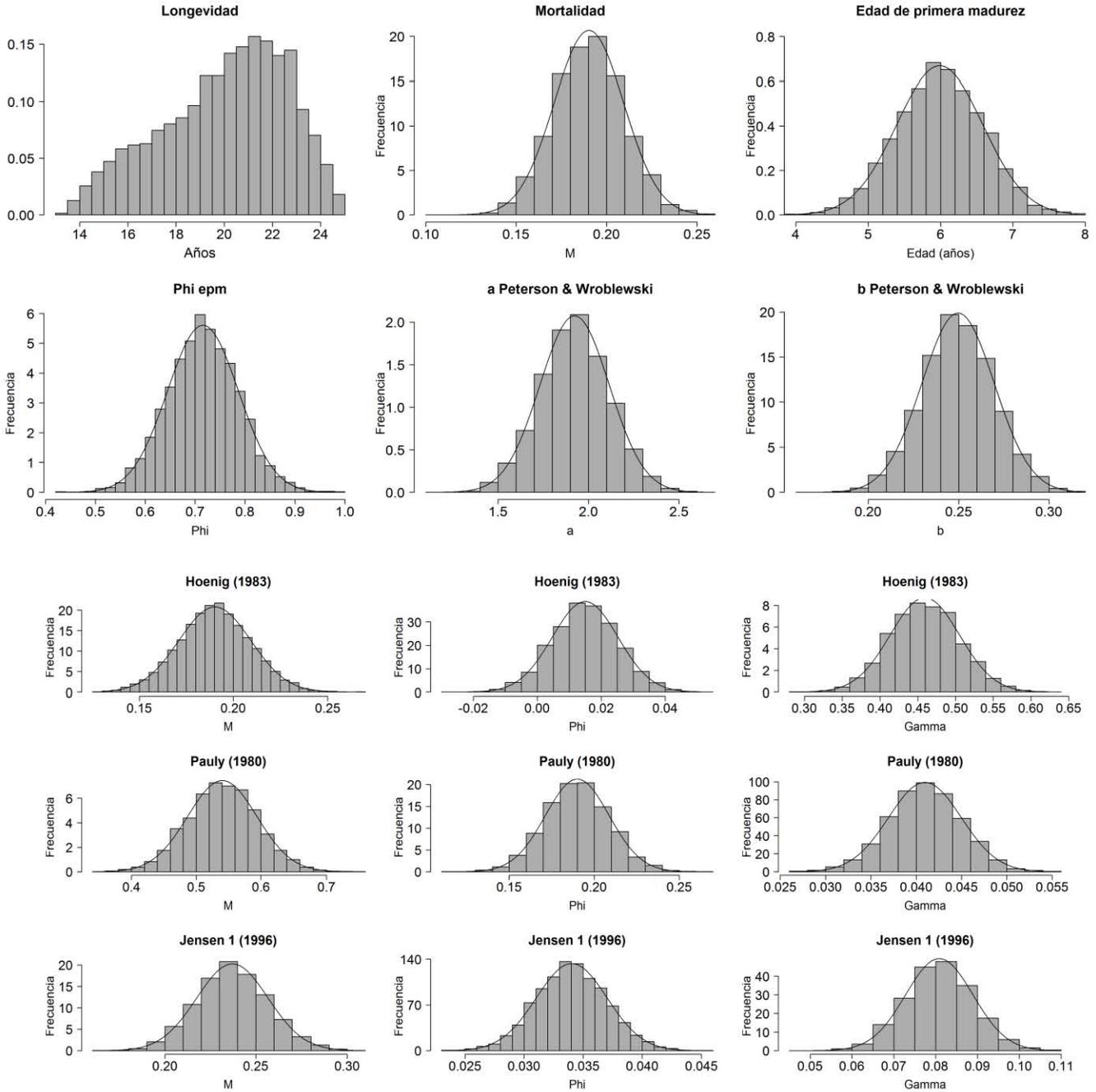
- Tovar-Ávila, J. 2004. Rapid assessment for ecological risk of the Australian angel shark. Memories of Conference annual of the Australian Marine. *Sciences Association*. Hobart, Tasmania.
- Tovar-Ávila, J. 2006. Reproduction, age validation, growth determination and effects of fishing on the port Jackson shark (*Heterodontus portusjacksoni*) in south-eastern Australia. Tesis de doctorado. Universidad de Melbourne, Australia. 193 pp.
- Tovar-Ávila, J., Day R.W. y Walker T.I. 2010. Using rapid assessment and demographic methods to evaluate the effects of fishing on *Heterodontus portusjacksoni* off far-eastern Victoria, Australia. *Journal of Fish Biology*. 77, pp. 1564–1578.
- Tovar-Ávila, J y Castillo-Géniz, J.L. 2016. Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES. INSTITUTO NACIONAL DE PESCA. México, D.F.95 pp.
- Tovar-Ávila, J., E. Furlong-Estrada y J.L. Castillo-Géniz. 2016. Evaluación de riesgo ecológico por efectos de las pesquerías de tiburón mexicanas para las especies incluidas en el Apéndice II de la CITES. *En: Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES*. INSTITUTO NACIONAL DE PESCA. México, D.F.95 pp.
- Tsai, W.P., K.M. Liu y S.J. Joung. 2010. Demographic analysis of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus*, in the north-western Pacific using a stochastic stage-based model. *Marine and Freshwater Research*, 61, 1056–1066.
- Tovilla, H.C. 1991. Golfo de California. Pp. 403-563. *En: Oceanografía de mares mexicanos*. (Ed. De la Lanza-Espino). A.G.T. Editor. México, DF. pp. 569.
- Valdez-Holguín, J.E., G. Gaxiola-Castro y R. Cervantes-Duarte. 1995. Productividad primaria en el Golfo de California, calculada a partir de la relación entre la irradiancia superficial y clorofila de la zona eufótica. *Ciencias Marinas* 21:311-329.
- Vetter, E. F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: A review. *U.S. Fishery Bulletin* 86: 25- 43.
- Villavicencio-Garayzar, C.J. 1995. Distribución temporal y condición reproductiva de las rayas (Pisces: Batoidea) capturadas comercialmente en Bahía Almejas, Baja California Sur (México). *Rev. Inv. Cient. Ser. Mar. UABCS*. 6 (12), 1–12.
- Walker, T.I. 1994. Fishery model of gummy shark, *Mustelus antarcticus*, for bass strait. *Resource Technology*. 422-439 pp.
- Walker, T. I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49 (7): 553-572.
- Walker, P.A. e Hislop, J.R.G.1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and northwestern North Sea between 1930 and the present day. *ICES J. Mar. Sci.* 55, 392–402.

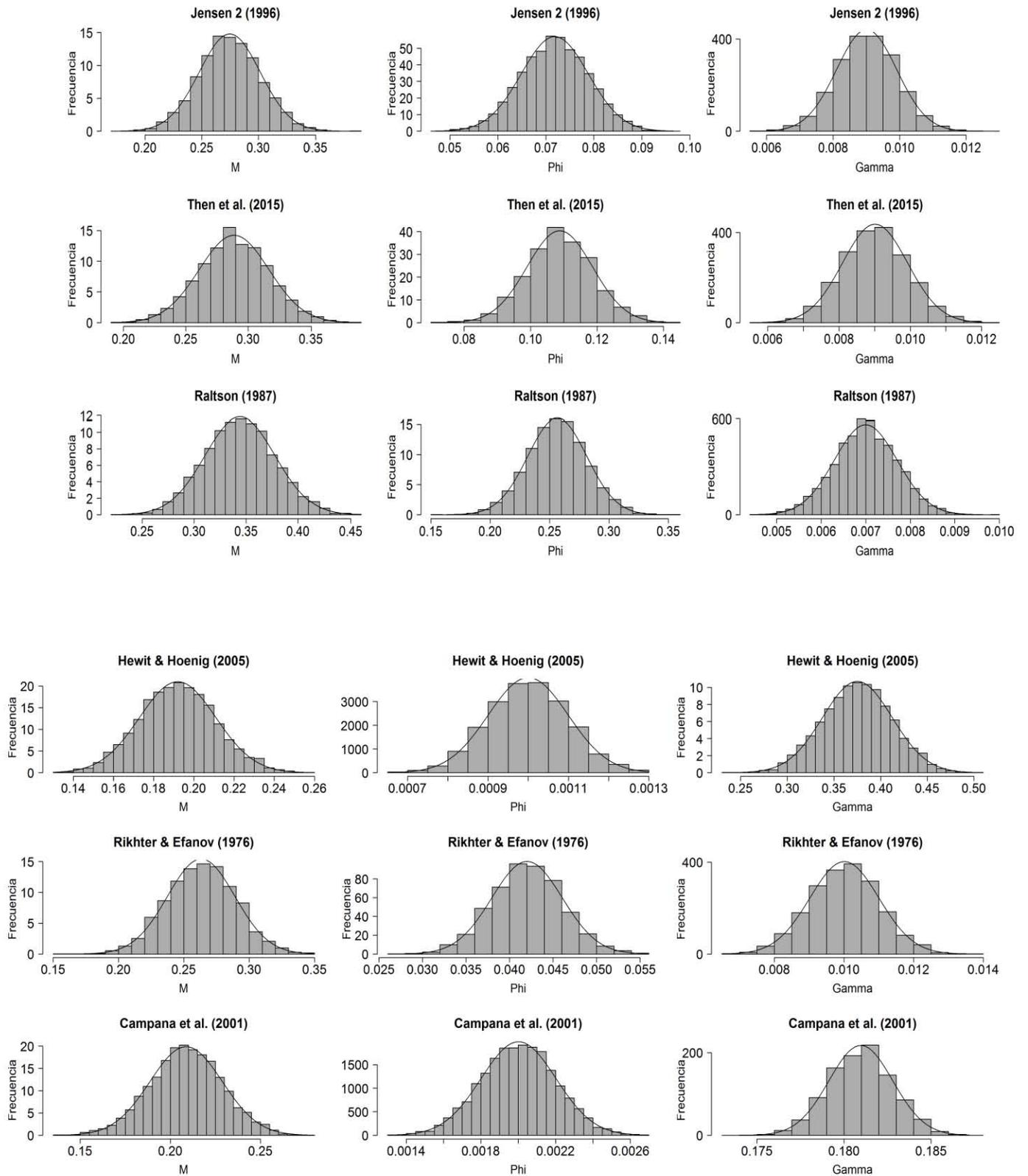
- Walker, T. I. 2005. Management measurements. *En: Musick, J. A. y R. Bonfil (Eds.). Management techniques for elasmobranch fisheries.* Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia. pp. 216-242.
- Walker, T.I. 2007. Spatial and temporal variation in the reproductive biology of gummy shark *Mustelus antarcticus* (Chondrichthyes:Triakidae) harvested off southern Australia. *Marine Freshwater. Research.* 58, 67-97.
- Zhou, S., S.P. Griffiths y M. Miller, 2009. Sustainability assessment for fishing effects (SAFE) on highly diverse and data-limited Fish bycatch in tropical prawn trawl fishery. *Mar. Freshw. Res.* 60, 563-570.
- Zhou, S., Yin, S., Thorson J.T., Smith, A.D.M. y Fuller, M. 2012. Linking fishing mortality reference points to life history traits: an empirical study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69, 1292–1301.

11. ANEXOS

Anexo 1.

Estocasticidad a los parámetros de historia de vida de *R. steindachneri*.





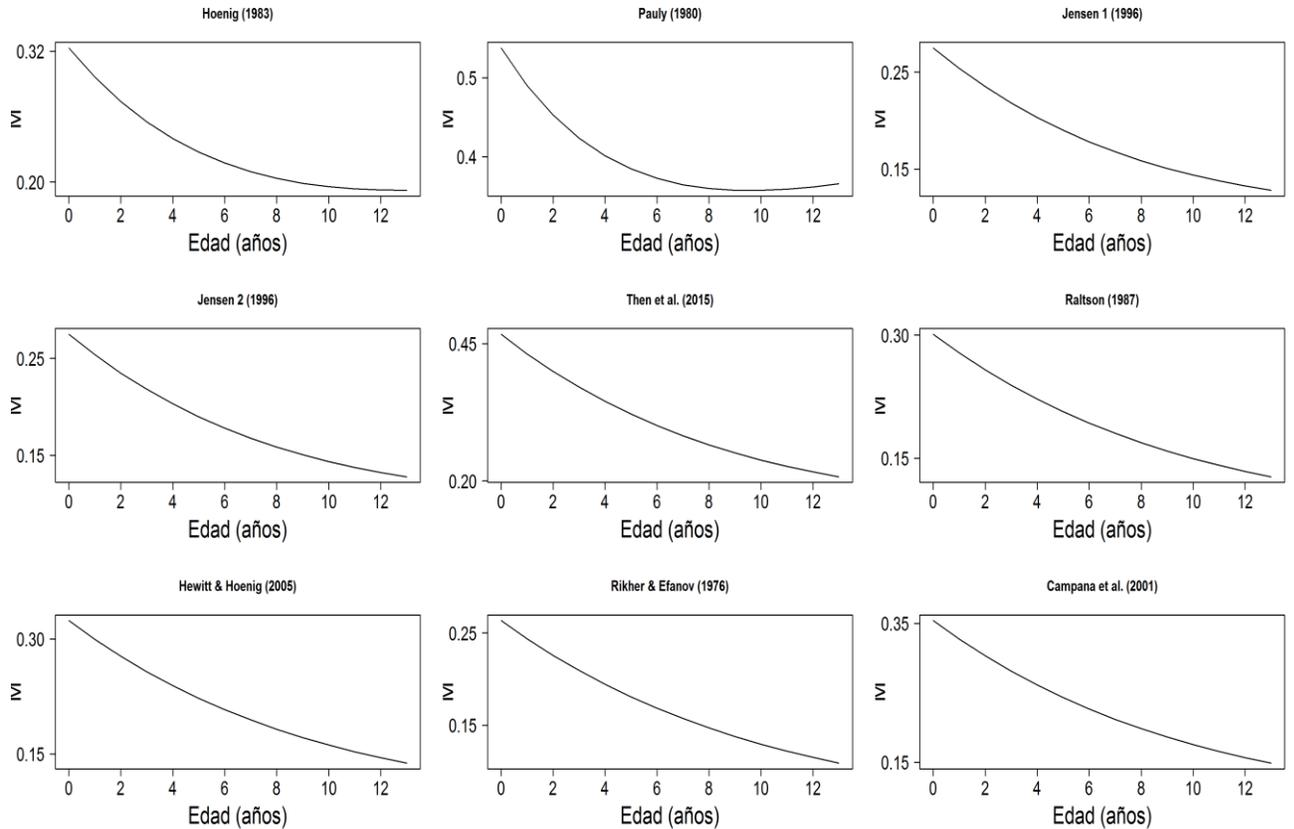
Anexo 2

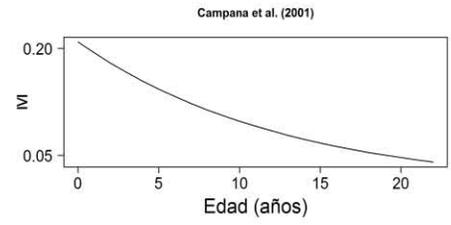
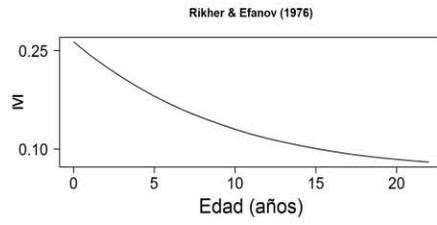
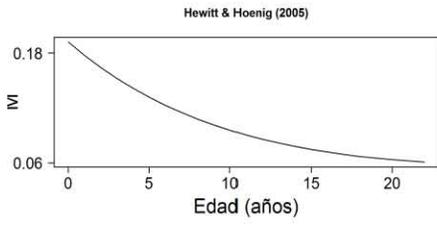
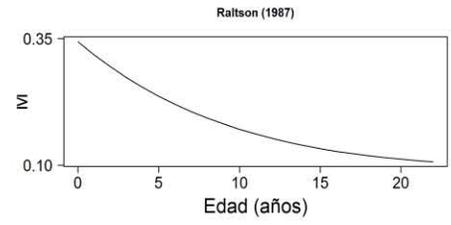
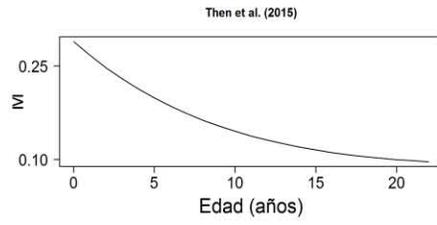
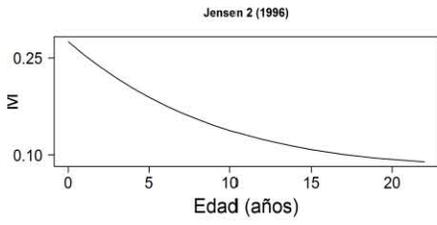
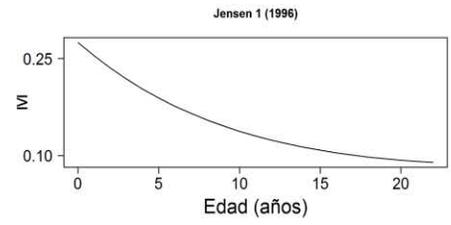
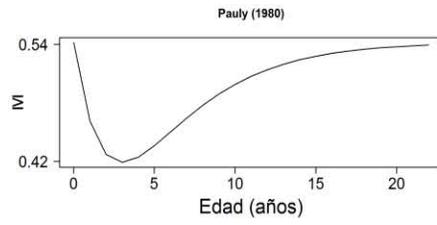
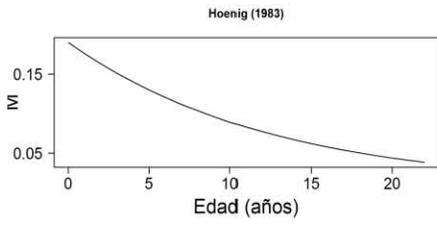
Valores de M de *Rhinoptera steindachneri* en el golfo de California con diferentes modelos y longevidades.

| Escenario | Longevidad | Hoinig (1983) | Pauly (1980) | Jensen 1 (1996) | Jensen 2 (1996) | Then <i>et al.</i> (2015) | Raltson (1987) | Hewit & Hoinig (2005) | Rikher & Efanov (1976) | Campana <i>et al.</i> (2001) | Peterson & Wroblewski (1984) |
|-----------|--|----------------|--------------|-----------------|-----------------|---------------------------|----------------|-----------------------|------------------------|------------------------------|--------------------------------|
| 1 y 2 | $\omega= 13$ años $\omega= 22$ años | 0.323 0.190 | 0.538 | 0.206 | 0.275 | 0.467 0.289 | 0.301 | 0.325 0.192 | 0.263 | 0.354 0.209 | |
| 3 y 4 | $\omega= 13$ años $\omega= 22$ años | | | | | | | | | | (0.241-0.123) (0.238-0.111) |

Anexo 3

Vectores de M ajustados con la ecuación de Walker (1994) a partir de valores iniciales de M con distintos métodos indirectos y distintas longevidades (13 y 22 años).





Anexo 4

Estimaciones de la supervivencia de *R. steindachneri* en el golfo de California con diferentes valores de *M* correspondientes a los escenarios 1 al 4.

| Edad | Escenario 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|------------------------------|---------------------|
| | Hoenig (1983) | | Pauly (1980) | | Jensen 1 (1996) | | Jensen 2 (1996) | | Then <i>et al.</i> (2015) | | Raltson (1987) | | Hewit & Hoenig (2005) | | Rikhter & Efanov (1976) | | Campana <i>et al.</i> (2001) | |
| | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años |
| 0 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| 1 | 0.72 | 0.83 | 0.58 | 0.58 | 0.81 | 0.81 | 0.76 | 0.76 | 0.63 | 0.75 | 0.74 | 0.74 | 0.72 | 0.83 | 0.77 | 0.77 | 0.70 | 0.81 |
| 2 | 0.52 | 0.68 | 0.34 | 0.34 | 0.66 | 0.66 | 0.58 | 0.58 | 0.39 | 0.56 | 0.55 | 0.55 | 0.52 | 0.68 | 0.59 | 0.60 | 0.49 | 0.66 |
| 3 | 0.38 | 0.57 | 0.20 | 0.20 | 0.54 | 0.54 | 0.44 | 0.44 | 0.25 | 0.42 | 0.41 | 0.41 | 0.38 | 0.56 | 0.45 | 0.47 | 0.35 | 0.53 |
| 4 | 0.27 | 0.47 | 0.12 | 0.12 | 0.44 | 0.44 | 0.33 | 0.33 | 0.15 | 0.32 | 0.30 | 0.30 | 0.27 | 0.46 | 0.35 | 0.37 | 0.24 | 0.43 |
| 5 | 0.20 | 0.39 | 0.07 | 0.07 | 0.36 | 0.36 | 0.25 | 0.25 | 0.10 | 0.24 | 0.22 | 0.22 | 0.20 | 0.38 | 0.27 | 0.29 | 0.17 | 0.35 |
| 6 | 0.14 | 0.32 | 0.04 | 0.04 | 0.29 | 0.29 | 0.19 | 0.19 | 0.06 | 0.18 | 0.16 | 0.16 | 0.14 | 0.32 | 0.21 | 0.23 | 0.12 | 0.28 |
| 7 | 0.10 | 0.26 | 0.02 | 0.02 | 0.24 | 0.24 | 0.15 | 0.15 | 0.04 | 0.13 | 0.12 | 0.12 | 0.10 | 0.26 | 0.16 | 0.19 | 0.08 | 0.23 |
| 8 | 0.08 | 0.22 | 0.01 | 0.01 | 0.19 | 0.19 | 0.11 | 0.11 | 0.02 | 0.10 | 0.09 | 0.09 | 0.07 | 0.22 | 0.12 | 0.15 | 0.06 | 0.19 |
| 9 | 0.05 | 0.18 | 0.01 | 0.01 | 0.16 | 0.16 | 0.08 | 0.08 | 0.01 | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.05 | 0.18 | 0.09 | 0.12 | 0.04 | 0.15 |
| 10 | 0.04 | 0.15 | 0.00 | 0.00 | 0.13 | 0.13 | 0.06 | 0.06 | 0.01 | 0.06 | 0.05 | 0.05 | 0.04 | 0.15 | 0.07 | 0.10 | 0.03 | 0.12 |
| 11 | 0.03 | 0.12 | 0.00 | 0.00 | 0.10 | 0.10 | 0.05 | 0.05 | 0.01 | 0.04 | 0.04 | 0.04 | 0.03 | 0.12 | 0.06 | 0.08 | 0.02 | 0.10 |
| 12 | 0.02 | 0.10 | 0.00 | 0.00 | 0.08 | 0.08 | 0.04 | 0.04 | 0.00 | 0.03 | 0.03 | 0.03 | 0.02 | 0.10 | 0.04 | 0.07 | 0.01 | 0.08 |
| 13 | 0.02 | 0.08 | 0.00 | 0.00 | 0.07 | 0.07 | 0.03 | 0.03 | 0.00 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.08 | 0.03 | 0.06 | 0.01 | 0.07 |
| 14 | | 0.07 | | 0.00 | | 0.04 | | 0.02 | | 0.02 | | 0.01 | | 0.07 | | 0.05 | | 0.05 |
| 15 | | 0.06 | | 0.00 | | 0.03 | | 0.02 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.06 | | 0.04 | | 0.04 |
| 16 | | 0.05 | | 0.00 | | 0.02 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.05 | | 0.03 | | 0.04 |
| 17 | | 0.04 | | 0.00 | | 0.02 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.04 | | 0.03 | | 0.03 |
| 18 | | 0.03 | | 0.00 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.00 | | 0.03 | | 0.02 | | 0.02 |
| 19 | | 0.03 | | 0.00 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.00 | | 0.00 | | 0.03 | | 0.02 | | 0.02 |
| 20 | | 0.02 | | 0.00 | | 0.01 | | 0.00 | | 0.00 | | 0.00 | | 0.02 | | 0.02 | | 0.02 |
| 21 | | 0.02 | | 0.00 | | 0.01 | | 0.00 | | 0.00 | | 0.00 | | 0.02 | | 0.01 | | 0.01 |
| 22 | | 0.02 | | 0.00 | | 0.01 | | 0.00 | | 0.00 | | 0.00 | | 0.01 | | 0.01 | | 0.01 |

| Escenario 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|---------------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------------|------------------|-------------------------|------------------|------------------------------|------------------|
| Edad | Hoenig (1983) | | Pauly (1980) | | Jensen 1 (1996) | | Jensen 2 (1996) | | Then <i>et al.</i> (2015) | | Raltson (1987) | | Hewit & Hoenig (2005) | | Rikhter & Efanov (1976) | | Campana <i>et al.</i> (2001) | |
| | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años |
| 0 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| 1 | 0.72 | 0.83 | 0.58 | 0.58 | 0.81 | 0.81 | 0.76 | 0.76 | 0.63 | 0.75 | 0.74 | 0.74 | 0.72 | 0.83 | 0.77 | 0.77 | 0.70 | 0.81 |
| 2 | 0.52 | 0.68 | 0.34 | 0.34 | 0.66 | 0.66 | 0.58 | 0.58 | 0.39 | 0.56 | 0.55 | 0.55 | 0.52 | 0.68 | 0.59 | 0.60 | 0.49 | 0.66 |
| 3 | 0.38 | 0.57 | 0.20 | 0.20 | 0.54 | 0.54 | 0.44 | 0.44 | 0.25 | 0.42 | 0.41 | 0.41 | 0.38 | 0.56 | 0.45 | 0.47 | 0.35 | 0.53 |
| 4 | 0.27 | 0.47 | 0.12 | 0.12 | 0.44 | 0.44 | 0.33 | 0.33 | 0.15 | 0.32 | 0.30 | 0.30 | 0.27 | 0.46 | 0.35 | 0.37 | 0.24 | 0.43 |
| 5 | 0.20 | 0.39 | 0.07 | 0.07 | 0.36 | 0.36 | 0.25 | 0.25 | 0.10 | 0.24 | 0.22 | 0.22 | 0.20 | 0.38 | 0.27 | 0.29 | 0.17 | 0.35 |
| 6 | 0.17 | 0.35 | 0.05 | 0.05 | 0.32 | 0.32 | 0.22 | 0.22 | 0.08 | 0.20 | 0.19 | 0.19 | 0.17 | 0.35 | 0.23 | 0.23 | 0.14 | 0.32 |
| 7 | 0.14 | 0.32 | 0.04 | 0.04 | 0.29 | 0.29 | 0.19 | 0.19 | 0.06 | 0.18 | 0.16 | 0.16 | 0.14 | 0.32 | 0.21 | 0.21 | 0.12 | 0.28 |
| 8 | 0.12 | 0.29 | 0.03 | 0.03 | 0.26 | 0.26 | 0.17 | 0.17 | 0.05 | 0.15 | 0.14 | 0.14 | 0.12 | 0.29 | 0.18 | 0.18 | 0.10 | 0.26 |
| 9 | 0.10 | 0.26 | 0.02 | 0.02 | 0.24 | 0.24 | 0.15 | 0.15 | 0.04 | 0.13 | 0.12 | 0.12 | 0.10 | 0.26 | 0.16 | 0.16 | 0.08 | 0.23 |
| 10 | 0.09 | 0.24 | 0.02 | 0.02 | 0.21 | 0.21 | 0.13 | 0.13 | 0.03 | 0.13 | 0.10 | 0.10 | 0.09 | 0.24 | 0.14 | 0.14 | 0.07 | 0.21 |
| 11 | 0.08 | 0.22 | 0.01 | 0.01 | 0.19 | 0.19 | 0.11 | 0.11 | 0.02 | 0.10 | 0.09 | 0.09 | 0.07 | 0.22 | 0.12 | 0.12 | 0.06 | 0.19 |
| 12 | 0.06 | 0.20 | 0.01 | 0.01 | 0.17 | 0.17 | 0.10 | 0.10 | 0.02 | 0.09 | 0.08 | 0.08 | 0.06 | 0.20 | 0.11 | 0.11 | 0.05 | 0.17 |
| 13 | 0.05 | 0.18 | 0.01 | 0.01 | 0.16 | 0.16 | 0.08 | 0.08 | 0.01 | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.05 | 0.18 | 0.09 | 0.09 | 0.04 | 0.15 |
| 14 | | 0.16 | | 0.01 | | 0.14 | | 0.07 | | 0.06 | | 0.06 | | 0.16 | | 0.08 | | 0.14 |
| 15 | | 0.15 | | 0.00 | | 0.13 | | 0.06 | | 0.06 | | 0.06 | | 0.15 | | 0.07 | | 0.12 |
| 16 | | 0.14 | | 0.00 | | 0.12 | | 0.06 | | 0.05 | | 0.04 | | 0.13 | | 0.06 | | 0.11 |
| 17 | | 0.12 | | 0.00 | | 0.10 | | 0.05 | | 0.04 | | 0.04 | | 0.12 | | 0.06 | | 0.10 |
| 18 | | 0.11 | | 0.00 | | 0.09 | | 0.04 | | 0.04 | | 0.03 | | 0.11 | | 0.05 | | 0.09 |
| 19 | | 0.10 | | 0.00 | | 0.08 | | 0.04 | | 0.03 | | 0.03 | | 0.10 | | 0.04 | | 0.08 |
| 20 | | 0.09 | | 0.00 | | 0.08 | | 0.03 | | 0.03 | | 0.02 | | 0.09 | | 0.04 | | 0.07 |
| 21 | | 0.09 | | 0.00 | | 0.07 | | 0.03 | | 0.02 | | 0.02 | | 0.08 | | 0.03 | | 0.07 |
| 22 | | 0.08 | | 0.00 | | 0.06 | | 0.02 | | 0.02 | | 0.02 | | 0.08 | | 0.03 | | 0.06 |

| Escenario 3 y 4 | | |
|-----------------|------------------------------|------------------|
| Edad | Peterson & Wroblewski (1984) | |
| | $\omega=13$ años | $\omega=22$ años |
| 0 | 1.00 | 1.00 |
| 1 | 0.79 | 0.79 |
| 2 | 0.62 | 0.65 |
| 3 | 0.48 | 0.55 |
| 4 | 0.38 | 0.48 |
| 5 | 0.30 | 0.42 |
| 6 | 0.23 | 0.37 |
| 7 | 0.18 | 0.33 |
| 8 | 0.14 | 0.30 |
| 9 | 0.11 | 0.26 |
| 10 | 0.09 | 0.24 |
| 11 | 0.07 | 0.21 |
| 12 | 0.05 | 0.19 |
| 13 | 0.04 | 0.17 |
| 14 | | 0.15 |
| 15 | | 0.14 |
| 16 | | 0.12 |
| 17 | | 0.11 |
| 18 | | 0.10 |
| 19 | | 0.09 |
| 20 | | 0.08 |
| 21 | | 0.07 |
| 22 | | 0.06 |

Anexo 5

Valores de los parámetros demográficos de *R. steindachneri* con una longevidad de 13 años a diferentes valores de *M* en el golfo de California. Escenarios 1-4.

| Escenarios: | λ | | | | r | | | | Ro | | | | G | | | |
|------------------------------|-----------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|-------|-------|-------|-------|------|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| P & W (1984) | | | 0.914 | 0.905 | | | -0.089 | -0.098 | | | 0.466 | 0.430 | | | 8.30 | 8.26 |
| Hoenig (1983) | 0.843 | 0.899 | | | -0.171 | -0.107 | | | 0.241 | 0.383 | | | 7.97 | 8.68 | | |
| Pauly (1980) | 0.679 | 0.762 | | | -0.385 | -0.270 | | | 0.046 | 0.091 | | | 7.29 | 8.0 | | |
| Jensen (1996) | 0.948 | 0.983 | | | -0.053 | -0.016 | | | 0.632 | 0.861 | | | 8.47 | 9.04 | | |
| Jensen 2 (1996) | 0.884 | 0.932 | | | -0.123 | -0.07 | | | 0.355 | 0.531 | | | 8.16 | 8.82 | | |
| Then <i>et al.</i> (2015) | 0.730 | 0.805 | | | -0.315 | -0.217 | | | 0.079 | 0.145 | | | 7.48 | 8.22 | | |
| Raltson (1987) | 0.861 | 0.913 | | | -0.148 | -0.090 | | | 0.287 | 0.444 | | | 8.06 | 8.75 | | |
| Hewit & Hoenig (2005) | 0.842 | 0.898 | | | -0.172 | -0.108 | | | 0.238 | 0.378 | | | 7.96 | 8.67 | | |
| Rikher & Efanov (1976) | 0.895 | 0.941 | | | -0.111 | -0.061 | | | 0.391 | 0.576 | | | 8.21 | 8.86 | | |
| Campana <i>et al.</i> (2001) | 0.817 | 0.877 | | | -0.202 | -0.131 | | | 0.188 | 0.309 | | | 7.85 | 8.58 | | |

Valores de los parámetros demográficos de *R. steindachneri* con una longevidad de 13 años a diferentes valores de *M* inicial a la función de mortalidad Walker (1994) ajustada mediante *lx* a la *epm* y efecto de ojiva de madurez. Escenario 5.

| | Hoenig (1983) | Pauly (1980) | Jensen 1 (1996) | Jensen 2 (1996) | Then <i>et al.</i> (2015) | Raltson (1987) | Hewit & Hoenig (2005) | Rikher & Efanov (1976) | Campana <i>et al.</i> (2001) |
|-----------|---------------|--------------|-----------------|-----------------|---------------------------|----------------|-----------------------|------------------------|------------------------------|
| λ | 0.89 | 0.75 | 0.99 | 0.94 | 0.81 | 0.92 | 0.91 | 0.95 | 0.89 |
| r | -0.11 | -0.28 | -0.01 | -0.06 | -0.21 | -0.08 | -0.10 | -0.05 | -0.12 |
| Ro | 0.36 | 0.08 | 0.92 | 0.57 | 0.17 | 0.49 | 0.42 | 0.62 | 0.35 |
| G | 8.89 | 8.24 | 9.01 | 8.73 | 8.08 | 8.67 | 8.59 | 8.80 | 8.50 |

Anexo 6

Valores de los parámetros demográficos de *R. steindachneri* con una longevidad de 22 años a diferentes valores de *M* en el golfo de California. Escenarios 1-4.

| Escenarios: | λ | | | | r | | | | Ro | | | | G | | | |
|------------------------------|-----------|-------|------|-------|--------|--------|-------|--------|-------|-------|------|-------|-------|-------|------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| P & W (1984) | | | 1.04 | 0.998 | | | 0.004 | -0.002 | | | 1.50 | 0.976 | | | 11.5 | 11.67 |
| Hoenig (1983) | 0.989 | 1.035 | | | -0.011 | 0.034 | | | 0.890 | 1.485 | | | 12.40 | 18.53 | | |
| Pauly (1980) | 0.697 | 0.808 | | | -0.359 | -0.212 | | | 0.047 | 0.103 | | | 7.50 | 10.07 | | |
| Jensen (1996) | 0.973 | 1.022 | | | -0.027 | 0.020 | | | 0.760 | 1.29 | | | 11.84 | 17.86 | | |
| Jensen 2 (1996) | 0.908 | 0.973 | | | -0.097 | -0.027 | | | 0.396 | 0.734 | | | 10.02 | 15.35 | | |
| Then <i>et al.</i> (2015) | 0.895 | 0.964 | | | -0.110 | -0.037 | | | 0.350 | 0.658 | | | 9.76 | 14.93 | | |
| Raltson (1987) | 0.884 | 0.955 | | | -0.122 | -0.045 | | | 0.313 | 0.595 | 1 | | 9.55 | 14.57 | | |
| Hewit & Hoenig (2005) | 0.987 | 1.038 | | | -0.014 | 0.037 | | | 0.871 | 1.531 | | | 12.32 | 17.70 | | |
| Rikher & Efanov (1976) | 0.918 | 0.981 | | | -0.085 | -0.019 | | | 0.440 | 0.806 | | | 10.26 | 15.72 | | |
| Campana <i>et al.</i> (2001) | 0.969 | 1.020 | | | -0.031 | 0.020 | | | 0.732 | 1.259 | | | 11.71 | 17.70 | | |

Valores de los parámetros demográficos de *R. steindachneri* con una longevidad de 22 años a diferentes valores de *M* inicial a la función de mortalidad Walker (1994) ajustada mediante *lx* a la *epm* y efecto de ojiva de madurez. Escenario 5.

| | Hoenig (1983) | Pauly (1980) | Jensen 1 (1996) | Jensen 2 (1996) | Then <i>et al.</i> (2015) | Raltson (1987) | Hewit & Hoenig (2005) | Rikher & Efanov (1976) | Campana <i>et al.</i> (2001) |
|-----------|---------------|--------------|-----------------|-----------------|---------------------------|----------------|-----------------------|------------------------|------------------------------|
| λ | 1.040 | 0.74 | 1.029 | 0.98 | 0.96 | 0.960 | 1.035 | 0.99 | 1.03 |
| r | 0.039 | -0.271 | 0.029 | -0.02 | -0.04 | -0.040 | 0.035 | -0.01 | 0.03 |
| Ro | 1.618 | 0.07 | 1.427 | 0.77 | 0.62 | 0.63 | 1.52 | 0.860 | 1.39 |
| G | 12.74 | 8.0 | 12.63 | 11.73 | 12.2 | 11.5 | 12.51 | 11.9 | 12.59 |
| $tx2$ | 17.76 | | 24.01 | | | | 19.92 | | 26.15 |

Anexo 7

Valores de las estimaciones de los parámetros demográficos de *R. steindachneri* después de 5 mil simulaciones de Monte Carlo. D.E= desviación estándar, Min= Valor mínimo, Max= valor máximo.

| ESCENARIO 1 | | | | | |
|--------------------|-----------|--------|-----------|-------|-------|
| | λ | r | <i>Ro</i> | G | tx2 |
| Media | 0.978 | -0.023 | 0.81 | 10.3 | 61.42 |
| D.E. | 0.023 | 0.023 | 0.020 | 0.72 | - |
| Min | 0.892 | -0.114 | 0.31 | 7.96 | - |
| Max | 1.057 | 0.055 | 1.86 | 13.07 | - |

| ESCENARIO 2 | | | | | |
|--------------------|-----------|-------|-----------|-------|------|
| | λ | r | <i>Ro</i> | G | tx2 |
| Media | 0.909 | 0.030 | 1.43 | 11.6 | 29.2 |
| D.E. | 0.067 | 0.015 | 0.26 | 0.77 | - |
| Min | 0.96 | -0.04 | 0.71 | 9.33 | - |
| Max | 1.10 | 0.09 | 2.91 | 13.61 | - |

| ESCENARIO 3 | | | | | |
|--------------------|-----------|-------|-----------|-------|-------|
| | λ | r | <i>Ro</i> | G | tx2 |
| Media | 1.01 | 0.00 | 1.08 | 10.70 | 18.20 |
| D.E. | 0.040 | 0.04 | 0.43 | 0.80 | |
| Min | -0.21 | -0.21 | 0.14 | 8.41 | |
| Max | 0.12 | 0.12 | 3.69 | 13.14 | |

| ESCENARIO 4 | | | | | |
|--------------------|-----------|--------|-----------|-------|------|
| | λ | r | <i>Ro</i> | G | tx2 |
| Media | 0.99 | -0.001 | 1.010 | 10.99 | 73.9 |
| D.E. | 0.039 | 0.039 | 0.407 | 0.831 | - |
| Min | 0.782 | -0.246 | 0.104 | 8.25 | - |
| Max | 1.092 | 0.088 | 2.952 | 13.83 | - |

Anexo 8

#Smith et al. (1998)#

```
tmat<-6
tmax<-22
litter<-0.5
freq<-1
M<-0.190
Z<-1.5*M
l_alpha<-(1-exp(-(Z)))/((litter/2/freq)*(1-exp(-(Z*(tmax-tmat+1)))))
l_alpha
```

```
eq3 <- function (reb) l_alpha = 1-exp(-(M+reb))-l_alpha*(litter/2/freq)*1.25*exp(-reb*tmat)*(1-exp(-
(M+reb)*(tmax-tmat+1)))
r_Z<-uniRoot (eq3, c (0,5), tol=1e-8)
r_Z$Root
```

#Riesgo de extinción Myers et al. (1997)#

```
s_adult<-0.887
formula<-function(r_max1) ((exp(r_max1))^tmat)-(((s_adult)*((exp(r_max1))^(tmat-1))))-(litter/freq/2)
ext_risk<-uniRoot (formula, c (0,5), tol=1e-8)
ext_risk$Root
```

#Skalski et al. (2008)#

```
s_0a<-0.387 # Supervivencia a la edad de primera reproducción#
formula2<- function (r_max2) (exp ((tmat+1-1)*r_max2)*s_adult) + (((litter/2*(1/freq))*(s_0a)))-(exp
((tmat+1)*r_max2))
ext_risk2<-uniRoot (formula2, c (0,5), tol=1e-8)
ext_risk2$Root
```

#Eberhatdt's et al. (1982)#

```
formulaeber<-function(r_max1.2) exp(r_max1.2*tmat+1)-(s_0a)*(exp(r_max1.2)*tmat)-
(((litter/2*(1/freq))*(s_0a)))*(1-((s_0a)/exp(r_max1.2)))^(longevity-tmat)
ext_risk3<-uniRoot (formulaeber, c (0,5), tol = 1e-8)
ext_risk3$Root
```

#Método demográfico invariante#

```
formula5<- function (r_max5) exp (r_max5)-(exp (1/(tmat+1+ (s_adult/ (exp (r_max5)-(s_adult)))))
ext_risk5<-uniRoot (formula5, c (0,5), tol=1e-8)
ext_risk5$Root
```

Anexo 9

Simulación de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) bajo distintos valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc) de *Rhinoptera steindachneri* en el golfo de California. Los valores sombreados representan a una población en equilibrio y aumento.

| | | <i>epc</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------|------|------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 |
| <i>F</i> | 0.00 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 | 1.098 |
| | 0.10 | 0.993 | 0.993 | 1.002 | 1.010 | 1.019 | 1.028 | 1.037 | 1.046 | 1.055 | 1.063 | 1.070 | 1.076 | 1.080 | 1.084 | 1.087 | 1.090 | 1.092 | 1.093 | 1.095 | 1.096 | 1.097 | 1.097 | 1.098 |
| | 0.20 | 0.899 | 0.899 | 0.914 | 0.930 | 0.946 | 0.963 | 0.981 | 1.000 | 1.019 | 1.035 | 1.048 | 1.059 | 1.067 | 1.074 | 1.079 | 1.084 | 1.087 | 1.090 | 1.092 | 1.094 | 1.096 | 1.097 | 1.098 |
| | 0.30 | 0.813 | 0.813 | 0.834 | 0.856 | 0.880 | 0.905 | 0.931 | 0.959 | 0.989 | 1.013 | 1.032 | 1.046 | 1.058 | 1.067 | 1.074 | 1.079 | 1.084 | 1.088 | 1.091 | 1.093 | 1.095 | 1.096 | 1.097 |
| | 0.40 | 0.736 | 0.736 | 0.761 | 0.789 | 0.818 | 0.851 | 0.886 | 0.923 | 0.964 | 0.996 | 1.019 | 1.037 | 1.051 | 1.061 | 1.070 | 1.076 | 1.081 | 1.086 | 1.089 | 1.092 | 1.094 | 1.096 | 1.097 |
| | 0.50 | 0.666 | 0.666 | 0.695 | 0.727 | 0.762 | 0.801 | 0.844 | 0.892 | 0.943 | 0.982 | 1.010 | 1.030 | 1.046 | 1.057 | 1.067 | 1.074 | 1.080 | 1.084 | 1.088 | 1.091 | 1.094 | 1.096 | 1.097 |
| | 0.60 | 0.603 | 0.603 | 0.634 | 0.670 | 0.711 | 0.756 | 0.807 | 0.863 | 0.926 | 0.971 | 1.002 | 1.025 | 1.042 | 1.054 | 1.064 | 1.072 | 1.078 | 1.083 | 1.087 | 1.091 | 1.093 | 1.095 | 1.097 |
| | 0.70 | 0.545 | 0.545 | 0.579 | 0.618 | 0.663 | 0.714 | 0.772 | 0.838 | 0.911 | 0.962 | 0.996 | 1.021 | 1.039 | 1.052 | 1.062 | 1.071 | 1.077 | 1.082 | 1.087 | 1.090 | 1.093 | 1.095 | 1.097 |
| | 0.80 | 0.493 | 0.493 | 0.529 | 0.570 | 0.619 | 0.675 | 0.740 | 0.815 | 0.899 | 0.954 | 0.992 | 1.017 | 1.036 | 1.050 | 1.061 | 1.070 | 1.076 | 1.082 | 1.086 | 1.090 | 1.093 | 1.095 | 1.097 |
| | 0.90 | 0.446 | 0.446 | 0.483 | 0.526 | 0.578 | 0.640 | 0.711 | 0.793 | 0.888 | 0.948 | 0.988 | 1.015 | 1.034 | 1.049 | 1.060 | 1.069 | 1.076 | 1.081 | 1.086 | 1.089 | 1.092 | 1.095 | 1.097 |

Simulación de la tasa neta reproductiva (R_0) bajo distintos valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc) de *Rhinoptera steindachneri* en el golfo de California. Los valores sombreados representan a una población en equilibrio y aumento.

| | | <i>epc</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|------|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 |
| F | 0.00 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 | 3.37 |
| | 0.10 | 0.83 | 0.92 | 1.02 | 1.13 | 1.25 | 1.38 | 1.52 | 1.68 | 1.86 | 2.03 | 2.20 | 2.35 | 2.49 | 2.63 | 2.75 | 2.87 | 2.97 | 3.06 | 3.15 | 3.22 | 3.27 | 3.32 | 3.35 |
| | 0.20 | 0.24 | 0.30 | 0.37 | 0.45 | 0.55 | 0.67 | 0.82 | 1.00 | 1.22 | 1.44 | 1.65 | 1.85 | 2.05 | 2.23 | 2.40 | 2.57 | 2.72 | 2.86 | 2.99 | 3.10 | 3.20 | 3.28 | 3.34 |
| | 0.30 | 0.08 | 0.11 | 0.15 | 0.20 | 0.27 | 0.37 | 0.49 | 0.67 | 0.90 | 1.14 | 1.37 | 1.59 | 1.80 | 2.00 | 2.19 | 2.38 | 2.56 | 2.72 | 2.88 | 3.02 | 3.14 | 3.24 | 3.32 |
| | 0.40 | 0.03 | 0.04 | 0.07 | 0.10 | 0.14 | 0.22 | 0.32 | 0.48 | 0.72 | 0.96 | 1.20 | 1.43 | 1.65 | 1.86 | 2.06 | 2.26 | 2.45 | 2.62 | 2.79 | 2.95 | 3.09 | 3.22 | 3.31 |
| | 0.50 | 0.01 | 0.02 | 0.03 | 0.05 | 0.08 | 0.13 | 0.22 | 0.37 | 0.60 | 0.85 | 1.09 | 1.33 | 1.55 | 1.77 | 1.97 | 2.17 | 2.37 | 2.55 | 2.73 | 2.90 | 3.05 | 3.19 | 3.30 |
| | 0.60 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.03 | 0.05 | 0.09 | 0.16 | 0.29 | 0.53 | 0.78 | 1.02 | 1.26 | 1.48 | 1.70 | 1.91 | 2.12 | 2.31 | 2.50 | 2.68 | 2.86 | 3.02 | 3.17 | 3.29 |
| | 0.70 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.03 | 0.06 | 0.12 | 0.23 | 0.47 | 0.72 | 0.97 | 1.21 | 1.44 | 1.66 | 1.87 | 2.07 | 2.27 | 2.46 | 2.65 | 2.83 | 3.00 | 3.15 | 3.28 |
| | 0.80 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.02 | 0.04 | 0.09 | 0.19 | 0.43 | 0.68 | 0.93 | 1.17 | 1.40 | 1.62 | 1.83 | 2.04 | 2.24 | 2.43 | 2.62 | 2.80 | 2.97 | 3.13 | 3.27 |
| | 0.90 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.03 | 0.07 | 0.16 | 0.40 | 0.65 | 0.90 | 1.14 | 1.37 | 1.59 | 1.81 | 2.01 | 2.22 | 2.41 | 2.60 | 2.78 | 2.96 | 3.12 | 3.27 |

Simulación del tiempo generacional (G) bajo distintos valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc) de *Rhinoptera steindachneri* en el golfo de California. La escala de colores va de valores altos a bajos.

| | | epc | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 |
| F | 0.00 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 | 13.93 |
| | 0.10 | 12.01 | 12.01 | 12.01 | 12.01 | 12.01 | 12.01 | 12.01 | 12.01 | 12.01 | 12.06 | 12.17 | 12.30 | 12.46 | 12.63 | 12.80 | 12.97 | 13.14 | 13.31 | 13.46 | 13.60 | 13.72 | 13.82 | 13.89 |
| | 0.20 | 10.56 | 10.56 | 10.56 | 10.56 | 10.56 | 10.56 | 10.56 | 10.56 | 10.56 | 10.68 | 10.88 | 11.13 | 11.40 | 11.69 | 11.99 | 12.28 | 12.56 | 12.84 | 13.10 | 13.33 | 13.55 | 13.72 | 13.85 |
| | 0.30 | 9.59 | 9.59 | 9.59 | 9.59 | 9.59 | 9.59 | 9.59 | 9.59 | 9.59 | 9.76 | 10.04 | 10.36 | 10.71 | 11.06 | 11.43 | 11.79 | 12.14 | 12.49 | 12.82 | 13.12 | 13.40 | 13.64 | 13.82 |
| | 0.40 | 8.95 | 8.95 | 8.95 | 8.95 | 8.95 | 8.95 | 8.95 | 8.95 | 8.95 | 9.18 | 9.50 | 9.86 | 10.25 | 10.65 | 11.05 | 11.45 | 11.85 | 12.23 | 12.60 | 12.96 | 13.28 | 13.57 | 13.79 |
| | 0.50 | 8.53 | 8.53 | 8.53 | 8.53 | 8.53 | 8.53 | 8.53 | 8.53 | 8.53 | 8.79 | 9.15 | 9.54 | 9.96 | 10.37 | 10.80 | 11.22 | 11.63 | 12.04 | 12.44 | 12.82 | 13.18 | 13.50 | 13.76 |
| | 0.60 | 8.24 | 8.24 | 8.24 | 8.24 | 8.24 | 8.24 | 8.24 | 8.24 | 8.24 | 8.53 | 8.91 | 9.32 | 9.75 | 10.18 | 10.62 | 11.05 | 11.48 | 11.90 | 12.32 | 12.72 | 13.10 | 13.45 | 13.74 |
| | 0.70 | 8.02 | 8.02 | 8.02 | 8.02 | 8.02 | 8.02 | 8.02 | 8.02 | 8.02 | 8.34 | 8.74 | 9.17 | 9.61 | 10.05 | 10.49 | 10.93 | 11.36 | 11.79 | 12.22 | 12.63 | 13.03 | 13.40 | 13.72 |
| | 0.80 | 7.86 | 7.86 | 7.86 | 7.86 | 7.86 | 7.86 | 7.86 | 7.86 | 7.86 | 8.20 | 8.62 | 9.06 | 9.50 | 9.95 | 10.39 | 10.83 | 11.27 | 11.71 | 12.14 | 12.56 | 12.97 | 13.36 | 13.70 |
| | 0.90 | 7.73 | 7.73 | 7.73 | 7.73 | 7.73 | 7.73 | 7.73 | 7.73 | 7.73 | 8.09 | 8.52 | 8.97 | 9.42 | 9.87 | 10.32 | 10.76 | 11.21 | 11.64 | 12.08 | 12.51 | 12.93 | 13.32 | 13.68 |

Simulación del tiempo de duplicidad poblacional (tx_2) bajo distintos valores de mortalidad por pesca (F) y edad de primera captura (epc) de *Rhinoptera steindachneri* en el golfo de California. La escala de colores va de valores altos a bajos.

| | | <i>epc</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------|------|------------|--------|-------|------|-------|-------|-------|----------|-------|--------|--------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | |
| <i>F</i> | 0.00 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.4 | |
| | 0.10 | -105.2 | -105.2 | 405.8 | 68.6 | 37.3 | 25.5 | 19.3 | 15.5 | 12.9 | 11.3 | 10.3 | 9.5 | 9.0 | 8.6 | 8.3 | 8.1 | 7.9 | 7.8 | 7.7 | 7.6 | 7.5 | 7.5 | 7.4 | |
| | 0.20 | -6.5 | -6.5 | -7.7 | -9.5 | -12.5 | -18.5 | -36.4 | -2,242.4 | 36.8 | 20.0 | 14.7 | 12.1 | 10.7 | 9.7 | 9.1 | 8.6 | 8.3 | 8.0 | 7.8 | 7.7 | 7.6 | 7.5 | 7.4 | |
| | 0.30 | -3.4 | -3.4 | -3.8 | -4.5 | -5.4 | -6.9 | -9.7 | -16.6 | -62.4 | 53.1 | 22.1 | 15.3 | 12.4 | 10.8 | 9.8 | 9.1 | 8.6 | 8.3 | 8.0 | 7.8 | 7.7 | 7.6 | 7.5 | 7.5 |
| | 0.40 | -2.3 | -2.3 | -2.5 | -2.9 | -3.5 | -4.3 | -5.7 | -8.7 | -18.9 | -161.1 | 36.1 | 19.0 | 14.0 | 11.7 | 10.3 | 9.4 | 8.9 | 8.4 | 8.1 | 7.9 | 7.7 | 7.6 | 7.5 | 7.5 |
| | 0.50 | -1.7 | -1.7 | -1.9 | -2.2 | -2.6 | -3.1 | -4.1 | -6.0 | -11.9 | -37.9 | 71.0 | 23.2 | 15.5 | 12.4 | 10.8 | 9.7 | 9.0 | 8.6 | 8.2 | 7.9 | 7.7 | 7.6 | 7.5 | 7.5 |
| | 0.60 | -1.4 | -1.4 | -1.5 | -1.7 | -2.0 | -2.5 | -3.2 | -4.7 | -9.0 | -23.4 | 300.2 | 28.1 | 17.0 | 13.1 | 11.1 | 10.0 | 9.2 | 8.7 | 8.3 | 8.0 | 7.8 | 7.6 | 7.5 | 7.5 |
| | 0.70 | -1.1 | -1.1 | -1.3 | -1.4 | -1.7 | -2.1 | -2.7 | -3.9 | -7.5 | -17.8 | -189.0 | 33.7 | 18.3 | 13.6 | 11.4 | 10.2 | 9.3 | 8.8 | 8.3 | 8.0 | 7.8 | 7.6 | 7.5 | 7.5 |
| | 0.80 | -1.0 | -1.0 | -1.1 | -1.2 | -1.4 | -1.8 | -2.3 | -3.4 | -6.5 | -14.8 | -81.2 | 40.2 | 19.5 | 14.1 | 11.7 | 10.3 | 9.4 | 8.8 | 8.4 | 8.1 | 7.8 | 7.6 | 7.5 | 7.5 |
| | 0.90 | -0.9 | -0.9 | -1.0 | -1.1 | -1.3 | -1.6 | -2.0 | -3.0 | -5.8 | 13.0 | -55.3 | 47.6 | 20.6 | 14.5 | 11.9 | 10.4 | 9.5 | 8.9 | 8.4 | 8.1 | 7.8 | 7.7 | 7.5 | 7.5 |

Anexo 10

```
Zcurve<-data.frame(age=0:19, ct=c(44,97, 158, 57, 54,50, 48, 46, 29, 32, 20, 30, 11, 5,4, 1, 1, 3 ,3, 2))
x11()
plot(log(ct)~age,data=Zcurve,xlab="Edad (años)", ylab="Log Captura", pch=19)

##### Método de regresión#####
tmp<-filter(Zcurve,age>0)%>%mutate(lnct=log(ct))
lm1<-lm(lnct~age,data=tmp)
coef(lm1)
tmp%<>%mutate(wts=predict(lm1))
lm2<-lm(lnct~age,data=tmp,weights = wts)
coef(lm2)
confint(lm2)
thcc<-catchCurve(ct~age,data=Zcurve, age2use=2:19,weighted=T)
cbind(summary(thcc),confint(thcc))
x11()
plot(thcc,pos.est="topright", xlab="Edad (años)", ylab= "Log de capturas", xlim=c(0,20))

#####Método de ChapmanRobson#####
thcr <- chapmanRobson(ct~age,data=Zcurve,ages2use=2:19)

cbind(summary(thcr),confint(thcr))
x11()
plot(thcr, xlab="Edad (años)", ylab= "Captura (No. de organismos)")
```

