

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**HISTORIA DE VIDA Y BIOLOGÍA PESQUERA DE LA RAYA, *Raja inornata* Jordan
y Gilbert 1881, DEL NORTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

JOSE LEONARDO CASTILLO GÉNIZ

Ensenada, Baja California, México, Noviembre del 2007.

TESIS DEFENDIDA POR
José Leonardo Castillo Géniz
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director del Comité

Dra. Sharon Z. Herzka Llona
Miembro del Comité

Dr. Gregor M. Cailliet
Miembro del Comité

Dr. Enric Cortés
Miembro del Comité

Dr. Luis E. Calderón Aguilera

*Coordinador del programa de
posgrado en Ecología Marina*

*Dr. David Hilario Covarrubias
Rosales*

*Encargado del Despacho de la
Dirección de Estudios de
Posgrado*

28 de Noviembre de 2007

RESUMEN de la tesis de **JOSÉ LEONARDO CASTILLO GÉNIZ**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** en Ecología Marina. Ensenada, Baja California, México. Noviembre de 2007.

HISTORIA DE VIDA Y BIOLOGÍA PESQUERA DE LA RAYA *Raja inornata* Jordan y Gilbert 1881, DEL NORTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO.

Resumen aprobado por.

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director de tesis

En el presente trabajo se presentan y discuten desde una perspectiva pesquera, los resultados sobre los principales parámetros biológicos que caracterizan la historia de vida de la raya de California, *Raja inornata*, especie que forma parte de un elenco de rayas de la familia Rajidae, que son explotadas de forma incidental en la pesca de arrastre de la merluza en la región del norte del Golfo de California. A partir de muestreos de tallas, pesos y sexos, y recolecta de material biológico reproductivo realizados a bordo de siete viajes de pesca comercial de arrastre entre febrero del 2003 y abril del 2004, se obtuvieron datos de un total de 596 rayas pertenecientes a 4 especies de Rájidos: 428 especímenes de *R. inornata* (251 hembras: 77-690 mm de longitud total, L_T , con una talla promedio de 520.49 ± 6.07 mm; y 177 machos: 228-585 mm L_T con un promedio de 474.1 ± 5.6 mm), 74 de *R. rhina* (39 hembras: 161-950mm L_T con un media de 700 ± 34.6 mm L_T ;y 35 machos: 256-800 mm L_T , con un promedio de 647.5 ± 27.8 mm L_T), 85 de *R. velezi* (42 hembras: 223-1,000 mm L_T , con un promedio de 761.48 ± 27.5 mm; y 33 machos:) y 9 de *R. cortezensis* (5 hembras: 267-425 mm, con un promedio de 359.4 ± 25.6 mm L_T ; y 4 machos: 256-395 mm L_T y una media de 354.5 ± 32.9 mm). Con base en el análisis de 24 variables morfométricas de 97 individuos de *R. inornata* (52 hembras, 226-690 mm L_T ; 45 machos, 227-525 mm), se determinó la presencia de un marcado dimorfismo sexual entre machos y hembras, encontrándose que 9 relaciones entre la L_T y las variables morfométricas fueron sexualmente dimórficas. Con el fin de identificar las características morfológicas externas que permiten la separación correcta de individuos de *R. inornata* y *R. cortezensis*, especies con una marcada similitud, se llevo a cabo un análisis de funciones discriminantes por pasos, que permitió separar tres grupos de rayas (hembras y machos de *R. inornata*, y machos de *R. cortezensis*). Las variables que mejor discriminaron entre especies y sexos fueron: longitud preorbital, longitud preoral, distancia entre la quinta abertura branquial, máxima distancia entre aletas pélvicas, y la distancia entre la cloaca y la punta de la aleta caudal. La examinación de las estructuras reproductivas en hembras de *R. inornata* (diámetro de glándulas nidamentarias, diámetro de folículos ováricos, ancho del útero y presencia de cápsulas ovígeras) y en machos (longitud del mixopterigio, longitud de testículos y de glándulas del mixopterigio), permitió estimar una talla de madurez sexual en

hembras de 500 mm L_T y en machos de 450 mm L_T . El 72.1% de las hembras analizadas fueron maduras y el 81.1% de los machos. Para *R. rhina* las hembras maduran entre los 820 y 825 mm L_T y los machos a los 700 mm L_T . Para *R. velezi* las hembras alcanzan su madurez a los 900 mm L_T y los machos, a los 650 mm L_T . Se sugiere que el periodo reproductivo en *R. inornata* comprende todo el año con un pico reproductivo en los meses de otoño (septiembre-noviembre). A partir de 104 vértebras de *R. inornata* (66 hembras: 255-670 mm de L_T y 38 machos: 256-585 mm) se calcularon los parámetros de las funciones de crecimiento de von Bertalanffy (*FCVB*), Gompertz y Logístico. Los parámetros de *FCVB* fueron: hembras: $L_\infty = 580.1$ mm, $k = 0.60/\text{año}$ y $t_0 = -0.86$; para los machos, $L_\infty = 537.9$ mm, $k = 0.59/\text{año}$ y $t_0 = -0.96$ y para los sexos agregados, $L_\infty = 567.2$ mm, $k = 0.57/\text{año}$ y $t_0 = -0.92$. La edad de primera madurez para las hembras de *R. inornata* se estimó en 2.9 años y 2.4 para los machos. Los parámetros biológicos estimados para *R. inornata* permiten caracterizarla como una especie de elevada productividad, por lo que es factible que su población dentro del Golfo de California pueda sostener una explotación pesquera moderada. Caso contrario *R. rhina* y *R. velezi*, que por ser especies de gran tamaño, y tallas de madurez superiores, pueden ser susceptibles a la pesca.

Palabras clave: *Raja inornata*, historia de vida, Golfo de California.

ABSTRACT of the thesis of **JOSÉ LEONARDO CASTILLO GÉNIZ** presented as partial requirement to obtain the degree **DOCTOR IN SCIENCE** in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México. November of 2007.

LIFE HISTORY AND FISHERY BIOLOGY OF THE CALIFORNIA SKATE, *Raja inornata* Jordan and Gilbert, 1881 FROM THE NORTHERN GULF OF CALIFORNIA, MEXICO.

Abstract approved by:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Thesis director

In order to assess its susceptibility to exploitation, the biological parameters that characterize the life history of the California skate, *Raja inornata*, were analyzed. *Raja inornata* is part of an assemblage of rajid skates that are exploited as by-catch in a hake trawl fishery in the northern region of the Gulf of California. Sampling was carried out onboard during 7 fishery commercial trips conducted during February 2003 to April 2004. Sizes, weights and sexes were obtained for 596 skates belonging to 4 rajid species : 428 *R. inornata* (251 females: 77-690 mm total length, T_L , with a mean size ($\pm$ SD) of 520.49 ± 6.07 mm; and 177 males: 228-585 mm T_L with an average size of 474.1 ± 5.6 mm), 74 *R. rhina* (39 females: 161-950 mm T_L with a mean of 700 ± 34.6 mm T_L ; and 35 males: 256-800 mm T_L , with an average size of 647.5 ± 27.8 mm T_L), 85 *R. velezi* (42 females: 223-1,000 mm T_L , mean size 761.48 ± 27.5 mm; and 33 males: 266-915 mm T_L , mean size 760.18 ± 27.5 mm T_L), and 9 *R. cortezensis* (5 females: 267-425 mm T_L mean size 359.4 ± 25.6 mm T_L ; and 4 males: 256-395 mm T_L , average size 354.5 ± 32.9 mm). Notably sexual dimorphism was determined in *R. inornata* as result of a morphological analysis on 24 morphological characteristics of 97 individuals (52 females, range 226-690 mm T_L ; 45 males, range 227-525 mm T_L), where 9 morphological variables were sexually dimorphic. In order to find external morphological characters to distinguish *R. inornata* from a morphologically similar species, *R. cortezensis*, a stepwise discriminate function was conducted, resulting in the separation of three groups of skates (females and males of *R. inornata*, and males of *R. cortezensis*). The variables that best discriminated between species and sexes were preorbital length, preoral length, distance between fifth gill openings, maximum distance between pelvic fins, and distance from cloaca to anterior caudal fin. Through an examination of the reproductive structures in female (diameter of shell glands, diameter of ovarian follicles, uterus width and the presence of egg capsules) and male (clasper, testicles and clasper gland lengths) *R. inornata*, size at 50%(? – I assume?) maturity was determined to be 500 mm T_L for females, and 450 mm T_L for males. Most of the females (72.1%) and males (81.1%) sampled were mature. In *R. rhina* females matured between 820 and 825 mm T_L and males at 700 mm T_L . In *R. velezi*, female size at

maturity was estimated at 900 mm T_L and at 650 mm T_L for males. The reproductive cycle of *R. inornata* is considered annual with a reproductive peak in fall (September-November). From 104 vertebrae of *R. inornata* (66 females, range 255-555 mm T_L ; and 45 males, 227-525 mm T_L) the growth parameters of the von Bertalanffy (*VBGF*), Gompertz and Logistic growth functions were estimated. *VBGF* parameters were: for females $L_\infty = 580.1$ mm, $k = 0.60/\text{yr}$ and $t_0 = -0.86$; males, $L_\infty = 537.9$ mm, $k = 0.59/\text{yr}$ and $t_0 = -0.96$ and for combined sexes, $L_\infty = 567.2$ mm, $k = 0.57/\text{yr}$ and $t_0 = -0.92$. The oldest age estimates obtained for the California skate were 9 years for females, and 7 years for males. The age at first maturity in *R. inornata* females was estimated to be 2.9 yr and at 2.4 yr for males. *R. inornata* is characterized as a high biological productive species, considering the biological parameters determined from this study, and its population in the Gulf of California could probably sustain moderate fishery exploitation. However, *R. rhina* and *R. velezi* may be susceptible to fishery exploitation because of their larger maximum sizes and larger lengths at maturity.

Key words: *Raja inornata*, life history, Gulf of California.

AGRADECIMIENTOS

Primero mi reconocimiento y agradecimiento a las instituciones que hicieron posible la aventura del doctorado en Ensenada: al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de tres años y medio que me permitió la realización del mismo en el destacadísimo Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada. Al Instituto Nacional de la Pesca, ahora INAPESCA, por la beca laboral de cuatro años que me brindó la posibilidad de dedicarme de tiempo completo a concluir la última etapa de mi formación académica formal.

Los recursos económicos que permitieron la realización del presente estudio se obtuvieron de los proyectos: “Historias de vida, pesca y conservación de los elasmobranquios que habitan la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado”, SEMARNAT 2002 CO1-1129, y “Fisheries Biology of Elasmobranchs from the Upper Gulf of California”, UC MEXUS-CONACYT-CICESE y del presupuesto interno del Laboratorio de Ecología Pesquera del CICESE.

El cruce de caminos con numerosas personas en diferentes momentos y circunstancias hicieron posible la materialización de este anhelo tan largamente acariciado. Debo de agradecer infinitamente a quién fue la primera persona en la que hizo eco mi interés por embarcarme en semejante aventura, el Dr. Oscar Sosa Nishizaki, quién generosamente aceptó recibirme en su renombrado laboratorio de ecología pesquera. Gracias Oscar por compartir esta aventura conmigo, fue como un viaje en la montaña rusa, con sus subidas y bajadas, pero sin duda fue un viaje productivo e inolvidable para tu servidor. Estoy en deuda contigo.

Debo destacar y agradecer a dos personalidades fuera de serie que aceptaron ser parte de mi comité de tesis, el Dr. Gregor Cailliet y el Dr. Enric Cortés, ambos primerísimas figuras en la investigación de los elasmobranquios a nivel mundial. Greg, primero debo agradecerte tu recomendación de desarrollar mi proyecto de tesis en un territorio nuevo y desconocido para mi, los batoideos y segundo, por tu calidad científica, confianza, paciencia y amistad. No fue fácil olvidarme de los tiburones por 6 años, pero las rayas me brindaron un nuevo reto que me exigió hasta el último día de este viaje.

Enric quién lo dijera, de Yalahau a Ensenada, han pasado más de 12 años. Estoy en deuda contigo, se que abuse de nuestra amistad para que me acompañaras en este compromiso. Caray como aprendí de ti en tan poco tiempo, gracias por orientarme y corregirme.

Mención especial merece una de mis mejores profesoras del CICESE, la Dra. Sharon Herzka, quién amablemente acepto ser parte de mi comité. Sharon, muchas gracias por tus enseñanzas, de verdad hicieron la diferencia, y estoy consciente de seguir dándole batalla a mi verbosidad. Gracias por la revisión exhaustiva del monstruo (la tesis).

Aunque el orden de las personas que mencionare a continuación no conlleva una jerarquización preconcebida o sea el resultado de mis afinidades personales, si debo separar del grupo, aquellas que hicieron posible la realización de este proyecto en términos del material biológico que se analizó. Me refiero a la tripulación del barco pesquero “ESCAMA VI” de la empresa “PESQUERA MEXICO” del GRUPO MOON”. Primero voy a referirme a la persona que hizo posible todo esto, a quién por los azares del destino en febrero del 2003 nos llevo del CETMAR de Puerto Peñasco al “ESCAMA VI”, ni más ni menos, el Cap. Salvador Jáuregui, quién además nos presento al Contador Alberto

Rocha, gerente de la planta pesquera de dicha empresa en Puerto Peñasco. Fue precisamente el C.P. Rocha quién nos dio la autorización de podernos embarcar para realizar muestreos de elasmobranquios. Salvador gracias por tu enorme visión, sapiencia y sobre todo calidad humana. Claro, no olvido tus atenciones cuando aprendí el lado doloroso de estudiar a las rayas con agujones, cortesía del Chucky. Como tu bien dijiste en su momento, pase la prueba del marinero rudo, claro, me acabe toda la dotación de penicilina del barco. Esos días en el “ESCAMA VI” ayudaron a cambiar mis percepciones sobre el trabajo en los barcos pesqueros y a reconocer el enorme sacrificio y esfuerzo de esos hombres para ganarse la vida. Infinitas gracias al “Califa”, “Chinolas”, “El Camaney”, “Taro”, “El Chucky”, “Tano”, “Niño”, “El Gandalla”, “El Gali”, “El Jarocho”, “El Colofox”, “El Menonita”, “El Pariente”, “Felipón”, “El Six”, “El Quiri”, “El Osoni”, “Manuelón”, “Cuchipín”, “Manotas” y a Chavita Jr. por ser mi aprendiz de biólogo.

Hubo dos personas qué fueron fundamentales para que yo pudiera llegar a la cita final, y quienes me acompañaron a lo largo del proceso doloroso y extenuante de la elaboración de la tesis, Joe Bizarro (Rajaman) y Wade Smith. Decir que gracias a ustedes lo logre, es poco, no hay palabras para poder describir mi agradecimiento por lo que ustedes hicieron por mi. Fueron mis “shamanes” en la ciencia de los batoideos: métodos, artículos, opiniones, recomendaciones, revisiones, en fin, no hubo tema o asunto relacionado con mi tesis en el cual no haya recurrido a ustedes. Y siempre con el ánimo de ayudar. Hermanos, gracias!!!!.

Por supuesto un enorme sentimiento de gratitud para Hajime Ishihara, destacadísimo experto en rayas del Japón y de todo el mundo, que gracias a las gestiones personales de Oscar fue posible que se desviará de su viaje familiar a Los Angeles, para venir a Ensenada solo para resolver mis dudas sobre morfología y taxonomía en Rájidos.

A mi entrañable amigo, Arturo Ocampo, que de ser mi tesista en la heroica FAC de la UNAM, paso a ser mi compañero en numerosas aventuras tiburonerías. Los tiburones solo fueron el pretexto y el vehículo para forjar nuestra amistad, se te agradece por estar ahí siempre que lo ocupe. Te doy las gracias a ti y a Alona por haberme facilitado la llegada a Ensenada, de verdad no extrañe al D.F. gracias a ustedes (departamento hasta con teléfono me consiguieron!!!!). Ni que decir de nuestra aventura en Moscú y en Sebastopol, anécdotas para toda la vida.

Como no voy a dedicarle este modesto esfuerzo y darle las gracias a mi mejor amiga Sandra Soriano, nuestra amistad ha sido una de las mayores satisfacciones de trabajar en el INP. Sandrita has sido ejemplo de trabajo y tenacidad, gracias por finiquitar mis pendientes y hacerte cargo del changarro en Chiapas, pero sobre todo, por tu lealtad a prueba de balas.

A mi querido amigo y colega Fernando Márquez, compañero y cómplice del sueño tiburonero dentro del INP. No cabe duda que la Maestra Conchita supo lidiar con nosotros y nos forjo con su ejemplo y mira en donde andamos. No me equivoque contigo, todos ganamos con tu llegada al Instituto. Gracias por sacarme de la banca, ya me estaba entumiendo.

Espacio a parte merecen mis compañeros del laboratorio de ecología pesquera del CICESE, mi familia durante varios años. Carmen Rodríguez, la jefa. Sin tu apoyo en el lab simplemente no hubiera sido factible sacar esto. Gracias de corazón. Agradecido de

compartir mi tiempo y espacio con mi amigo y colega Juan Carlos Pérez. Que bueno que me hiciste caso en Mazatlán, eres valiosísimo para este país, mis respetos y admiración. Dejaste de ser una promesa y te convertiste en una realidad. Gracias por colaborar en los muestreos.

Chinito (Iván Loeza), hijastro, que paro me hiciste con los estómagos, agradecido de verdad y solo espero la oportunidad de ser recíproco. Ya vez, tu tienes lo necesario, solo es cuestión de que tu mismo te des cuenta. Ponchito (Alfonso Medellín) mis respetos, “al César lo que es del César”, eres brillante, y tienes un futuro de poca. Gracias por las asesorías sobre el mentado ARSS, finalmente lo domine, pero tú diste la pauta. Ya ven Harry, Chinito y Ponchito (la guera Medellín), no paso nada en aquellos largos recorridos por las carreteras de BC y Sonora, esa famita de conductor cafre era injusta, siempre llegamos completitos.

En la talacha del laboratorio se sumaron al jale Carmen Rodríguez (disecciones) Anabel Quintero (vértebras), Omar Santa (disecciones y vértebras), Nadia Olivares (dientes), Santa Rodríguez (vértebras) y Yolene Osasuna (gónadas). Arturo y Guillermo Ortuño muchas gracias por el apoyo con los mapas en surfer, les quedaron de pelos. Agradecimiento muy personal para Lucía Beltrán por tu apoyo con la elaboración de las tablas empleadas en la presentación.

Eva Coteró muchas gracias por procesar algunas laminas histológicas que me dio la tranquilidad de que el material biológico colectado para fines reproductivos sigue integro y en espera de ser procesado histológicamente a la brevedad.

Por supuesto mi reiterada gratitud para Kena, Ely, Jenny, Karina, Fausto, Julio, Mario, Erick y Micks, que de una u otra manera contribuyeron en mi trabajo en el laboratorio, opinando, ayudando, preguntando, proveyendo, criticando o simplemente generando un ambiente de cordialidad.

Sacar el primer artículo de la tesis fue demandante, me llevo casi dos años concretarlo, el tema de la morfología, taxonomía y dimorfismo sexual en estas especies fue difícil de digerir. Pero mucha gente se dio su tiempo para ayudarme a sacarlo. Joe Bizarro y Wade Smith, quienes lo revisaron de pies a cabeza e hicieron posible que al final, el artículo alcanzará una calidad sumamente decente, claro, luego se arrepintieron de haberme recomendado *Zootaxa* para su publicación. Debo expresar mi gratitud a quién me corrigió el primer borrador en inglés, Ann Grant, quién ha sido literalmente un ángel para mis trabajos en inglés y para muchos de mis colegas. Fue un enorme acierto invitarla al CICESE para brindar su curso de redacción de artículos científicos en inglés. Luego vinieron atinadísimos comentarios por parte de Enric Cortés, Gustavo Chiaramonte, y Ana María Escofet. Por supuesto no puedo dejar de mencionar al Dr. Axayacalt Rocha de CICESE, quién gracias a sus pertinentes críticas al trabajo sobre morfología, me obligó a mejorarlo, lo cual me llevo hasta las colecciones de peces y de vertebrados marinos del Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, y de SCRIPPS, respectivamente. Ahí los curadores Jeff Siegel (LACM) y H. W. Walker (SIO) nos atendieron como pocos. En la talacha de laboratorio nos apoyaron Carmen, Ponchito, Iván, Nadia, Anabel y Santa. Gracias chavos por la solidaridad. Venga un reconocimiento a mi colega del CRIP de Ensenada Héctor Valles por las fotos de los dientes del artículo.

Dos personitas contribuyeron a darme ánimos y porras durante el doctorado, mis compañeras de clase, Paloma y la cachita Bere, su amistad fue un regalo inesperado e inmerecido. Solo les deseo éxito en sus vidas. Paloma, bien lo dijiste alguna vez, orgullosos de ser ex-alumnos de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Debo expresar mi sincera gratitud por la gente del INP que me apoyo en diferentes momentos del doctorado, al Dr. Guillermo Compeán por su autorización para la beca laboral y el cambio de adscripción, con todos los apoyos inherentes. Al Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata, Director en Jefe del INAPESCA, por su valioso apoyo en la etapa final del compromiso académico, y por tener la visión de reunir nuevamente al grupo de tiburoneros del INAPESCA. Agradecer a Luís Beléndez Moreno por su amistad y por las facilidades de seguir contando con el apoyo para poder seguir asistiendo al CICESE por algunos meses adicionales. Gracias igualmente por autorizar mi modesto proyecto sobre tiburones y rayas en la costa occidental de B. C. A los M. en C. Julián Guardado Puentes y Dra. Silvia Margarita Ortiz Garayzar, por brindarme la flexibilidad laboral necesaria para poder concluir con este compromiso. A los criptonianos Julio, Panchuy, Miguel Ángel, Horacio, David, Eduardo, Michel, Memo, Alfredo, y Mario por hacerme la convivencia más fácil en el CRIP.

También deseo agradecer a mis colegas del Programa Nacional de Tiburón y Picudos del INAPESCA por reiterar su confianza y apoyo en los trabajos que se nos asignó al inicio de este año: Gracias Fernando, Sandra, los dos David (Corro y De Anda), Donaldo, Heriberto, Norberto, Jorge, Lety, y Abdón.

A mis excelentes profesores del CICESE, Oscar Sosa, Saúl Álvarez, Elena Solana, Ana María Escofet, Sharon Herzka, Vicente Ferreira y Luís Calderón.

A Lupita Morales y demás señoras lindas de la Biblioteca del CICESE (De mis lugares preferidos de CICESE), gracias por todo el apoyo que me brindaron durante los 6 años que duro la aventura.

Agradezco sinceramente a Lina Zúñiga el valioso apoyo secretarial en la etapa final de la tesis.

Va mi gratitud a los miembros del CPP de Ecología del CICESE, que tuvieron la sensibilidad y calidad humana para permitirme concluir con esta aventura, estos seis últimos meses fueron los más intensos de mi vida, pero definitivamente valieron la pena.

Colegas que se compartieron con artículos esenciales para la realización de este estudio: David Ebert, María Cristina Oddone, James Sulikowski, Michael Gallagher, Victor Godínez y otros más que se me escapan de la memoria.

DEDICATORIA

Le dedico este modesto esfuerzo a mi Señor Padre, Juan José, por brindarme una vida y una educación privilegiada. Aunque me la pones muy difícil, espero algún día poder estar a la altura de tu ejemplo. Lo que soy es gracias a ti, siempre te estaré agradecido.

Este trabajo le pertenece a la persona que más fe tiene en mi persona, a mi Sra. Madre, Yolanda. Me obligaste a sacar fuerzas de no se donde cuando empecé a flaquear, tu fuiste la luz que me permitió llegar al final del túnel. Esto es para ti Madre Mía.

El resultado final de esta maravillosa aventura se la dedico con todo mi amor a mis dos hermosas hijas, Lya Janelle y Aileen Mariana, que a pesar del tiempo y la distancia siempre me acompañaron en este camino. Si alguien debe de estar orgulloso, ese soy yo, por las maravillosas hijas que tengo.

A mi hermana Ana Yolanda le dedico de manera muy especial este fruto de mi trabajo, pues fuiste tu Bebita, quién con tu amor y coraje trajiste de vuelta a mi padre de entre los muertos, lo cual me ha permitido seguirlo disfrutando y poderle entregar estas cuentas. Gracias hermana mía.

A mi hermana Ileana Marcela, por su perseverancia y tenacidad, eres ejemplo de superación.

Al resto de mi familia que extraño enormidades, mi abuelita Dolores, mis tremendos Tíos y Tías, Daniel, Tato, Meche, Amanda, Olivia, Humberto y Petus. A mis queridos primos hermanos Juan Carlos, Misael, Fabián, Iván, Pavel, Lolita, Itzayana, Citlatzin, y Kiki y al carismático Pipo. No se me escapan mis sobrinos Ulises, Edgar y Berenice, gracias.

Desde hace años me he aferrado a la noción o creencia de que la vida siempre da segundas oportunidades a las personas, para corregir o rectificar los caminos andados. Dejar lo hecho atrás e iniciar una nueva etapa de mi vida, fue lo que me movió a Ensenada, fue una apuesta riesgosa, puesto que en el D.F. viví hasta los 38 años. Pero se dieron las condiciones y los ánimos y me lance a esta pequeña ciudad. Resulto ser una apuesta ganadora en todos los sentidos. Empecé de cero, pero me tope con una oportunidad maravillosa que poco a poco se ha ido materializando. Por tal motivo deseo finalmente dedicar de manera muy personal y muy íntima todo lo que ha representado esta experiencia de estar aquí en Ensenada, todo lo aprendido, todo lo vivido, todo lo alcanzado, y todo lo madurado, a una persona que es única para mí y que representa todos mis anhelos, este esfuerzo te lo dedico a ti, Lucía.

Y claro, este sentimiento es extensivo a mi nueva familia, Ale, Tato y Carlitos. Gracias por abrirme las puertas de sus corazones, me siento halagado y agradecido.

CONTENIDO

	Página
I. CAPITULO I.....	1
I.1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
I.1.1. Justificación del trabajo.....	1
I.1.2. Estructura de la tesis.....	3
I.1.3. Distribución geográfica, taxonomía y sistemática de los Rájidos.....	4
I.1.4. <i>Raja inornata</i> Jordan y Gilbert, 1881.....	6
I.1.4.1. Clasificación taxonómica.....	6
I.1.4.2. Descripción de la especie según Garman (1913).....	7
I.1.5. Las pesquerías de rayas espinosas (Rajiformes) y su problemática...	8
I.1.6. Las pesquerías de rayas del Golfo de California.....	11
I.1.7. El Golfo de California.....	13
I.1.7.1. Oceanografía.....	13
I.1.7.2. Fertilización y producción primaria.....	19
I.1.7.3. Diversidad biológica.....	20
I.1.7.4. Pesquerías.....	21
.....	21
II. CAPITULO II: Variación morfológica y dimorfismo sexual en la raya de California, <i>Raja inornata</i>, Jordan y Gilbert, 1881 del Golfo de California, México.....	24
II.1. INTRODUCCIÓN.....	24
II.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	27
II.2.1. Colecta de muestras.....	27
II.2.2. Análisis de datos.....	28
II.2.2.1. Alometría.....	28
II.2.2.2. Dimorfismo sexual.....	30
II.2.2.3. Conteos merísticos.....	30
II.2.2.4. Comparación entre <i>R. inornata</i> y <i>R. cortezensis</i>	31
II.3. RESULTADOS.....	33
II.3.1. Morfometría.....	33
II.3.2. Alometría.....	33
II.3.3. Dimorfismo sexual.....	33
II.3.4. Conteos merísticos.....	34
II.3.5. <i>R. inornata</i> versus <i>R. cortezensis</i>	38
II.4. DISCUSIÓN.....	42
II.4.1. Datos morfométricos.....	42
II.4.2. Alometría.....	43
II.4.3. Dimorfismo sexual.....	44
II.4.4. Registros merísticos.....	46

CONTENIDO (continuación)

	Página
II.4.5. <i>R. inornata</i> versus <i>R. cortezensis</i>	47
II.4.6. Material examinado.....	50
III. CAPITULO III: Biología reproductiva de la raya de California, <i>Raja inornata</i> (Jordan y Gilbert, 1881), con notas sobre la reproducción de la raya hocicona, <i>Raja rhina</i> (Jordan y Gilbert, 1880) y la raya chillona, <i>Raja velezi</i> (Chirichigno, 1973) que habitan las aguas del norte del Golfo de California...	51
III.1. INTRODUCCIÓN.....	51
III.1.1. Biología reproductiva de los elasmobranquios.....	51
III.1.2. Modos reproductivos en los elasmobranquios.....	52
III.1.2.1. Oviparidad.....	52
III.1.2.2. Viviparidad.....	54
III.1.3. Ciclos reproductivos en los elasmobranquios.....	55
III.1.4. Comportamiento reproductivo en los elasmobranquios.....	57
III.1.5. Importancia de la reproducción en la evaluación de las poblaciones de elasmobranquios.....	59
III.1.6. Las pesquerías demersales de Rájidos.....	62
III.1.7. hipótesis de trabajo.....	64
III.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	65
III.2.1. Colecta de muestras.....	65
III.2.2. Evaluación del estado reproductivo de las rayas.....	66
III.2.3. Determinación de la talla de primera madurez.....	68
III.2.4. Índices gonadosomático y hepatosomático.....	69
III.2.5. Relación entre la profundidad de captura y el estadio de madurez.....	70
III.3. RESULTADOS.....	72
III.3.1. Biología reproductiva de <i>Raja inornata</i>	72
III.3.1.1. Relaciones talla-peso.....	72
III.3.1.2. Razón sexual.....	73
III.3.1.3. Madurez sexual en machos de <i>R. inornata</i>	74
III.3.1.3.1. Talla del 50% de madurez en machos.....	78
III.3.1.4. Índices gonadosomático y hepatosomático en machos....	79
III.3.1.5. Relación entre la profundidad de captura y el estadio de madurez en machos.....	80
III.3.1.6. Madurez sexual en hembras de <i>R. inornata</i>	81
III.3.1.7. Fecundidad relativa.....	90
III.3.1.8. Hembras con cápsulas ovígeras.....	93
III.3.1.9. Índices gonadosomático y hepatosomático en hembras....	96
III.3.1.10. Talla del 50% de madurez en hembras.....	98
III.3.1.5. Relación entre la profundidad de captura y el estadio de madurez en hembras.....	98
III.3.2. Notas sobre la reproducción de la raya hocicona <i>Raja rhina</i>	100

CONTENIDO (continuación)

	Página
III.3.2.1. Relaciones talla-peso.....	100
III.3.2.2. Aspectos reproductivos en los machos de <i>R. rhina</i>	100
III.3.2.3. Aspectos reproductivos en las hembras de <i>R. rhina</i>	106
III.3.3. Notas sobre la reproducción de la raya chillona <i>Raja velezi</i>	109
III.3.3.1. Relaciones talla-peso.....	109
III.3.3.2. Aspectos reproductivos en los machos de <i>R. velezi</i>	109
III.3.3.3. Aspectos reproductivos en las hembras de <i>R. velezi</i>	113
III.4. DISCUSIÓN	117
III.4.1. <i>Raja inornata</i>	117
III.4.1.1. Razón sexual y relación peso-talla.....	117
III.4.1.2. Madurez sexual.....	119
III.4.1.3. Índices gonadosomático y hepatosomático.....	121
III.4.1.4. Relación folículos ováricos-longitud total (fecundidad)....	124
III.4.1.5. Distribución batimétrica.....	125
III.4.1.6. Ciclo reproductivo.....	126
III.4.2. <i>Raja rhina</i> y <i>R. velezi</i>	127
III.4.2.1. Relaciones talla-peso.....	127
III.4.2.2. Madurez sexual.....	132
III.4.2.3. Relación entre la profundidad de captura y la condición reproductiva.....	134
III.4.3. Impacto de la captura incidental en <i>Raja inornata</i> , <i>R. rhina</i> y <i>R. velezi</i>	135
IV. CAPITULO IV: Edad y crecimiento de la raya de California, <i>Raja inornata</i> (Jordan y Gilbert, 1881), que habita en el norte del Golfo de California	138
IV.1. INTRODUCCIÓN	138
IV.1.1. La importancia de los estudios de edad y crecimiento en los elasmobranquios.....	138
IV.1.2. Métodos para la determinación de la edad en los elasmobranquios.....	140
IV.1.3. hipótesis de trabajo.....	142
IV.2. MATERIAL Y MÉTODOS	144
IV.2.1. Colecta de muestras.....	144
IV.2.2. Limpieza, cortado, tinción y montado de vértebras.....	145
IV.2.3. Determinación de la edad.....	147
IV.2.4. Protocolo de edad.....	148
IV.2.5. Correspondencia de lecturas, precisión y sesgos.....	149
IV.2.5.1. Pruebas estadísticas para comparar los conteos pares en lectores.....	149
IV.2.5.2. Error promedio porcentual (<i>APE</i>).....	150

CONTENIDO (continuación)

	Página
IV.2.5.3. Coeficiente de variación (CV) e índice de precisión (D)...	151
.....	
IV.2.5.4. Porcentaje de acuerdo.....	152
IV.2.6. Análisis del borde del centro vertebral.....	153
IV.2.7. Modelos de crecimiento.....	154
IV.2.7.1. Función de crecimiento de von Bertalanffy.....	154
IV.2.7.2. Función de crecimiento de von Bertalanffy incorporando la talla de nacimiento.....	156
IV.2.7.3. Modelo de Gompertz.....	157
IV.2.7.4. Modelo Logístico.....	158
IV.2.7.5. Comparación de curvas de crecimiento entre sexos.....	158
IV.3. RESULTADOS	160
IV.3.1. Mediciones morfométricas.....	160
IV.3.2. Análisis vertebrales.....	160
IV.3.2.1. Correspondencia y precisión en las lecturas.....	160
IV.3.2.1.1. Análisis estadísticos sobre la consistencia de las lecturas.....	162
IV.3.2.1.2. Índices de precisión de lecturas.....	163
IV.3.2.2. Análisis del incremento marginal.....	165
IV.3.2.3. Modelos de crecimiento.....	174
IV.4. DISCUSIÓN	181
IV.4.1. Procesamiento de las muestras vertebrales.....	181
IV.4.2. Análisis vertebrales.....	178
IV.4.2.1. Medidas de precisión.....	184
IV.4.2.2. Análisis del incremento marginal.....	188
IV.4.2.3. Parámetros de crecimiento.....	192
V. DISCUSIÓN GENERAL	201
VI. CONCLUSIONES	212
VI. LITERATURA CITADA	215

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Producción por mes de Rájidos del barco arrastrero “Escama VI” durante el periodo enero del 2000 – diciembre del 2001. Fuente: Reporte de producción y ventas, “Expromar Moon S.A. de C.V.”, Puerto Peñasco, Sonora.....	2
2	Ubicación geográfica y batimetría del Golfo de California. (Modificado de Lluch-Cota, <i>et al.</i> , 2007.....	13
3	Temperatura promedio superficial del mar del Golfo de California, para enero (a) y agosto (b) calculadas a partir de imágenes mensuales compuestas de sensores AVHRR para el periodo 1998-2004, proporcionadas por la Estación Oceanográfica Satelital del CICESE-BCS; y concentración de pigmentos (c y d) derivados de imágenes del color SeaWiFS para el periodo 1997-2004. (Modificado de Lluch-Cota, <i>et al.</i> , 2007)...	18
4	Mediciones morfométricas de <i>R. inornata</i> y <i>R. cortezensis</i> . (A) Vista dorsal, (B) Vista ventral (consultar tabla 1 para definiciones).....	29
5	Relaciones morfométricas dimórficas de <i>R. inornata</i> ; (□) machos, (●) hembras.....	36
6	Relación entre el número de aguijones y la longitud total de <i>R. inornata</i> ; A) Relación entre aguijones orbitales (A_O) y L_T ; $A_O=0.01 L_T+3.75$; $r^2=0.16$; $A_O=0.02 L_T+1.31$; $r^2=0.16$; B) Relación entre el número de aguijones medio dorsales (A_{MD}) y la longitud total. (□) Machos $A_{MD}=0.01 L_T+3.75$; $r^2=0.16$; (●) hembras, $A_{MD}=0.02 L_T+1.31$; $r^2=0.16$	39
7	Fotografías de dientes de la mandíbula superior de juveniles y adultos (dientes sinfisales) de <i>Raja inornata</i> : A) hembra madura, 570 mm L_T ; B) hembra juvenil, 262 mm L_T ; C) machos maduro, 500 L_T ; D) macho juvenil, 262 mm L_T (fotografías 25 X).....	40
8	Gráfica bidimensional (bi-plot) de los valores canónicos para los Factores 1 y 2 del análisis discriminante para hembras y machos de <i>R. inornata</i> y machos de <i>R. cortezensis</i> . Análisis discriminante realizado sobre 12 caracteres morfométricos; <i>R. inornata</i> -machos (+), <i>R. inornata</i> -hembras (□) y <i>R. cortezensis</i> -machos (●).....	41

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
9	Distribución espacial de los lances de pesca en los cuales se capturaron los individuos de <i>Raja inornata</i> en la región del Norte del Golfo de California, durante el periodo marzo 2003–abril 2004. Las líneas continuas azules representan las isóbatas, mientras que los números indican la profundidad en m.....	67
10	Aparato reproductor del macho de <i>R. inornata</i> : MX= mixopterigio; GC= glándula del cláster; CLO= cloaca; AP= aleta pélvica; I). Macho inmaduro de 244 mm L_T ; II). Macho maduro de 505 mm L_T	71
11	Aparato reproductor de hembra de <i>R. inornata</i> : OV= ovario; GN= glándula nidamentaria; U= útero; CA= cápsula de embrión; V= reserva de vitelo del embrión. I). Hembra inmadura de 464 mm L_T ; II). Hembra madura de 555 mm L_T	71
12	Frecuencia de tallas por sexo de <i>Raja inornata</i> examinados para describir su reproducción en el norte del Golfo de California....	73
13	Relación entre el peso corporal (P) y la longitud total (L_T) de <i>Raja inornata</i> . (A) Hembras; (B) machos; y (C) sexos agrupados (hembras ●; machos □).....	75
14	Relación entre la longitud total y el mixopterigio de los machos de <i>R. inornata</i> ; A) relación entre el tamaño del mixopterigio y la L_T , $L_{MX} = 3 \times 10^{-6} * L_T^{2.80}$, $r^2 = 0.93$; B) relación entre el tamaño del mixopterigio expresado en porcentaje de la L_T , y L_T , C) Relación entre la longitud promedio de los testículos y L_T ; $L_{TEST} = 2 \times 10^{-5} * L_T^{2.40}$, $r^2 = 0.85$. Inmaduros (-), maduros (●).....	77
15	Relación entre el tamaño de las glándulas del claspers y la L_T en los machos examinados de <i>Raja inornata</i> ($L_{GC} = 5 \times 10^{-7} * L_T^{2.92}$, $r^2 = 0.88$).....	78
16	Porcentaje de madurez por talla para machos (○) y hembras (●) de <i>R. inornata</i>	79
17	Relación entre el índice gonadosomático (I_{GS}) y la talla en <i>Raja inornata</i> . A) Machos, $I_{GS} = 8 \times 10^{-9} * L_T^{3.02}$, $r^2 = 0.67$; B) Hembras, $I_{GS} = 1 \times 10^{-15} * L_T^{5.59}$, $r^2 = 0.63$. Individuos inmaduros (-), y maduros (○) y hembras con capsulas en su interior (●).....	82

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
18	A) Relación entre el peso del hígado (H_p) con la talla de los machos de <i>R. inornata</i> ($H_p = 3 \times 10^{-8} * L_T^{3.37}$, $r^2 = 0.92$; B) Relación entre el I_{HS} y la L_T en machos. Individuos inmaduros (-), y maduros (●).....	83
19	Comportamiento estacional del I_G y el I_H en hembras y machos de <i>R. inornata</i> . Hembras (●) y machos (□).	84
20	Distribución batimétrica de las capturas de machos de <i>Raja inornata</i> en el norte del Golfo de California durante el periodo marzo 2003–abril 2004). Individuos inmaduros (-), maduros (●).....	85
21	Análisis de la distribución batimétrica de las capturas de machos inmaduros y maduros de <i>R. inornata</i> . Se muestran los intervalos de profundidad de las capturas de machos inmaduros y maduros. Las barras verticales en ambas gráficas representan el intervalo de confianza de los datos al 95%.....	86
22	Relación entre el tamaño de la glándula nidamentaria y la longitud total de las hembras de <i>Raja inornata</i> . Hembras inmaduras (-), maduras (○), hembras con cápsulas (●) y hembras en reposo (◇). $GN_D = 2 \times 10^{-7} * L_T^{2.99}$, $r^2 = 0.82$	87
23	Relación entre el tamaño de las estructuras reproductivas y la longitud total en las hembras de <i>Raja inornata</i> . A) Relación entre el diámetro del folículo ovárico más grande (F_{MAX}); B) Cambios en el ancho del útero izquierdo comparado con la L_T . $U_A = 2 \times 10^{-7} * L_T^{2.85}$, $r^2 = 0.66$. Hembras inmaduras (-), maduras (○) y hembras con cápsulas ovígeras (●).....	88
24	Estacionalidad de los parámetros reproductivos de las hembras de <i>R. inornata</i> ; A) Promedio mensual del ancho de las glándulas nidamentarias durante el periodo febrero 2003–abril 2004; B) Promedio mensual de los folículos ováricos más grandes (F_{MAX}) durante el mismo periodo. Las líneas verticales representan el error estándar del promedio.....	89

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
25	Variación por día (Día Juliano) del diámetro del folículo más grande observado en los ovarios de hembras de <i>R. inornata</i> durante el periodo febrero 2003-julio 2004.....	90
26	Relación entre el número de folículos ováricos más grandes y L_T de hembras de <i>R. inornata</i> . A) Relación entre F_{MAX} y L_T de hembras inmaduras y maduras (Hembras inmaduras (-), maduras maduras ($\circ$), y hembras con cápsulas ($\bullet$); B) relación entre hembras maduras y L_T . $F_{MAX} = -10.0 + L_T (0.003)$, $r^2 = 0.10$; C) Ajuste lineal para los promedios del número de los folículos grandes por intervalos de clases de tallas de hembras maduras. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza al 95% de la línea de regresión, mientras que las líneas no continuas representan los intervalos de predicción al 95%.....	91
27	Frecuencia de tallas de las hembras de <i>R. inornata</i> que presentaron capsulas en su interior.....	92
28	Capsulas ovígeras de <i>R. inornata</i> ; I) Capsulas depositadas en ambos úteros de una hembra de 555 mm L_T , capturada el 1ro de agosto del 2003; OV= ovario, GND= glándulas nidamentarias, UT= útero, CAP= capsula; II) Capsulas ovígeras, CA= “cuernos” anteriores, CP= “cuernos posteriores, y HU= huevo; III) Capsulas en desarrollo dentro de las glándulas nidamentarias de una hembra de 570 mm L_T (04-Sept-2003); y IV) Capsula con embrión en desarrollo (77 mm) recolectado el 28 de enero del 2004; EMB= embrión, HU= huevo vitelino.....	94
29	Proporción de hembras ovígeras de <i>R. inornata</i> por talla.....	95
30	Relación entre la longitud total de las hembras y las dimensiones de las cápsulas ovígeras: Longitud de la cápsula ($\blacksquare$) y ancho de la cápsula ($\square$).....	95
31	(A) Relación del peso del hígado (H_p) con la talla de las hembras de <i>R. inornata</i> ($H_p = 3 \times 10^{-8} * L_T^{3.37}$, $r^2 = 0.92$; (B) Relación entre el I_{HS} y la L_T en hembras. Hembras inmaduras (-), maduras ($\circ$), y hembras con cápsulas ($\bullet$).....	97

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
32	Relación entre las tallas de de las hembras de <i>Raja inornata</i> y la profundidad a la que fueron capturadas en el Norte del Golfo de California durante el periodo marzo 2003–abril 2004). Hembras inmaduras (-), maduras ($\square$), y hembras con cápsulas ($\bullet$).....	93
33	Análisis de la distribución batimétrica de las capturas de hembras inmaduras y maduras de <i>R. inornata</i> . Se presenta el intervalo de profundidad de las capturas de hembras inmaduras y maduras. Las barras verticales en ambas gráficas representan el intervalo de confianza de los datos al 95%.....	99
34	Frecuencia de tallas de machos y hembras de <i>Raja rhina</i> capturados en el Norte del Golfo de California.....	102
35	Relación entre el peso corporal (P) y la longitud total (L_T) de <i>Raja rhina</i> . (A) Hembras; (B) machos; y (C) sexos combinados (hembras ($\bullet$); machos ($\square$)).....	103
36	Relación entre el tamaño del mixopterigio y la L_T de los machos de <i>R. rhina</i> . A) Relación entre la longitud del mixopterigio y la L_T ; $L_{MX} = 1 \times 10^{-5} * L_T^{2.52}$, $r^2 = 0.92$ B) relación entre la longitud del mixopterigio expresado en porcentaje de la L_T y el tamaño corporal del macho; C) relación entre la longitud de los testículos y la L_T , $L_{TEST} = 0.0069 * L_T^{1.39}$, $r^2 = 0.58$. Inmaduros (-), maduros ($\bullet$).....	104
37	Relación entre las tallas de los individuos de <i>Raja rhina</i> y la profundidad a la que fueron capturados en el Norte del Golfo de California durante el periodo Marzo 2003 – Abril 2004). A) Machos, individuos inmaduros (-), maduros ($\bullet$); B) Hembras, rayas inmaduras (-), maduras ($\circ$), y hembras con cápsulas ($\bullet$).	105

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
38	Relación entre el tamaño de las estructuras reproductivas y la L_T en hembras de <i>Raja rhina</i> ; A) Relación entre el diámetro de la glándula nidamentaria y la longitud total de las hembras; $G_{ND}=3 \times 10^{-7} * L_T^{2.80}$, $r^2=0.78$; B) Relación entre el diámetro del folículo ovárico más grande y la L_T . $F_{MAX}=1 \times 10^{-12} * L_T^{4.50}$, $r^2=0.59$; C) Relación entre el ancho del útero izquierdo y la L_T de la hembra. $U_A=1 \times 10^{-6} * L_T^{2.41}$, $r^2=0.70$. Hembras inmaduras (-), maduras (○), y hembras con cápsulas (●).....	107
39	Frecuencia de tallas de machos y hembras de <i>Raja velezi</i> capturados en el norte del Golfo de California.....	109
40	Relación entre el peso corporal (P) y la longitud total (L_T) de <i>Raja velezi</i> (A) hembras; (B) machos; y (C) sexos combinados; Hembras (●), machos (□).....	111
41	Relación entre el tamaño del mixopterigio y la longitud total en los machos de <i>R. velezi</i> ; A) relación entre la longitud del mixopterigio y la L_T , $L_{MX}=0.0005 * L_T^{1.95}$, $r^2=0.94$; B) relación entre el tamaño del mixopterigio expresada como porcentaje de la L_T y el tamaño corporal de los machos; y C) relación entre la longitud de los testículos y la L_T , $L_{TEST}=-42.93 + L_T(0.15)$, $r^2=0.81$. Inmaduros (-), maduros (●).....	112
42	Relación entre las tallas de los individuos de <i>Raja velezi</i> y la profundidad a la que fueron capturados en el Norte del Golfo de California durante el periodo marzo 2003–abril 2004). A) Machos, individuos inmaduros (-), maduros (●); B) Hembras, rayas inmaduras (-), maduras (○), y hembras con cápsulas (●)...	112
43	Relación entre el tamaño de las estructuras reproductivas y la longitud total en hembras de <i>Raja velezi</i> ; A) relación entre el diámetro de la glándula nidamentaria y la L_T de las hembras; $G_{ND}=2 \times 10^{-8} * L_T^{3.20}$, $r^2=0.88$; B) relación entre el diámetro del folículo ovárico más grande y la L_T ; C) relación entre el ancho del útero izquierdo y la L_T . $U_A=1 \times 10^{-8} * L_T^{3.12}$, $r^2=0.85$. Hembras inmaduras (-), maduras (○), y hembras con cápsulas (●).....	116

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
44	Corte transversal de un centro vertebral de un macho de 506 mm de L_T de <i>R. inornata</i> , mostrando las características morfológicas utilizadas para la determinación de la edad. Fotografía tomada bajo una magnificación de 13.25x.....	148
45	Representación esquemática del cálculo de la razón del incremento marginal de la vértebra (<i>MIR</i>) en <i>Raja inornata</i> ; R_v = radio vertebral, R_n = distancia entre el foco y la última banda translúcida, R_{n-1} = distancia entre el foco y la penúltima banda translúcida. Fotografía con una magnificación de 13.25x.....	156
46	Frecuencia de tallas (mm) mensuales de <i>R. inornata</i> por sexos agregados (columna de histogramas de la izquierda, barras sólidas) y por sexos separados (hembras barras sólidas, machos barras abiertas) de las muestras recolectadas en el periodo comprendido marzo del 2003–abril 2004.....	161
47	Sección transversal de una vértebra de un macho de <i>R. inornata</i> de 506 mm L_T , capturado el 13 de septiembre del 2003, con una edad estimada de 5+ años. Fotografía con una magnificación de 13.25x.....	164
48	Figura 48. Diámetro “mayor” (D_v) en mm de cada una de las vértebras de la columna vertebral de cuatro individuos de <i>R. inornata</i> . La numeración de las vértebras inicio a partir de la primera vértebra cervical.....	164
49	Relaciones entre las dimensiones de las vértebras y la longitud total de los individuos de <i>R. inornata</i> ; A) regresión entre los diámetros mayor y menor y la L_T , $DV_{mayor} = 0.005 * L_T + 1.35$, $r^2 = 0.30$; $DV_{menor} = 0.005 * L_T + 1.24$, $r^2 = 0.32$. Simbología DV_{mayor} (●), DV_{menor} (○). B) Relación entre el radio vertebral (R_v) y la L_T de hembras y machos, hembras $R_v = 0.0064 * L_T - 0.68$, $r^2 = 0.76$, machos, $R_v = 0.005 * L_T - 0.05$, $r^2 = 0.48$. Simbología, hembras (●), machos (○).....	166
50	Gráficas de detección de sesgos en las lecturas de edad entre Lectores. A) Comparación de la estimación de edad del Lector 1 vs Lector 2, $y = 0.6375x + 1.28$, $r^2 = 0.39$; B) Comparación de la estimación de la edad entre Lector 1 y Lector 3, $y = 0.6326x + 2.21$, $r^2 = 0.37$	167

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
51	Diferencias (años) en los estimados de edad entre las lecturas de dos lectores. Cada punto representa una o más observaciones de un individuo. A) Diferencias en las estimaciones de edad entre el Lector 1 y el Lector 2; B) Diferencias en la determinación de edad entre el Lector 1 y el Lector 3.....	169
52	Gráficas de sesgos para la comparación de la determinación de la edad entre lectores. A) Comparación entre el promedio de las edades del Lector 2 y la edad del Lector 1; B) Comparación entre el promedio de las edades del Lector 3 y la edad del Lector 1. El tamaño de muestra se enlista arriba de cada promedio de edad, con barras de error que representan 2 veces el error estándar.....	174
53	Variación mensual entre el tipo de bordes ($n= 101$) y el promedio mensual de la razón del incremento marginal (<i>MIR</i> , por sus siglas en inglés) ± 1 error estandar ($n= 110$) calculado para sexos agregados de la raya de California, <i>R. inornata</i> . Los valores dentro de las barras del histograma representan el número de muestras incluidas en la caracterización del tipo de borde. Los valores dentro de los paréntesis ubicados debajo del eje de la x, son el tamaño de muestra utilizado para el cálculo del <i>MIR</i> mensual.....	175
54	Relación entre la talla y el <i>MIR</i> en <i>R. inornata</i> . A) Relación entre la L_T y el <i>MIR</i> de hembras y machos; B) Relación entre el <i>MIR</i> y los intervalos de clase de L_T . Los números representan el número de individuos examinados.....	176
55	Curvas de crecimiento de cuatro modelos ajustadas a los datos de longitud-edad de <i>R. inornata</i> , para sexos individuales y combinados. Los parámetros de dichos modelos se encuentran enlistados en la Tabla XXII.....	182
56	Estructura en edades estimadas de hembras y machos de <i>R. inornata</i> a partir de las lecturas de las bandas de crecimiento....	183

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Lista de mediciones morfométricas tomadas en <i>R. inornata</i> y <i>R. cortezensis</i> . Abreviaciones y nombre de las variables son aquellas que se usan en el texto.....	28
II	Variables morfométricas expresadas como porcentaje de la longitud total.....	34
III	Análisis alométrico de las mediciones morfométricas de machos y hembras de <i>R. inornata</i> . Los valores dados ($\log a+b$) son de la ecuación $\log (\text{dimensión})=\log a+b \log (L_T)$. Los patrones de incremento son: $+A$, alometría positiva; $-A$, alometría negativa; I , isometría.....	35
IV	Valores merísticos de <i>R. inornata</i> , número de agujones, ganchos, radios pectorales, vértebras e hileras de dientes.....	37
V	Caracteres morfométricos seleccionados por el modelo discriminante.....	40
VI	Viajes de pesca comercial de donde se obtuvieron los ejemplares de <i>Raja inornata</i> en aguas del Norte del Golfo de California.....	66
VII	Parámetros de las relaciones peso-longitud de los rajiformes capturados en el norte del Golfo de California y tipo de crecimiento corporal. Los parámetros a y b provienen de la ecuación $W=aL^b$	76
VIII	Promedio y desviación estándar e intervalo del índice gonadosomático (I_{GS}) mensual de hembras y machos de <i>R. inornata</i> . Meses no muestreados (-).....	81
IX	Resultados del ANOVA de dos vías (madurez y profundidad) para machos de <i>R. inornata</i>	85
X	Resultados del ANOVA de dos vías (madurez y profundidad) para hembras de <i>R. inornata</i>	99

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
XI	Datos morfométricos y reproductivos de machos y hembras de <i>R. inornata</i> , <i>R. rhina</i> y <i>R. velezi</i> , que habitan en el Golfo de California.....	101
XII	Datos morfométricos, reproductivos y de la duración del ciclo reproductivo en diversas especies de Rájidos que habitan diferentes regiones del mundo. (AD) ¹ = ancho del disco.....	128
XIII	Estadísticas descriptivas de las tallas de hembras, machos y sexos agregados de <i>R. inornata</i> por mes.....	168
IV	Pruebas estadísticas de comparación de las determinaciones de edad pareadas entre lectores. Los términos del error corresponden al 95% del límite de confianza.....	170
XV	Valores de los índices de precisión <i>APE</i> , <i>CV</i> y <i>D</i> calculados para las lecturas realizadas en las vértebras de <i>R.inornata</i>	170
XVI	Porcentaje de acuerdo en las lecturas de crecimiento dentro de Lectores.....	171
XVII	Porcentaje de acuerdo entre las tres parejas de Lectores.....	171
XVIII	Porcentaje de acuerdo (<i>PA</i>) entre intervalos de tallas de individuos de ambos sexos de <i>R. inornata</i> para la 1ra lectura....	172
XIX	Porcentaje de acuerdo (<i>PA</i>) entre intervalos de tallas de individuos de ambos sexos de <i>R. inornata</i> para la 2da lectura....	173
XX	Promedio mensual de la razón del incremento marginal (<i>MIR</i>) y su error estándar.....	177

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
XXI	Longitud total promedio (L_T) por edad para <i>R. inornata</i> , para machos, hembras y sexos agregados. El promedio va	

	acompañado $\pm$ por el error estándar. Los valores dentro de los paréntesis representan el tamaño de muestra (número de rayas).	178
XXII	Parámetros de crecimiento y bondad de ajuste de los seis modelos de crecimiento ajustados a los datos de longitud- edad para hembras, machos y sexos combinados de la raya de California (<i>Raja inornata</i>). Los valores dentro de los paréntesis son los errores estándar. L_0 = talla de nacimiento; MSE = cuadrado del error promedio.....	180
XXIII	Resumen de estudios recientes de edad y crecimiento de algunas especies de Rajiformes realizados en diferentes regiones del mundo, con particular énfasis en las especies que habitan el Pacífico Nororiental. (Tabla modificada a partir de Cailliet y Goldman, 2004).....	195

CAPITULO I.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

I.1. Justificación del trabajo

Durante la temporada de pesca de la merluza en el Norte del Golfo de California (*Merluccius productus*), que se realiza a profundidades entre los 100 y los 250 m, se capturan de forma incidental un ensamble de especies del género *Raja*, *R. inornata*, *R. rhina*, *R. velezi*, *R. cortezensis* y *R. equatorialis*. De estas, las tres primeras son las que aportan los mayores volúmenes de captura. Durante el periodo 2000-2003 estas especies, junto con otros recursos pesqueros, como el chano (*Micropogonias megalops*) fueron explotados por embarcaciones arrastreros de la Empresa “Pesquera México S.A. de C.V.”, ubicada en Puerto Peñasco, Sonora y su producción enviada a Corea del Sur. Durante los años 2000 y 2001 el barco arrastrero “Escama VI”, un barco de 37.5 m de eslora y una capacidad de bodega de 150 toneladas, realizó 30 viajes de pesca con una duración promedio de 15 días en la región norte del Golfo de California (GDC). En total se capturaron 27.3 t de Rájidos con un promedio de 0.8 ± 118.66 t por viaje. Los meses con mayores capturas se presentaron en enero y mayo del 2001 (Fig. 1) y la máxima captura record por viaje se obtuvo en mayo del 2001 con una captura de 2.9 t. Como estas rayas eran exportadas a Corea del Sur, las tripulaciones de los barcos arrastreros las llamaron “Mantas Coreanas” para separarlas de las demás especies de batoideos que capturaban. El B.P. “Escama VI” considerado como el arrastrero más grande que operaba dentro del Golfo de California dejó de operar a mediados del 2004.

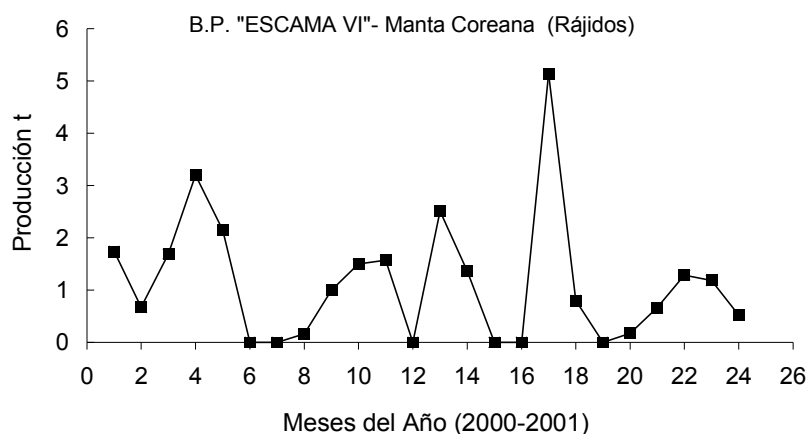


Figura 1. Producción por mes de Rájidos del barco arrastrero “Escama VI” durante el periodo enero del 2000 – diciembre del 2001. Fuente: Reporte de producción y ventas, “Expromar Moon S.A. de C.V.”, Puerto Peñasco, Sonora.

Actualmente estas especies se capturan de forma incidental en la pesca de arrastre de merluza, de escama y en la de camarón dentro del Golfo de California, pero no existen registros oficiales de sus capturas y desembarques porque las capturas de Rájidos no se reportan en los avisos de arribo que las embarcaciones entregan en las Oficinas de Pesca de la Región. Se estima que alrededor de 40 barcos arrastreros se dedican a la pesca de merluza a finales de cada año en el Golfo de California y las capturas de Rájidos han comenzado a ser comercializadas en el mercado local y regional, en virtud de la buena calidad de su carne (Salvador Jáuregui, com. pers. 5 nov. 2007). También se ha documentado la captura de Rájidos en la pesca artesanal de elasmobranquios en el Norte del Golfo de California (Bizzarro, *et al.*, 2007b; Castillo-Géniz, J. L. datos no publicados).

Los Rájidos representan un valioso recurso potencial para México, pero su posible explotación comercial dirigida en el Golfo de California no esta exenta de riesgos, debido a que las características de las historias de vida de los Rájidos han demostrado ser vulnerables a intensos y prolongados periodos de pesca en otras regiones del mundo. En el Golfo de California prácticamente

se desconoce las historias de vida de estas especies, por lo que es esencial conocer los principales parámetros demográficos como talla de nacimiento, talla y edad de 1ra madurez, fecundidad relativa por edad, longevidad, entre otros, con el fin de poder evaluar las posibles respuestas poblacionales que tengan como objetivo compensar las pérdidas generadas por la pesca. Esto permitiría a los administradores de la pesca contar con los elementos técnicos necesarios para regular y administrar la pesca de forma responsable. Hoy en día estas especies se están explotando de forma indirecta en el Golfo de California y se desconoce el impacto que la pesca esta generando en sus poblaciones.

Con el fin de poder contestar la pregunta general: ¿Es posible explotar de forma sustentable los Rájidos que habitan el Golfo de California?, el presente estudio tuvo como finalidad conocer las principales parámetros biológicos para fines de manejo apropiado de este recurso, se estableció el objetivo de estudiar la morfología y dimorfismo sexual, la biología reproductiva y la edad y crecimiento de la raya de California *Raja inornata*, partiendo del análisis de muestras colectadas de la pesca comercial de arrastre en el norte del Golfo de California, entre el periodo 2003 – 2004.

I.2. Estructura de la tesis

El presente trabajo de investigación doctoral esta estructurado fundamentalmente en seis capítulos que aportan información esencial y por vez primera en México, sobre la historia de vida de la raya de California, *Raja inornata*, que habita las aguas del norte del Golfo de California. El primer capítulo aporta información general sobre la distribución geográfica general, taxonomía y sistemática de los Rajiformes en el mundo y México; el segundo capítulo trata sobre la oceanografía general del Golfo de California, haciendo particular énfasis en la región del norte, de donde provinieron los ejemplares examinados durante la recolecta realizada en embarcaciones comercial realizada entre marzo del 2003 y abril del 2004. El tercer capítulo describe a detalle la variación morfológica y dimorfismo sexual en la raya de California, aspectos que se investigaron con la

finalidad de poder identificar correctamente en el campo a las diferentes especies de Rájidos del Golfo de California; el cuarto capítulo aporta los resultados sobre la investigación de la biología reproductiva de *R. inornata*, junto con notas sobre la reproducción de otras dos especies de rayas *R. rhina* y *R. velezi* y que son capturadas de forma incidental junto con *R. inornata*. El capítulo siguiente documenta el estudio sobre la determinación de edad y crecimiento de esta especie, *R. inornata*, cuyo objetivo fue describir el proceso de crecimiento de esta especie y conocer la estructura en tallas de las capturas comerciales que se obtuvieron en la región de estudio. El capítulo final contiene la integración de la información obtenida y analizada sobre la historia de vida de la raya de California, así como la discusión que sustenta la respuesta a la pregunta general planteada en este trabajo, si *R. inornata* puede ser explotada de forma sustentable en el Golfo de California. En este mismo capítulo se incorporan las conclusiones finales del trabajo.

Es necesario señalar que los capítulos sobre morfología, reproducción y edad y crecimiento se redactaron como artículos científicos independientes.

I.3. Distribución geográfica, taxonomía y sistemática de los Rájidos

Los Rajiformes son batoideos de hábitos totalmente marinos que cuentan con una distribución mundial a lo largo de los márgenes continentales e insulares, con excepción de la Placa del Pacífico, el Golfo Pérsico y a profundidades mayores de los 3000 m (McEachran y Miyake, 1990). En latitudes templadas los Rajiformes habitan desde la zona sublitoral hasta las grandes profundidades abisales, y son raras o ausentes sobre fondos calcáreos (McEachran y Miyake, 1990). Aunque consideradas principalmente como habitantes de sustratos de fondos suaves, recientes investigaciones realizadas con vehículos operados a control remoto han revelado una fauna algo diversa de rayas espinosas que habitan áreas tanto pedregosas como de un relieve significativamente rocoso (Kuhnz *et al.*, 2006).

Entre los batoideos las rayas espinosas (Rajoidei) son el grupo más diverso con el mayor número de géneros ($n= 27$) y especies ($n= 245$) que cualquiera de los otros nueve subórdenes de batoideos (Ebert y Compagno, 2007). El número de especies de rayas espinosas representa cerca del 22% de todas las especies conocidas de peces condricios y aproximadamente el 43% de todas las de los batoideos (Ebert y Compagno, 2007). La Familia Rajidae Blainville, 1816 es la más importante del orden Rajiformes, constituida de cerca de 228 especies (McEachran y Dunn, 1998). Compagno (1999) dividió Rajidae en tres familias: Rajidae, Arhynchobatidae, y Anacanthobatidae Hulley, 1972. Sin embargo McEachran y Aschliman (2005) consideran que Rajidae es un taxón grande con cerca de 250 especies, todas ellas de apariencia similar, por lo que estos autores consideran que es poco práctico tratar a este grupo de especies en más de una familia.

Recientemente en un arreglo sistemático Ebert y Compagno (2007), citan que la familia Rajidae posee 13 géneros, 138 especies válidas y cerca de 45 especies no descritas. McEachran y Aschliman (2005) dividieron a la familia Rajidae en dos subfamilias, Rajinae y Arhynchobatinae. En la primera ubican a los géneros *Amblyraja* Malm, 1877, *Anacanthobatis* von Bonde y Swart, 1923, *Breviraja* Bigelow y Schroeder, 1948, *Cruciraja* Bigelow y Schroeder, 1948, *Dactylobatus* Bean y Leed, 1909, *Dipturus* Rafinesque, 1810, *Fenestrija* McEachran y Compagno, 1982, *Gurgesiella* de Buen, 1959, *Leucoraja* Malm, 1877, *Malacoraja* Stehmann, 1970, *Neoraja* McEachran y Compagno, 1982, *Okamejei* Ishiyama, 1959, *Raja* Linnaeus, 1758, *Rajella* Stehmann, 1970, *Rostroraja* Hulley, 1972, ensamble Género *A* no descrito de McEachran y Dunn (1998), y ensamble Género *B* no descrito de McEachran y Dunn (1998). En la subfamilia Arhynchobatinae, estos autores incluyen a: *Atlantoraja* Menni, 1972, *Arhynchobatis* Waite, 1909, *Bathyraja* Ishiyama, 1958, *Irolita* Whitley, 1931, *Notoraja* Ishiyama, 1958, *Pavoraja* Whitley, 1939, *Psammobatis* Gunther, 1870, *Pseudoraja* Bigelow y Schroeder, 1954, *Rhinoraja* Ishiyama, 1952, *Rioraja*, Whitley, 1939, *Sympterigia* Muller y Henle, 1837.

McEachran y Dunn (1998) investigaron las interrelaciones de los Rájidos empleando 31 taxones y 55 caracteres morfológicos, dividiendo a los Rájidos en dos taxones mayores, Rajinae y Arhynchobatinae. Los resultados del árbol revelaron la presencia de considerables paralelismos en la reducción del cartílago rostral, la concomitante extensión hacia delante de los radios de las aletas pectorales y de los músculos, y un agrandamiento de las cápsulas nasales. La reducción del cartílago rostral en un bastón o barra estrecha no calcificada y el movimiento hacia delante de los radios pectorales y de los músculos les proporcionaría a los Rájidos de aguas profundas, la capacidad de poder escarbar y remover los sustratos blandos en busca de alimento mediante el uso de sus morros u hocicos flexibles (McEachran y Aschliman, 2004).

Treinta y cinco especies de rajiformes han sido documentadas en aguas de México pertenecientes a los géneros *Pseudoraja*, *Bathyrāja*, *Anacanthobatis*, *Cruriraja*, *Dactylobatus*, *Breviraja*, *Gurgesiella*, *Raja* y *Malacoraja* (Castro-Aguirre y Espinosa-Pérez, 1996). La familia más diversa de los Rajiformes en aguas de México es precisamente Rajidae, con 27 especies documentadas. (Castro-Aguirre y Espinosa-Pérez, 1996).

I.4. *Raja inornata* Jordan y Gilbert, 1881

I.4.1. Clasificación taxonómica:

Reino: Animalia Linnaeus, 1758 – animales.

Subreino: Bilateria (Hatscheck, 1888) Cavalier-Smith, 1983 – bilaterianos.

Rama: Deuterostomia Grobben, 1908 – deuterostomados.

Infrareino: Chordonia (Haeckel, 1874) Cavalier-Smith, 1998.

Phylum: Chordata Bateson, 1885 – cordados.

Subphylum: Vertebrata Cuvier, 1812 – vertebrados

Infraphylum: Gnathostomata auct. – vertebrados mandibulados.

Clase: Chondrichthyes – peces cartilaginosos.

Subclase: Elasmobranchii – peces con forma de tiburones.

Infraclase: Euselachii.

Superorden: Batoidea – rayas.

Orden: Rajiformes – rayas y rayas espinosas.

Familia: Rajidae.

Genero: *Raja* Linnaeus, 1758.

Especie: *inornata* Jordan y Gilbert, 1881.

Nombre científico: *Raja inornata* Jordan y Gilbert, 1881.

I.4.2. Descripción de la especie según Garman (1913)

Raia inornata

Raia binoculata Jordan y Gilbert, 1880, Proc. U. S. nat. Mus., 3, p. 134.

Raia inornata Jordan y Gilbert, 1881, Proc. U. S. nat. mus., 3, p. 457; 1881, ibid., 4, p. 74; 1882, Bull. 16, U. S. nat. Mus., p. 878; Jordan y Everm., 1896, Bull. 47, U. S. nat., p. 73.

Raja jordani Garman, 1885, Proc. U. S. nat. Mus., 8, p. 43.

Raia inornata var. *Inermes* Jordan y Gilbert, 1881, Proc. U. S. nat. Mus., 3, p. 457; 1881, ibid., 4, p. 74.

Raia binoculata var. *Inermes* Jordan y Gilbert, 1882, Bull. 16, U.S. nat. mus., p. 44.

“Disco romboide, márgenes anteriores juntos en línea recta formando un ángulo ligeramente mayor a los 90°, ángulos externos obtusos, redondos, ángulos y márgenes posteriores ampliamente redondeados. Morro estrecho, romo, con una longitud de cerca de un tercio de la mayor anchura del disco. Boca ligeramente arqueada, con una anchura menor a un tercio de la longitud del morro. Pequeños dientes en 38 hileras. Ojos grandes, longitud igual a la anchura interorbital, o menor que un tercio de su distancia a partir de la punta del rostro. Pequeños espiráculos. Frente transversalmente cóncavo. Cola, delgada, producida detrás de la segunda aleta dorsal, de cerca de la mitad de la longitud total. Dorsales separadas por un espacio con espinas. Sin pequeñas espinas sobre el disco; un par de anzuelos tubérculos (espinas) el frente, un solo tubérculo en el centro (aguijones) , y dos más atrás de cada ojo, y una serie media de la cabeza a las dorsales, continuada por la región abdominal pero mucho menores. No se presentan tubérculos arriba de los hombros. Las hembras presentan series laterales sobre la cola.

Color café chocolatoso de moderada intensidad, con un anillo oscuro medio difuso sobre la base de cada pectoral; superficies inferiores blancuzcas, y aberturas de los poros negras.

Longitud total $9^{3/8}$, morro a los poros $4^{7/8}$, morro a la boca $1^{3/4}$, y la mayor anchura 6 pulgadas. Alcanza la longitud de dos pies o más.

El espécimen descrito es un juvenil, no muestra las marcas oscuras sobre las pectorales y las ventrales, ni espínulas a lo largo de las series media, sobre la cabeza o sobre el morro. De las costas de California”

En el presente trabajo se emplea por vez primera el nombre común de “rayas espinosas” para referirse a las especies del orden Rajiformes, ya que en el idioma español no existe una palabra equivalente a la palabra en inglés “skates” que las separa del grupo de las rayas tradicionales (“rays” nombre común en inglés). En México se hace referencia a todas las especies o grupos de batoideos como “rayas” o incluso “mantas”, nombre empleado comúnmente por los pescadores mexicanos. El nombre de “rayas espinosas” surge de la presencia común de los aguijones (thorns) en diferentes partes del cuerpo de los Rájidos, y que son diferentes de la espina larga que presentan en la cola las rayas tradicionales (Myliobatiformes).

1.5. Las pesquerías de rayas espinosas (Rajiformes) y su problemática

Las pesquerías demersales en el mundo capturan un importante volumen de elasmobranquios, ya sea de forma directa o como captura incidental. El registro mundial de capturas de elasmobranquios se ha ido incrementando sistemáticamente desde 1984 y en el año 2004 alcanzaron las 810, 000 t (Compagno, 1990, FAO, 2007). Bonfil (1994) estimó que la producción real de elasmobranquios probablemente es el doble debido a las capturas incidentales que no son documentadas oficialmente. Consideradas como especies de lento crecimiento y baja fecundidad (Hoening y Gruber, 1990), y vulnerables a la sobreexplotación bajo presiones de pesca relativamente bajas (Anderson, 1990, Walker 1998), los Rájidos son comúnmente capturados incidentalmente en las pesquerías demersales (Ishihara, 1990). Aunque existen pocas pesquerías dirigidas sobre estas especies, estas son capturadas comúnmente en ensambles o grupos de varias especies (Martin y Zorzi, 1993, Walter & Essen, 1996, Walker y Hislop, 1998, Agnew *et. al.* 1999).

Desde 1903 en la región del Mar del Norte, la Comisión Internacional para la Exploración del Mar (ICES por sus siglas en inglés) lleva registros de las capturas de un importante número de rayas y rayas espinosas que han sido capturadas por las flotas demersales de varios países de la región, primero como captura incidental de otras pesquerías de especies bentónicas y en ocasiones de forma dirigida (Walker y Essen, 1996, Walker y Hislop, 1998,). Al menos siete especies de rayas han sido capturadas históricamente en el Mar del Norte: *Raja naevus* (cuckoo ray), *R. clavata* (thornback ray), *R. montagui* (spotted ray), *R. batis* (common ray), *R. fullonica* (shaegreen ray), *R. brachyura* (blonde ray) y *R. radiata* (starry ray). Los mayores volúmenes de capturas alcanzaron los 16 y 18 mil toneladas por año. Las capturas de estas rayas empezaron a declinar en el Mar del Norte a comienzos de los años 1920's y nuevamente a mediados de la década de 1950, seguido de un periodo de descanso a causa de la Segunda Guerra Mundial. En los últimos 15-20 años las capturas se han mantenido estables entre las 4 y 6 mil toneladas por año (Walker y Hislop, 1998). Por su parte las mismas especies son capturadas en el Mar de Irlanda desde principios del siglo pasado, pues en el mercado de marisco del Reino Unido ya se consideraban como especies de excelente calidad. Mientras que los desembarques de rayas han ido disminuyendo en el Reino Unido en los últimos años, los volúmenes provenientes de Irlanda se han ido incrementando, alcanzando el 10% de la captura total de especies demersales en el Mar de Irlanda (Gallagher *et al.* 2005a).

En las aguas alrededor de las Islas Falkland (Islas Malvinas) desde 1987 diferentes flotas demersales han pescado un elenco de Rájidos de no menos de 11 especies de rayas, entre las que destacan *Bathyrāja griseocauda*, *B. albomaculata*, *B. brachyurops*, *B. multispinus*, *B. macloviana*, y *Raja flavirostris* (Agnew, *et al.*, 1999). Las capturas de rayas por parte de la flota coreana que opero en dicha zona primero comenzaron a capturar cerca de 1,500 t al año, para luego posteriormente alcanzar la cifra de 7,000 t en 1991 y un pico histórico de 8,523 t en 1993, para luego presentarse

una significativa disminución en la captura por unidad de esfuerzo, lo que llevo a la implementación de un sistema de licencias para la captura de Rájidos (Agnew, *et al.* 1999).

En las costas de California, Estados Unidos, los Rájidos se han explotado desde 1916. La raya grande, *Raja binoculata*, la raya de hocico largo, *R. rhina* y la raya de California, *R. inornata*, son las principales especies que se pescan en dicha región. Las capturas de estas especies han crecido en forma sostenida en California, para 1981 se capturaron 315 t, mientras que en 1999, alcanzaron las 869.4 t (Departamento de Pesca y Caza de California, CDFG por sus siglas en inglés, 2001). En el 2005 las capturas solo alcanzaron las 104.6 t (CDFG, 2007).

A pesar de su aparentemente limitada explotación pesquera, algunas poblaciones de rayas en los últimos 20 años, han experimentado una seria disminución en sus abundancias. Según Brander (1981) la raya común (*Dipturus batis*) ha sido “explotada hasta el borde de su extinción” por la pesca de arrastre en el Mar de Irlanda y la raya “barndoor” (*D. laevis*) pudiera convertirse en el primer caso bien documentado de extinción de una especie marina, si la tendencia en sus capturas continua (Casey y Myers, 1998). Recientemente Dulvy *et al.*, (2000) confirmaron la desaparición de *D. laevis* del Mar de Irlanda, y reportó otras dos especies que han desaparecido en áreas substancial de su distribución geográfica: *Dipturus oxyrinchus* y *Rastroraja alba*. Dulvy y Reynolds (2002) señalan que como resultado de la sobrepesca otras 7 especies adicionales de rayas de tamaño grande puedan desaparecer de seguir explotando en la misma intensidad que la que sufrieron las 4 especies que ya desaparecieron.

Los estudios sobre los efectos de la pesca intensiva en el cambio en la composición específica de los elencos de rayas (Dulvy, *et al.*, 2000, Dulvy y Reynolds, 2002) han permitido documentar la correlación entre el tamaño de las especies y su vulnerabilidad, esto quizás, debido a su alta mortalidad y a su tardía madurez sexual. El cambio en la composición específica de los ensambles de especies de rayas pudiera tener implicaciones en el rendimiento reproductivo de las

especies, ya que la fecundidad tiene a incrementarse con la talla, de tal forma que las poblaciones con una alta proporción de individuos grandes poseen un mayor potencial reproductivo (Stevens *et al.*, 2000).

I.6. Las pesquerías de rayas del Golfo de California

Los tiburones constituyen el principal grupo de peces cartilaginosos que se explotan en aguas de México (Castillo 1992, Castillo *et al.*, 1998) sin embargo en la última década la producción de tiburones ha ido disminuyendo mientras que las capturas de rayas se ha incrementando sistemáticamente. En 1996 se documentó una captura record de rayas de 6,666 t, mientras que en el 2000 la captura total nacional alcanzó las 4,944 t y 4,944 t en el 2002 (Márquez-Farías, 2002, Márquez-Farías y Blanco-Parra, 2006). Para el 2003 la producción alcanzó las 7,819 t (SAGARPA, 2007). En Sonora se registra aproximadamente el 30% de la producción total de rayas del Pacífico Mexicano. En varias localidades del noroeste del país, incluyendo el Golfo de California, existen pesquerías artesanales dirigidas a las capturas de diferentes grupos de rayas. Se han documentado y se les captura también en la extensa pesca multi-específica de escama en ambos litorales del país, incluyendo el Golfo de California, así como en la pesca de arrastre de camarón, donde forman parte importante de la fauna de acompañamiento (Márquez-Farías, 2002).

En un trabajo reciente, Márquez-Farías y Blanco-Parra (2006) documentan la presencia de 24 especies de rayas en las capturas artesanales del Golfo de California, siendo las familias más representativas Rhinobatidae, Urolophidae y Mobulidae. Estos autores comentan que la pesca de rayas en el GDC comenzó a experimentar un auge en la pesca ribereña cuando especies como el cazón bironche, *Rhizoprionodon longurio* comenzaron a declinar e principios de la década de 1990. La pesca de rayas se realiza todo el año con un pico de actividad y de rendimiento en la temporada de cuaresma (Márquez-Farías y Blanco-Parra, 2006). En su estudio sobre la biología reproductiva y

la pesca artesanal de la raya llamada comúnmente “gavilán” o “tecolote”, *Rhinoptera steindachneri* (Golden cownose ray), considerada como una de las especies más abundantes en el norte del Golfo de California, Bizzarro *et al.*, (2006) estimaron que sus capturas representa el 11.4% del total de las capturas desembarcadas durante el periodo 1998-1999. En Bahía Almejas estos autores estimaron para los meses de verano una CPUE de 6.8 individuos por viaje de pesca por panga. Dada su talla de madurez (70.2 cm A_D), su baja fecundidad (una cría por hembra), un prolongado periodo de gestación (11-12 meses), estos autores consideran que *R. steindachneri* puede ser particularmente susceptible a la explotación.

En su estudio sobre las pesquerías artesanales de elasmobranquios en el Golfo de California, Bizzarro *et al.* (2007) realizado en el periodo 1998-1999, prospectaron 147 campamentos pesqueros, la mayoría de ellos localizados en Baja California Sur (n=87) de los cuales, el 85.7% capturan tiburones y rayas en algún periodo del año. Determinaron que los pescadores artesanales son mayoritariamente oportunistas, cambiando sus equipos de pesca dependiendo de la productividad local de peces óseos, invertebrados y elasmobranquios. Con un esfuerzo de muestreo de 455 días se registro la operación de aproximadamente 4 mil pangas, y la captura de 165,932 elasmobranquios, pertenecientes a 26 especies de tiburones y 20 especies de batoideos. Bizzarro *et al.* (2007) deducen que las poblaciones de elasmobranquios en el Golfo de California las especies con menor fecundidad, menor tasa de crecimiento y tardía edad de madurez, han sufrido probablemente declinaciones poblaciones y cambios en la estructura de tallas dado el prolongado periodo de pesca no regulada, que abarca varias décadas de años, confirmando que la pesca artesanal en el GDC es importante y capaz de causar colapsos localizados o incluso que abarquen todo el Golfo, en las poblaciones de tiburones y rayas.

1.7. EL GOLFO DE CALIFORNIA

1.7.1. Oceanografía

El Golfo de California (GDC), también llamado “Mar de Cortés” o “Mar Bermejo”, es un estrecho mar marginal con una extensión de 1,130 km de largo y 80-209 km de ancho, situado entre la Península de Baja California y la costa occidental del continente de México (Fig. 2).

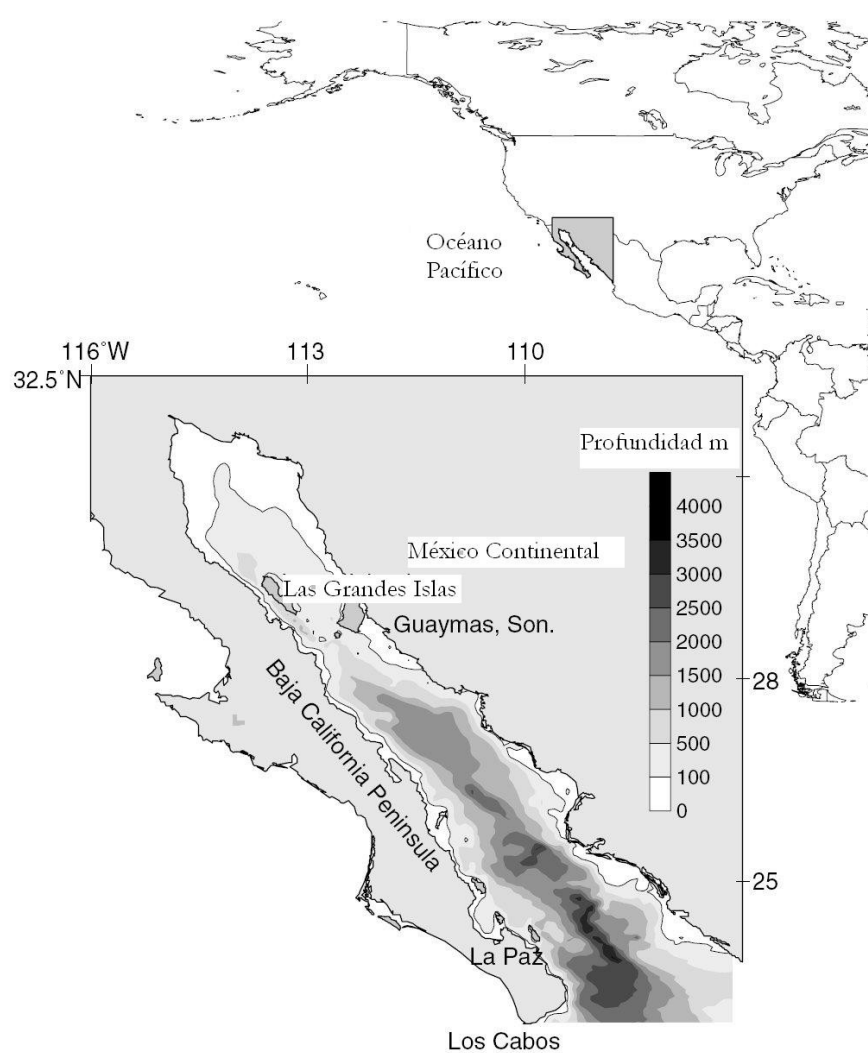


Figura 2. Ubicación geográfica y batimetría del Golfo de California. (Modificado de Lluch-Cota, *et al.*, 2007:

Se formó aproximadamente hace cinco millones de años cuando se originó a partir de la convergencia de las placas del Pacífico, Farallón y de Norteamérica después de la separación de una masa de tierra (La Península de Baja California) de la Placa de Norteamérica y de la creación de un centro propagador justo al este de la hoy en día, de la Isla Ángel de la Guardia (Angelier *et al.*, 1981; Gastil *et al.*, 1983). Los sedimentos terrestres depositados por el Río Colorado dominan la fondo plano y somero del Alto Golfo de California (Kennett, 1982). Al sur de las Islas Ángel de la Guardia e Isla Tiburón, el fondo del mar se expande en profundidad y complejidad conteniendo cuencas rocosas, depresiones, crestas, precipicios y profundidades de hasta $\leq 3,700$ metros (Kennett, 1982).

La costa peninsular es rocosa, pero con pequeñas playas arenosas, dispersas y aisladas y con una estrecha plataforma. Con una ausencia casi completa de escurrimientos de ríos debido a las condiciones de su clima subdesértico. Por el contrario, la costa continental esta caracterizada por grandes playas arenosas, grandes lagunas costeras y fangosas bahías abiertas, con una amplia plataforma y grandes cantidades de suministros de agua dulce que alcanzan directamente la línea de costa o a través de la lagunas (Lluch-Cota, *et al.*, 2007). Las lluvias se presentan principalmente en verano (Salinas-Zavala, *et al.*, 1998) junto, con el transporte de grandes cantidades de vapor en dirección noroccidental (Carleton *et al.*, 1990). Tormentas tropicales u huracanes se presentan en verano y otoño, y pueden ocasionar fuertes precipitaciones y escurrimientos de agua y sedimentos en las cuencas del Golfo.

La profundidad variable del Golfo, las características de su hábitat y su exclusiva ubicación en una zona de transición entre regiones faunísticas templadas y tropicales propician en gran medida su significativa riqueza biológica (Hastings, 2000, Brusca *et al.*, 2005).

En la región norte del Golfo, donde la profundidad promedio fuera de la costa es de aproximadamente 200 m, grandes cantidades de sedimentos se mantienen en suspensión por fuertes

corrientes que se originan del extremo intervalo de mareas (6.95 m en San Felipe, B.C., Gutiérrez y González, 1999).

Aunque la contribución terrestre es mínima y mayormente eólica, los niveles de nutrientes en el GDC son anualmente elevados presentando poca estacionalidad (Brusca *et al.*, 2005). Esto es debido a las surgencias y a la mezcla por mareas que ocurre a través del GDC, transportando agua profunda, fría y rica en nutrientes a la superficie (Alvarez-Borrego, 2003). En general, las regiones con mayor energía cinética poseen mayores concentraciones de organismos planctónicos, y por consiguiente mayor productividad (Mann y Lazier, 1996).

La poca profundidad en el norte del GDC crea grandes mareas con un intervalo de amplitud de va desde ≤ 9.6 m en la región del Alto Golfo hasta menos de 1 m en la boca del mismo (Simpson *et al.*, 1994). Coincidentemente, la mezcla por mareas en el norte del GDC hace de este una de las regiones más productivas en todo el mundo (Brusca *et al.*, 2005). En las Grandes Islas, se presentan fuertes corrientes de marea y se presenta una intensa mezcla (de hasta >500 m), creando una situación similar a la de una surgencia continua (Alvarez-Borrego, 2003). La productividad primaria es notable, y esta región sostiene una gran número de mamíferos marinos, aves marinas, y peces (Brusca, *et al.*, 2005).

Las surgencias también prevalecen a lo largo del Golfo, con la presencia de algunas de las más altas concentraciones superficiales de nutrientes durante los meses de invierno (Alvarez-Borrego *et al.*, 1978). El transporte de Ekman crea surgencias a lo largo de la costa del continente en asociación de los vientos alisios del noroccidente (diciembre-mayo) y en la costa de Baja California con los vientos alisios del sur (en julio-octubre). Los meses de junio y noviembre son considerados periodos de transición (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). La combinación de las surgencias y el flujo de mareas mezclan los nutrientes dentro de la zona eufórica y genera una rica base alimenticia

para un diverso grupo de organismos que habitan el GDC (Zeitzschel, 1969, Álvarez-Borrego *et al.*, 1978, Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991).

La orientación geográfica del GDC limita la influencia de la circulación del Océano Pacífico; dando como resultado patrones oceanográficos locales únicos (Maluf, 1983). Durante los meses de invierno y verano, el flujo superficial y subsuperficial (hasta los 150 m) entran al GDC a lo largo de la costa del continente, cruzan hacia el oeste debajo de las Grandes Islas y salen fuera del Golfo a lo largo del margen occidental. Esta condición se invierte durante la primavera y el otoño, con el flujo entrando por el margen oriental y saliendo por el continente (Marinone, 2003).

La circulación general en el sur del Golfo es atribuible al viento y al forzamiento del Océano Pacífico. La circulación alrededor de las Grandes Islas está dictado por las corrientes de mareas que alcanzan velocidad de ≤ 3 m por segundo, y fuertes corrientes de flujo y grandes giros se asocian a esta región (Maluf, 1983). En el norte del Golfo, las mareas juegan un importante papel en la producción de corrientes residuales, y ambas, mareas y vientos se oponen al forzamiento del Pacífico produciendo un persistente giro ciclónico en verano y un giro anticiclónico durante invierno (Lavin *et al.*, 1997, Marinone, 2003). Este tipo de circulación sugiere que sustancias neutralmente flotantes y organismos pasivos queden atrapados en el norte del GDC por prolongados periodos de tiempo. En la entrada del Golfo, tres clases de masas de agua interactúan: el agua fría y de baja salinidad de la Corriente de California (ACC), la cual fluye hacia el sur a lo largo de la costa occidental de Baja California Sur, el Agua Superficial Ecuatorial (ASE) de salinidad intermedia, que fluye dentro del Golfo desde el sureste (La Corriente de Costa Rica), y el agua cálida, de elevada salinidad del Golfo de California (AGC). La influencia de estas masas de agua varía tanto estacional como anualmente (Alvarez-Borrego, 2003).

La temperatura es sumamente variable espacial y estacionalmente en el GDC. La temperatura mensual promedio disminuye de la boca del Golfo al interior, alcanzando un mínimo en

las Grandes Islas, y luego se incrementa ligeramente hacia la parte alta del Golfo. La variabilidad, en contraste, se incrementa hacia el interior, con un mínimo en la región de la boca y un máximo en el alto GDC (Soto-Mardones *et al.*, 1999). El norte del GDC exhibe la más alta y la más bajas temperaturas (32.6° C en agosto y 8.3° C en Diciembre, respectivamente)(Alvarez-Borrego, 2003), e intervalos de 10-32° C son típicos para esta región (Soto-Mardones *et al.*, 1999)(Fig. 3). La temperatura más baja superficial, por fuera de los extremos de la región norte en invierno, se presenta consistentemente en la región de las Grandes Islas, debido a la intensa mezcla por mareas que se presenta en todas las estaciones del año. En contraste, las aguas profundas de la región central y sur son mucho más cálidas que las de las Grandes Islas y del norte del GDC en todos los meses excepto en agosto y septiembre (Soto-Mardones *et al.*, 1999). La máxima temperatura en verano en el GDC es estadísticamente similar a lo largo de todo el Golfo, aunque las mayores temperaturas se registran durante agosto en el norte del GDC (Soto-Mardones *et al.*, 1999). En verano (enero y febrero), las mínimas temperaturas difieren entre regiones con la región sur típicamente 3-40° C más calidas que las de la región norte del Golfo y la de las Grandes Islas (Soto-Mardones *et al.*, 1999). Las aguas cálidas se mantienen consistentemente entre los promedios de ~ 17.3° C en las Grandes Islas y en el norte del GDC y de ~ 21° C en el sur del Golfo durante marzo, y de ~ 24.7° C, ~ 25.6° C, y ~ 27.1° C, respectivamente en junio. Después de agosto y septiembre se eleva a ~ 29.9° C, ~ 30.7° C, y 30.6° C. En noviembre las temperaturas promedian ~23.5° C, ~23.5° C y ~26.8° C entre esas tres regiones, respectivamente (Soto-Mardones *et al.*, 1999). El GDC es la única cuenca de evaporación en el Océano Pacífico, debido a su localización entre dos masas de tierra caliente y de la ausencia de entrada de agua dulce en la región (Roden, 1964, Bray y Robles, 1991).

La salinidad generalmente presenta un gradiente de disminución de norte a sur en el Golfo, con fluctuaciones estacionales de significativa magnitud principalmente en el norte del GDC. Se han reportado en verano en regiones someras salinidades superficiales de ≤ 39.0 partes por mil (ppm) en

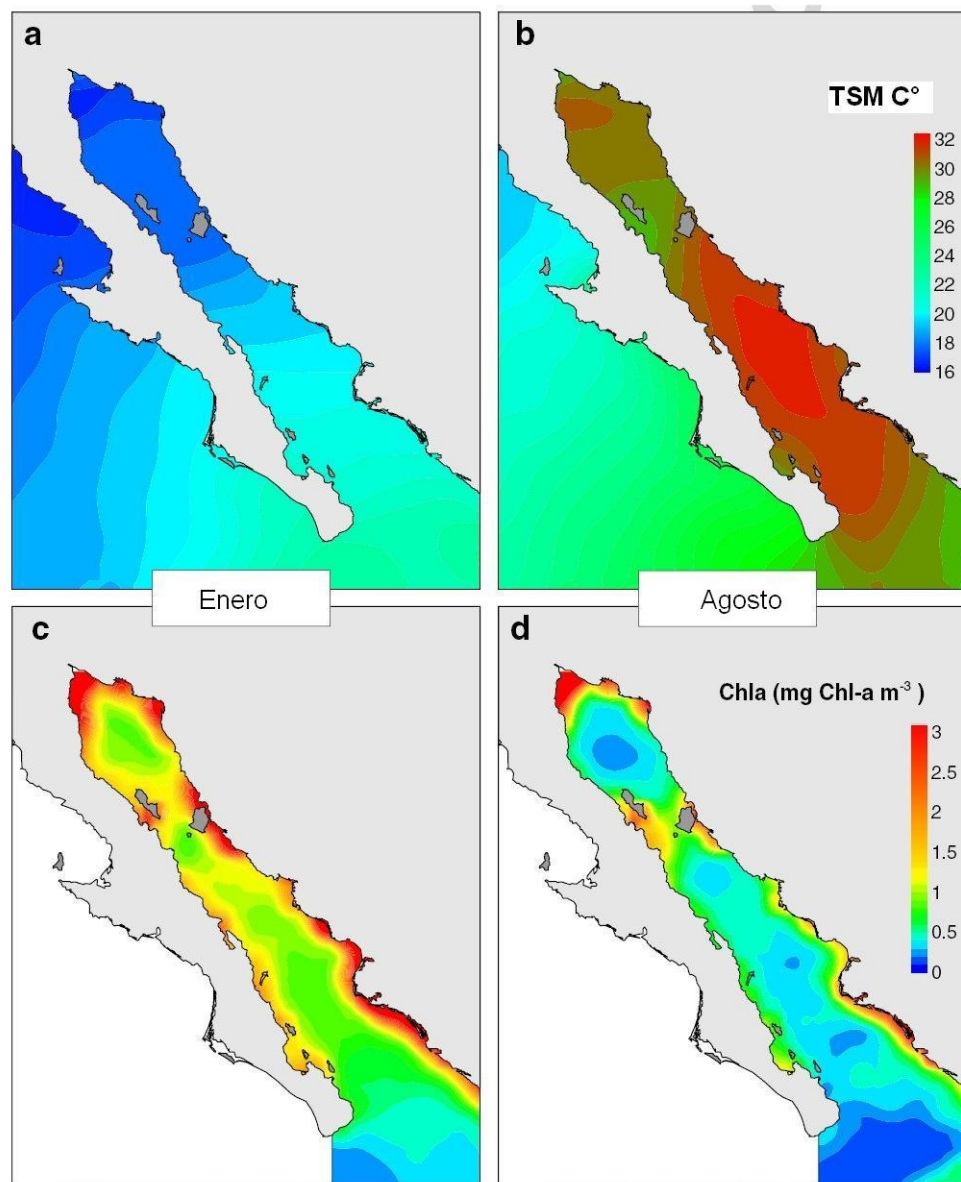


Figura 3. Temperatura promedio superficial del mar del Golfo de California, para enero (a) y agosto (b) calculadas a partir de imágenes mensuales compuestas de sensores AVHRR para el periodo 1998-2004, proporcionadas por la Estación Oceanográfica Satelital del CICESE-BCS; y concentración de pigmentos (c y d) derivados de imágenes del color SeaWiFS para el periodo 1997-2004. (Modificado de Lluch-Cota, *et al.*, 2007).

el norte del GDC (Brusca *et al.*, 2005), mientras que las salinidades superficiales tienen un intervalo de 35.3-37.2 ppt en regiones profundas del norte del Golfo y condiciones similares a las oceánicas en las regiones central y sur del Golfo (35.0-35.8 ppm)(Lavín *et al.*, 1998).

Durante los años 1997-1998 las condiciones oceanográficas del GDC estuvieron ampliamente influenciadas por un evento El Niño Oscilación del Sur (ENSO), y en contraste por La Niña en 1999. Generalmente El Niño suprime la productividad primaria, especialmente en la región sur del Golfo, dando como origen alteraciones en la estructura de la comunidad planctónica (se favorece especies silíceas más tropicales) (Alvarez-Borrego, 2003). Estos eventos, sin embargo, pueden mejorar la producción de fitoplancton en áreas de considerable turbulencia. Por ejemplo, el Canal de Ballenas, puede servir como un área de refugio para animales altamente migratorios durante las condiciones del ENSO. Sin embargo en las islas se ha observado la falla reproductiva en las aves marinas, a pesar de que el fitoplancton se mantiene estable. Es necesario adquirir más datos para documentar los efectos de las condiciones del ENSO en la biota del GDC. Según Alvarez-Borrego (2003) hay una mayor intrusión de la masa de Agua Superficial Ecuatorial (ASE) y del Agua Subtropical Subsuperficial (ASS) asociadas con mayores temperaturas y salinidades, en el Golfo durante las condiciones del ENSO. Durante La Niña, que prevaleció durante 1999, agua fría, de baja salinidad, altamente productiva, asociada a la Corriente de California penetra al GDC (Schwing *et al.*, 2002).

I.7.2. Fertilización y producción primaria

El enriquecimiento de nutrientes se debe principalmente a la fuerte mezcla por mareas que se lleva a cabo anualmente alrededor de las Grandes Islas, y a las surgencias costeras eólicas que se presentan en invierno a lo largo de la costa oriental del Golfo. La fuerte mezcla por mareas conduce a un área de fuerte mezcla vertical y de un continuo flujo de agua fría rica en nutrientes hacia la capa

eufórica, y hacia un refugio térmico para especies templadas durante la etapa cálida del año o en eventos cálidos interanuales (Lluch-Belda *et al.*, 1986). El segundo mecanismo de fertilización, las surgencias costeras, son similares a las que se presentan en la costa occidental de la Península de Baja California, pero a diferencia de lo que sucede en regiones costeras abiertas, donde el fitoplancton es transportado mar abierto, las surgencias del GDC enriquecen las aguas localizadas alrededor de las islas y la costa oriental peninsular, permaneciendo atrapadas dentro de la cuenca, contribuyendo a generar una mayor productividad primaria por unidad de área (Lluch-Cota *et al.*, 2007).

Los niveles de producción primaria integrada se encuentran normalmente entre $1 \text{ gCm}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Kahru *et al.*, (2004) obtuvieron series de tiempo de concentraciones de clorofila a superficial (C_{sat}) y de la producción primaria neta de fitoplancton (NPP, por sus siglas en inglés) para 12 sub-áreas dentro del Golfo de California, a partir de datos satelitales de OCTS, SeaWiFS, MODIS, AVHRR y del modelo de productividad primaria VGPM. Estas series de tiempo mostraron una variabilidad en diferentes escalas, incluyendo un ciclo anual como el periodo dominante para todas las áreas prospectadas, excepto hacia el sur de las Grandes Islas, donde un ciclo semi-anual fue el representativo.

I.7.3. Diversidad biológica

El Golfo de California es una de las más diversas comunidades de todo el mundo, con 4,852 especies de invertebrados (excluyendo copepodos y ostracodos), 891 especies de peces y 222 tetrapodos. También en el GDC existe una asombrosa diversidad de mamíferos marinos: 35 especies (4 pinípedos, y 31 cetáceos) (Aureoles-Gamboa, 1993). El Golfo cuenta con cerca de 922 islas que albergan alrededor de 90 especies endémicas de plantas y animales (cerca del 10% del total de las especies), incluyendo a 60 reptiles endémicos. En el caso de los peces, hay en el GDC 77 casos de

peces endémicos, 10% del total de especies documentadas para la región (Enríquez-Andrade *et al.*, 2005).

I.7.4. Pesquerías

La pesca es la actividad humana más relevante en el Golfo de California, con un fuerte componente social y cultural y con un amplio espectro de problemas asociados. En el Golfo se han desarrollado diferentes pesquerías, que van desde la pesca industrializada pelágica hasta la pesca artesanal con embarcaciones pequeñas, cada una de ellas con sus capturas particulares, diferentes niveles de variabilidad, condiciones y número de pescadores, impacto social y económico, magnitud de los conflictos y retos de manejo pesquero (Lluch-Cota, *et al.*, 2007).

La pesca de diversas especies de camarones, el café (*Farfantepenaeus californiensis*), el blanco (*Litopenaeus vannamei*), y el azul (*L. stylirostris*) en el Golfo de California, es la pesquería más importante de México en términos de ingresos económicos y empleo. Representa el 40% del valor de la producción total pesquera del país, con ingresos de cerca de \$132 millones de dólares por temporada, y generando aproximadamente 30,000 empleos directos e indirectos. Basados en observaciones informales, el arrastre intensivo por casi 60 años en la región norte del GDC, ha producido efectos negativos sobre la epifauna e infauna, como también a causado la resuspensión de los sedimentos debido a la constante alteración del bentos y por ende de la ecología de la región (Brusca, *et al.*, 2005).

También se ha desarrollado en el GDC una pesquería importante de peces pelágicos menores, que en términos de volúmenes de producción es la más grande de México, contribuyendo con el 40% de las capturas totales marinas (SEPESCA, 1990). Aunque esta es una pesquería multiespecífica, la principal especie es la sardina del Pacífico (*Sardinops caeruleus*) debido a su mayor contribución a las capturas y mayor preferencia por la flota, y consecuentemente, la mayor

variabilidad total en los rendimientos de esta pesquería se debe a los cambios de esta especie (Nevárez-Martínez, 1990). La pesquería se desarrolló principalmente durante la década de los 70's y alcanzó su máxima producción en la temporada 1988-89, y desde entonces, la captura promedio de la sardina del Pacífico se ha mantenido arriba del 50% de su máximo histórico. A principios de 1990 sin embargo ocurrió un dramático colapso disminuyendo las capturas hasta el 3% de su máximo histórico en dos años. Posteriormente se dio una rápida recuperación con las capturas alcanzando el 97% del máximo histórico en tres temporadas, para disminuir nuevamente durante El Fenómeno del Niño 1997/1998 y desde entonces se ha ido incrementando gradualmente (Lluch-Cota *et al.*, 2007).

La pesquería del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) es otra de las pesquerías importantes dentro del GDC., aunque su pesca industrial es relativamente reciente. Las capturas de calamar en el golfo comenzaron a principios de los años 70's principalmente por embarcaciones menores a una escala local. Para 1980 con la llegada de barcos más grandes, la captura anual alcanzó las 22,000 t. En 1982 la pesquería se colapso y el calamar desapareció virtualmente del golfo durante casi una década. Este reapareció en 1989 y la pesquería reinició operaciones en 1993. Las capturas rápidamente se incrementaron hasta las 140,000 t en 1997 (Lluch-Cota *et al.*, 2007).

También hay dentro del GDC una pesca dirigida a peces pelágicos grandes, principalmente atunes (atún aleta amarilla, *Thunnus albacares*), el skipjack (*Katsuwonus pelamis*), marlines (márlin rayado, *Tetrapturus audax*, márlin azul, *Makaira nigricans*, márlin negro, *Makaira indica*, pez vela, *Istiophorus platypterus*, y el pez espada *Xiphias gladius*), dorado (*Coryphaena hippurus*) y cerca de 40 especies de tiburones, incluyendo *Mustelus*, *Carcharhinus*, *Alopias*, *Sphyrna* y *Squatina*.

Finalmente en el Golfo de California numerosas asentamientos humanos costeros dependen de las pesquerías artesanales de pequeña escala, que explotan numerosas especies de peces óseos, elasmobranquios, moluscos y crustáceos. Las pesquerías costeras en esta región comprenden capturan cerca de 70 especies, con una captura anual promedio de 200,000 t (Enriquez-Andrade *et*

al., 2005). En estas pesquerías se emplean principalmente redes agalleras, líneas con anzuelos y trampas. Según los registros del año 2001, existen 56,174 pescadores y 23,304 pangas. Con pocas excepciones, los recursos naturales en los bordes intermareales (0-10 m de profundidad, como ostiones, almejas, langostas entre otros) se encuentran sobreexplotados o intensamente explotados en años recientes, y algunos de sus poblaciones se ha reducido severamente (Lluch-Cota *et al.*, 2007).

CAPITULO II

Variación morfológica y dimorfismo sexual en la raya de California, *Raja inornata*, Jordan y Gilbert, 1881 del Golfo de California, México.

II.1 INTRODUCCIÓN.

La familia Rajidae comprende un grupo de especies cosmopolita que habita en un amplio intervalo de profundidades, que van de los 50 hasta los 3,000 m. Se les encuentra en aguas someras de mares templados y subpolares, mientras que en latitudes tropicales los miembros de esta familia se encuentran restringidos entre la plataforma externa y las profundidades abisales (<3,000 m) (Ishiyama, 1967; McEachran y Miyake, 1990). Existen dentro de esta familia de batoideos al menos 15 géneros con aproximadamente 136 especies, constituyendo la mayor familia de condriictios (Compagno, 2005).

Aunque la fauna de Rajiformes en aguas del Pacífico Oriental Tropical es aparentemente pobre en número de especies en comparación con otras regiones, esto puede, deberse en parte, al reducido esfuerzo de muestreo (McEachran y Miyake, 1984). El conocimiento de la taxonomía, sistemática e historias de vida de las rayas que habitan el Golfo de California (Mar de Cortés) es escaso. Uno de los principales problemas que enfrentan los biólogos en México es la dificultad por identificar correctamente las diversas especies de elasmobranquios capturados por las embarcaciones menores artesanales y por las embarcaciones de mediana altura (Castillo, 1992). Los Rajiformes no son la excepción. Ishiyama (1958, 1967) mencionó la dificultad de poder distinguir entre las diversas especies de Rájidos en función de la complejidad de su morfología externa, particularmente entre los individuos juveniles e inmaduros. Ishihara y Ishiyama (1985) y Ishihara (1987) afirmaron que la taxonomía de los Rájidos el Pacífico Norte permanece confusa debido en

gran parte al uso de caracteres taxonómicos ambiguos y a la insuficiente información sobre la variación morfológica de cada especie.

Existen pocos trabajos que describen el crecimiento alométrico y el dimorfismo sexual en los elasmobranquios, a pesar de la importancia de documentar la variación morfológica en los Rájidos. Bass (1973) documentó diferencias en los sexos, variación individual y cambios ontogenéticos en los tiburones esciliorínidos, carcarínidos y esfírnidos. Hubbs y Ishiyama (1968) encontraron que numerosas especies de Rájidos seguido difieren en el tamaño relativo de numerosas partes de su cabeza, tronco, cola y aletas, como también entre sexos. La mayoría de los estudios de dimorfismo sexual en los Rájidos y rayas se han enfocado sobre las diferencias en la forma de los dientes (Feduccia y Slaughter, 1974, McEachran, 1976, y Kajiura y Tricas, 1996). Braccini y Chiaramonte (2002a) condujeron un profundo estudio sobre la variación intraespecífica de la morfología externa de la raya *Psammobatis extenta*, en Argentina.

Treinta y cinco especies de rajiformes se han documentado en aguas de México (Castro-Aguirre y Espinosa-Pérez, 1996). Durante la temporada de pesca de merluza en la región norte del Golfo de California, cientos de especímenes pertenecientes a 5 especies de Rájidos son capturados por la pesca de arrastre profunda: la raya de California, *Raja inornata* (California skate) (Jordan y Gilbert, 1881); la raya chillona, *Raja velezi* (rasptail skate) (Chirichigno, 1973); la raya hocicona, *Raja rhina* (longnose skate) (Jordan y Gilbert, 1880), la raya de Ecuador, *Raja equatorialis*, (ecuatorial skate) (Jordan y Bollman, 1890); y la raya de Cortéz, *Raja cortezensis* (Cortez skate). *Raja inornata*, *R. rhina* y *R. cortezensis* son parte del denominado “Ensamble *Raja* del Pacífico Norte” que se distribuye desde el Mar de Bering hasta las costas de la Península de Baja California (McEachran y Miyake, 1990). Estas tres especies también habitan dentro del Golfo de California junto con *R. cortezensis* considerada especie endémica del Golfo (McEachran y Miyake, 1988). La captura incidental comercial del ensamble de rayas compuesto por *R. inornata*, *R. rhina* y *R. velezi*

han sido denominadas “mantas coreanas” por los pescadores de arrastre locales debido a que algunos volúmenes de sus capturas han sido exportadas a Corea recientemente.

R. inornata es la especie de Rájido más abundante en las capturas incidentales de las operaciones de arrastre profundas dirigidas a la captura de la merluza del Pacífico Norte (*Merluccius productus*) en la región norte del Golfo de California. Esta especie ocurre desde el Estrecho de Juan de Fuca, en Washington, E.U. hasta el centro de Baja California, México (Eschmeyer, *et al.*, 1984). El primer registro de *R. inornata* para el Golfo de California fue presentado por Castro-Aguirre *et al.* (1970) después de haber capturado a cinco rayas frente a Puerto Peñasco, Punta Lobos y la Isla Ángel de la Guarda (de la región centro-norte del Golfo). Desde entonces no existen registros ni información reciente sobre la distribución, historia de vida y ecología de *R. inornata* dentro del Golfo de California.

Este artículo es parte de un estudio más extenso orientado al estudio de la historia de vida de *R. inornata*. En este estudio caracteres morfométricos y merísticos de *R. inornata* fueron analizados con el objeto de determinar cambios con el crecimiento (ontogenético) y diferencias entre sexos. Debido a la similaridad en la morfología externa entre *R. inornata* y *R. cortezensis* (McEachran y Miyake, 1988) fue realizado de forma adicional un análisis discriminante entre ambas especies comparando especímenes recientemente colectados en la región norte del Golfo de California y ejemplares de museo, con el objeto de encontrar caracteres de la morfología externa que pueden ser empleados para una rápida y confiable identificación de ambas especies en el campo.

II.2. MATERIAL Y METODOS

II.2.1. Colecta de muestras

Las muestras fueron colectadas a partir de seis viajes de pesca comercial a bordo de la embarcación arrastrera “ESCAMA VI” de Puerto Peñasco, Sonora (31° 20’ W; 113° 35’ N) y de un viaje de pesca en la embarcación camaronera “OVIEDO III” de San Felipe, Baja California (114° 49’ W; 31° 01’ N), todos realizados durante el periodo comprendido entre Marzo 2003 y Abril del 2004. La mayoría de las rayas recolectadas fueron obtenidas de las capturas del “ESCAMA VI”, que pescó en un intervalo de profundidad de 68-276 m en el norte del Golfo de California, mientras que el “OVIEDO III” pesco en un intervalo de profundidad de 28.8-216 m.

Cuarenta y cinco machos (227-525 mm longitud total L_T) y cincuenta y dos hembras (226-690 mm LT) fueron recolectadas y examinadas para análisis morfométricos y merísticos. Las abreviaciones de las 26 variables morfométricas empleadas en el presente estudio se presentan en la Tabla I. Las variables morfométricas fueron medidas siguiendo los criterios de Bigelow y Schroeder (1953), Hubbs y Ishiyama (1968) y Leible (1988) (Fig. 4). La longitud total (L_T) fue medida al milímetro más cercano. El resto de las variables morfológicas fueron medidas a la décima de milímetro más cercana. La masa corporal total fue medida también al gramo más cercano. Para las comparaciones entre sexos se empleo estadística estándar (prueba- t y ANCOVA).

Ya que *Raja inornata* y *Raja cortezensis* son excepcionalmente similares en su morfología externa, 13 ejemplares de *R. cortezensis* fueron examinados adicionalmente para revisar las características diagnósticas empleadas para su descripción original. Cuatro ejemplares fueron recolectados en el campo en el presente estudio, ocho fueron examinados en la Colección Ictiológica del Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, y uno más de la Colección de Vertebrados Marinos de la Institución de Oceanografía SCRIPPS, de los Estados Unidos de Norteamérica.

Tabla I. Lista de mediciones morfométricas tomadas en *R. inornata* y *R. cortezensis*. Abreviaciones y nombre de las variables son aquellas que se usan en el texto.

Abreviación	Descripción
LT	Longitud total
AD	Ancho de disco
LD	Longitud del disco
DMMA	Distancia del morro a la máxima anchura del disco
LAP	Longitud anterior pectoral
LPP	Longitud posterior pectoral
LPORB	Longitud preorbital
DIO	Distancia Interorbital
DO	Diametro orbital
LES	Longitud espiracular
DIE	Distancia interespiracular
LPN	Longitud prenasal
LPORA	Longitud preoral
DIN	Distancia internostilos
AB	Ancho de boca
D1AB	Distancia entre las 1ras aberturas branquiales
D5AB	Distancia entre las 5tas aberturas branquiales
DMC	Distancia morro-cloaca
LALP	Longitud anterior del lóbulo pélvico
LIPLP	Longitud interna posterior del lóbulo pélvico
MDP	Máxima distancia entre aletas pélvicas
DC1D	Distancia cloaca – 1ra aleta dorsal
DC2D	Distancia cloaca – 2da aleta dorsal
B1AD	Base 1ra aleta dorsal
B2AD	Base 2da aleta dorsal
DCAC	Distancia cloaca – aleta caudal

II.2.2. Análisis de datos

II.2.2.1 Alometría

Para cada medición morfométrica se calculo para sexos separados el promedio aritmético, desviación estándar y coeficiente de variación ($CV\%$). Las dimensiones

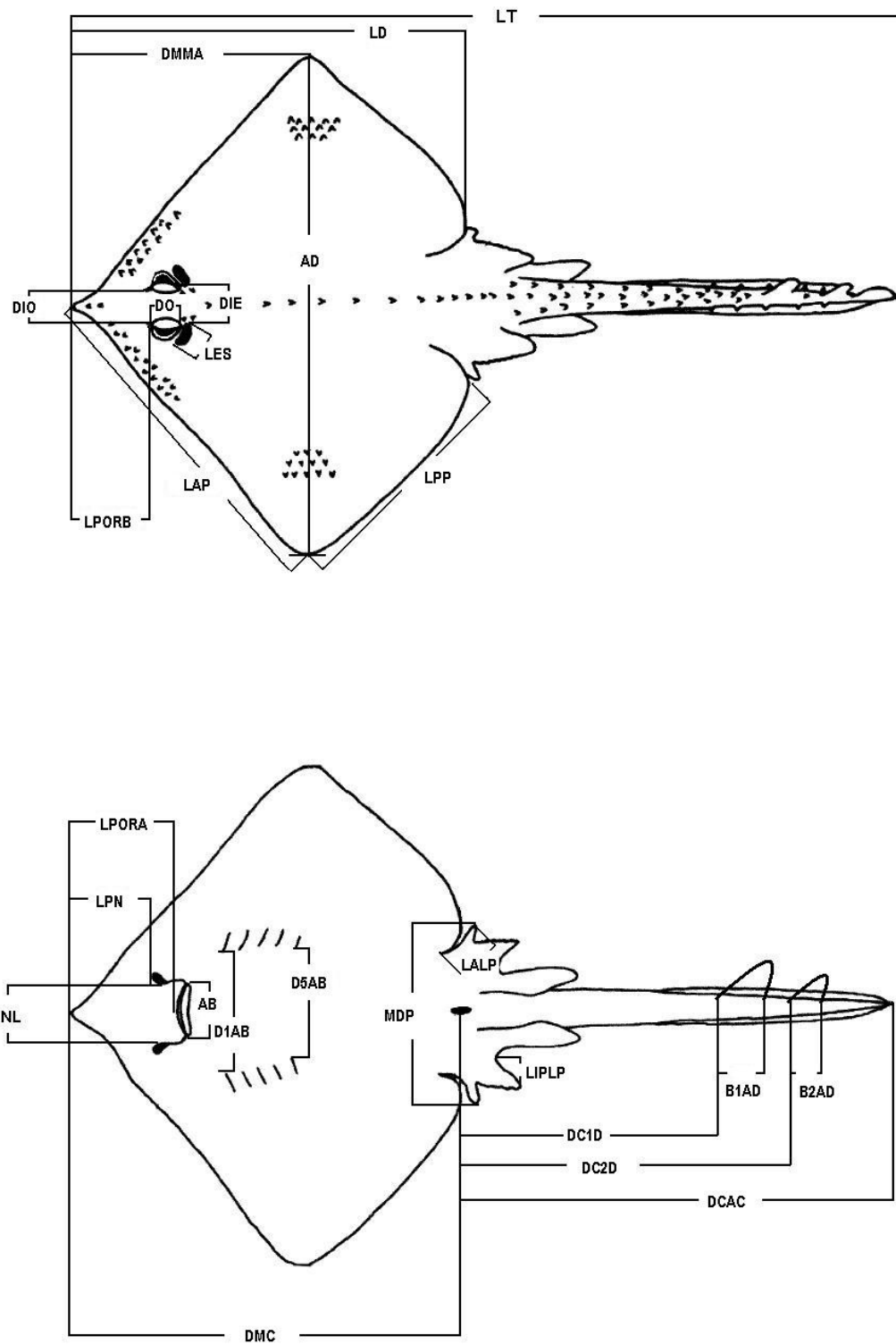


Figura 4. Mediciones morfométricas de *R. inornata* y *R. cortezensis*. (A) Vista dorsal, (B) Vista ventral (consultar tabla 1 para definiciones).

morfométricas (expresadas como porcentaje de la L_T) fueron graficadas contra la longitud total. Para determinar su relación alométrica con respecto a la L_T , las variables y la L_T fueron transformadas a $\log_{10}$ y las pendientes de la regresión calculadas (Peters, 1983). La significancia estadística de las pendientes resultantes de dichas relaciones fueron probadas empleando una prueba t (Braccini y Chiaramonte, 2002b). Posteriormente las variables morfométricas fueron divididas en tres categorías de acuerdo con Gould (1965) y Fairbairn (1997): alometría positiva (+A), también llamada “hiperalometría”, cuando la pendiente (el coeficiente de alometría) fue significativamente > 1.0 y la variable proporcional aumento de forma relativa a la L_T ; alometría negativa (-A) (hipoalometría), cuando la pendiente fue significativamente < 1.0 y la variable proporcional decreció en relación a la L_T ; y isometría o “similaridad geométrica” (I) cuando la pendiente no fue estadísticamente diferente de 1.0, indicando una proporcionalidad directa entre la variable y la L_T .

II.2.2.2 Dimorfismo sexual

Para examinar las diferencias de las dimensiones morfométricas de *R. inornata* entre sexos cada variable fue graficada con la L_T y la pendiente y elevación de la regresión fue calculada. Las posibles diferencias entre las regresiones lineales (si las pendientes y elevaciones son homogéneas) entre hembras y machos fueron probadas por análisis de covarianza (ANCOVA) (Zar, 1999).

II.2.2.3. Conteos merísticos

Los aguijones orbitales, medio dorsales e interdorsales fueron contados en ambos sexos de *R. inornata*. Las espinas malares y alares también fueron contadas en los machos. De 33 hembras (354-589 mm L_T) y 30 machos (435-520 L_T) se contaron el número de vértebras precaudales y totales. Las mandíbulas de 33 hembras (228-560 mm L_T) y 55 machos (170-613 mm L_T) de *R. inornata* fueron extraídas, limpiadas, secadas y examinadas. El número de hileras de dientes de cada

mandíbula fueron contadas y la variación en la dentición entre sexos y tallas fue documentada. Los dientes fueron clasificados dentro de dos grupos con base en su morfología: 1) dientes con cúspides redondas (*R*) y, 2) dientes con cúspides punteadas (*P*) (McEachran y Stehmann, 1984; Braccini y Chiaramonte, 2002b).

II.2.2.4 Comparación entre *R. inornata* y *R. cortezensis*

Para investigar las diferencias morfométricas entre *R. inornata* y *R. cortezensis* se condujo un análisis discriminante por etapas (AD_e) con el objeto de maximizar las diferencias entre tres grupos de individuos: hembras y machos de *R. inornata* y machos de *R. cortezensis*. Para tal efecto se emplearon 18 variables morfométricas. El análisis discriminante que los grupos posean dispersiones iguales, y que las varianzas de las variables sean las mismas en sus respectivas poblaciones de donde los individuos fueron obtenidos (McGarigal, *et al.*, 2000). Para probar la normalidad de los valores canónicos, (la homogeneidad de varianza entre grupos), se aplicó la Prueba de Laveine sobre la distribución de los residuales resultantes de un ANOVA realizado para cada variable discriminante. Para probar la normalidad multivariante de la estructura de los datos originales fue evaluado el coeficiente de apuntamiento (skewness), la curtosis y la normalidad de los valores canónicos. También se examinaron las gráficas de probabilidad normal de los mismos valores canónicos. Para interpretar las funciones canónicas se emplearon los valores y signos de los coeficientes canónicos estandarizados. Para comparar las magnitudes relativas de los eigenvalores para determinar que tanto del poder discriminatorio total es proporcionado por cada función, se calculo la *varianza relativa porcentual* (Φ_i), la cual se define como:

$$\Phi_i = \frac{\lambda_i}{\sum_{i=1}^Q \lambda_i} \quad (1)$$

Donde Φ_i es la varianza relativa porcentual de la i -ésima función canónica y λ_i es el eigenvalor correspondiente a la i -ésima función. También fue estimado el *coeficiente de correlación canónica* (R_{ci}) que es una medida de la correlación múltiple entre el conjunto de las variables discriminantes y la correspondiente función canónica (McGarigal *et al.* 2000):

$$R_{ci} = \sqrt{\frac{\lambda_i}{1 + \lambda_i}} \quad (2)$$

Donde R_{ci} es la correlación canónica de la i -ésima función canónica y λ_i es el eigenvalor correspondiente de la i -ésima función canónica. Con el objeto de disminuir el efecto de la alometría y porque el dimorfismo sexual está generalmente más acentuado en individuos maduros (Braccini y Chiaramonte, 2002b), solo se emplearon para el análisis rayas maduras. Este grupo comprendió 35 machos y 39 hembras de *R. inornata* y 11 machos de *R. cortezensis*.

La madurez sexual de los ejemplares machos se evaluó en base a la calcificación de los claspers, la longitud de los testículos y a la extensión de las glándulas de los claspers, mientras que en las hembras fue el ancho de la glándula oviducal, el diámetro de los oocitos, el desarrollo de los ovarios y la presencia de capsulas en formación en las glándulas oviducal y cápsulas depositadas en los úteros. La talla de primera madurez en machos de *R. inornata* fue observada a los 447 mm de L_T , y para las hembras fue de 470 mm L_T . Los 11 individuos de *R. cortezensis* examinados en el presente estudio fueron todos maduros. El macho maduro más pequeño midió 321 mm L_T .

II.3. RESULTADOS

II.3.1. Morfometría

Las variables morfométricas que mostraron un coeficiente de variación ($CV\%$) mayor al 10% en los machos fueron LES, B2AD, DIO y LAP, mientras que en las hembras fueron LES y LAP. Por otra parte, las mediciones más grandes (AD, LD, DMC y DCAC) presentaron un $CV\%$ menor al 4.2% en ambos sexos (Tabla II).

II.3.2. Alometría

Las hembras presentaron los mayores porcentajes en dieciséis caracteres morfométricos mientras que en los machos las mayores proporciones se observaron en ocho (Tabla II). Los machos presentaron doce dimensiones con alometría negativa ($-A$) y el resto poseía relaciones isométricas (I) con respecto a la L_T (Prueba t , grados de libertad.= 43, $P<0.05$) (Tabla III). En las hembras cinco dimensiones tuvieron una relación $+A$ y dos mediciones presentaron $-A$ con la L_T (Prueba t , g.l.=50, $P<0.05$). Catorce dimensiones mostraron una relación I con la L_T ($P>0.05$)(Tabla III).

II.3.3. Dimorfismo sexual

Los análisis de covarianza (ANCOVA) de cada una de las relaciones entre las variables y la longitud total revelaron que DMMA, LAP, LPP, LPORB, PNL, LPORA, D1AB, D5AB y DCAC fueron significativamente diferentes entre machos y hembras (dimórficas) (Fig.5). Solo las dimensiones DMMA, LAP y DCAC fueron mayores en machos.

Tabla II. Variables morfométricas expresadas como porcentaje de la longitud total.

	<i>Machos (n = 45)</i>				<i>Hembras (n = 52)</i>			
	Intervalo	Media	D.E.	C.V.	Intervalo	Media	D.E.	C.V.
$L_{T(mm)}$	227.0-525.0	476.1	61.4	13.0	226.0-690.0	505.0	101.0	20.0
AD	60.0-70.8	65.3	2.6	4.1	60.8-71.7	67.8	2.0	2.9
LD	48.4-58.4	53.3	2.2	4.2	48.5-58.1	55.1	1.6	3.0
DMMA	28.4-37.2	32.7	2.4	7.5	27.2-38.8	34.0	2.2	6.5
LAP	41.6-51.7	46.1	2.0	4.4	42.7-51.3	47.5	1.7	3.7
LPP	25.5-34.3	29.3	2.3	8.0	25.6-35.3	31.0	1.8	5.8
PORB	11.4-15.8	13.2	1.0	7.3	13.0-17.2	15.5	0.7	4.7
DIO	3.4-5.7	4.3	0.5	11.1	3.8-6.6	4.7	0.4	8.6
DO	1.6-3.8	2.8	0.5	17.3	1.5-3.8	2.6	0.4	17.5
LES	2.4-4.0	3.2	0.4	12.0	2.5-4.8	3.4	0.4	12.0
DIE	5.2-7.0	6.0	0.3	6.1	5.2-6.8	6.2	0.3	4.8
LPN	9.0-12.5	10.3	0.7	7.5	10.6-13.3	12.3	0.5	4.2
LPORA	12.0-16.1	13.5	0.8	6.7	13.5-17.3	16.0	0.6	4.0
DIN	6.2-8.5	7.3	0.4	6.4	6.5-9.0	8.0	0.3	4.6
AB	7.2-9.9	8.4	0.5	5.8	7.5-9.6	8.5	0.4	5.1
D1AB	13.6-17.3	15.5	0.8	5.6	15.5-18.7	17.0	0.7	4.6
D5AB	6.3-8.7	7.7	0.6	8.0	7.7-11.0	9.5	0.6	6.6
DMC	47.0-54.6	49.6	1.4	3.0	47.1-56.4	52.7	2.0	4.0
LALP	8.3-14.3	11.8	1.2	10.4	9.2-14.4	11.2	1.2	11.1
LIPLP	1.2-5.8	4.4	1.0	22.5	4.1-9.3	6.7	1.0	15.4
MDP	27.7-35.3	32.0	2.0	6.0	21.3-37.6	32.3	3.1	9.7
DC1D	30.0-37.0	33.2	1.6	4.9	24.6-35.8	30.4	1.9	6.5
DC2D	30.0-37.0	33.2	1.6	4.9	24.5-35.8	30.4	2.0	6.5
B1AD	4.2-6.0	5.0	0.3	6.6	3.7-5.6	4.7	0.3	8.0
B2AD	3.3-6.5	5.5	0.6	11.1	3.7-5.6	4.7	0.3	8.0
DCAC	47.2-53.7	49.8	1.2	2.6	39.8-51.2	46.0	2.0	4.2

II.3.4. Conteos Merísticos

Los conteos de las series de espinas y aguijones revelaron una significativa variabilidad entre tamaños y sexos. Las hembras mostraron un número mayor de aguijones en las series orbitales,

Tabla II. Variables morfométricas expresadas como porcentaje de la longitud total.

Tabla III. Análisis alométrico de las mediciones morfométricas de machos y hembras de *R. inornata*. Los valores dados ($\log a+b$) son de la ecuación $\log (\text{dimensión})=\log a+b \log (L_T)$. Los patrones de incremento son: +A, alometría positiva; -A, alometría negativa; I, isometría.

Dimensión	Machos (n= 45)				Hembras (n= 52)			
	Log a	b	r ²	Incremento	Log a	b	r ²	Incremento
AD	0.053	0.910	0.93	- A (P<0.05)	-0.178	1.004	0.99	I (P=0.28)
LD	-0.305	1.011	0.93	I (P=0.47)	-0.324	1.024	0.99	I (P=1.0)
DMMA	-0.586	1.037	0.71	I (P=0.67)	-0.728	1.096	0.94	+ A (P<0.05)
LAP	0.093	0.839	0.83	- A (P<0.05)	-0.399	1.028	0.98	I (P=1.0)
LPP	0.704	0.539	0.36	- A (P<0.05)	-0.346	0.939	0.93	I (P=1.0)
LPORB	-0.091	0.705	0.80	- A (P<0.05)	-0.841	1.011	0.96	I (P=0.88)
DIO	-0.769	0.777	0.59	- A (P<0.05)	-1.560	1.088	0.92	+ A (P<0.05)
DIE	-0.562	0.753	0.85	- A (P<0.05)	-0.837	0.861	0.92	- A (P<0.05)
LPN	-0.157	0.691	0.67	- A (P<0.05)	-0.875	0.987	0.96	I (P=0.96)
LPORA	-0.125	0.721	0.84	- A (P<0.05)	-0.709	0.967	0.96	I (P=1.0)
DIN	-0.602	0.800	0.68	- A (P<0.05)	-1.356	1.096	0.93	+ A (P<0.05)
AB	-0.921	0.942	0.87	I (P=1.0)	-0.992	0.971	0.95	I (P=1.0)
D1AB	-0.209	0.776	0.75	- A (P<0.05)	-0.855	1.031	0.96	I (P=1.0)
D5AB	0.186	0.515	0.38	- A (P<0.05)	-1.297	1.101	0.94	+ A (P<0.05)
DMC	-0.015	0.893	0.85	- A (P<0.05)	-0.509	1.085	0.97	+ A (P<0.05)
MDP	-0.219	0.897	0.74	I (P=1.0)	-0.727	1.087	0.83	I (P=1.0)
DC1D	-0.564	1.031	0.85	I (P=0.88)	-0.207	0.891	0.49	I (P=1.0)
DC2D	-0.225	0.937	0.54	I (P=0.90)	-0.080	0.876	0.55	I (P=1.0)
B1AD	-1.529	1.082	0.40	I (P=0.68)	-1.452	1.047	0.90	I (P=0.99)
B2AD	-1.297	1.014	0.44	I (P=0.07)	-1.029	0.897	0.76	I (P=1.0)
DCAC	-0.377	1.028	0.97	I (P=1.0)	-0.017	0.881	0.98	- A (P<0.05)

mediodorsales e interdorsales (Tabla IV). Para los agujones de la serie orbital, que en este estudio incluyeron los agujones preorbitales, postorbitales y espiraculares, se estimó una relación significativa con la L_T para ambos sexos (hembras, $r^2= 0.64$, $F_{1,52}= 95.78$, $P<0.05$; machos, $r^2= 0.16$, $F_{1,45}= 8.58$, $P<0.05$)(Fig. 6A).

Solo en hembras se observó una relación significativa entre el número de agujones mediodorsales y la L_T ($r^2= 0.32$, $F_{1,55}= 25.97$, $P<0.05$ (Fig. 6B). Los machos presentaron de 1 a 3 hileras de agujones en la cola, dos hileras laterales y una hilera media. Los especímenes más pequeños (291-493 mm L_T) no presentaron hileras laterales. En la mayoría de las hembras se observaron 3 hileras de agujones en la cola, aunque algunas hembras grandes (492-613 mm L_T) poseían 5 hileras de agujones. Los machos presentaron un intervalo de 7-24 ganchos malares

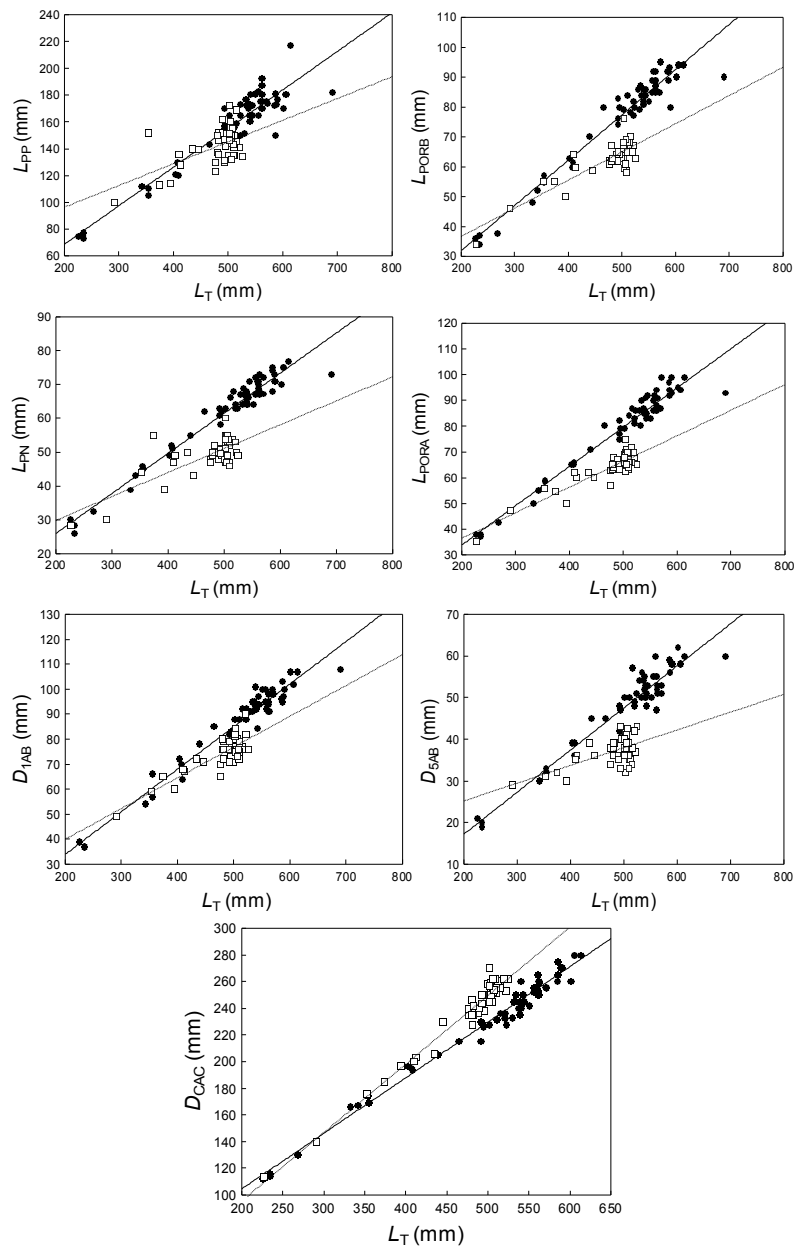


Figura 5. Relaciones morfométricas dimórficas de *R. inornata*; (□) machos, (●) hembras.

arreglados en un patrón de 2-3 hileras y un intervalo de 11-21 ganchos alares arreglados en una sola hilera. Los ganchos malares y alares no se observaron en machos con una talla inferior a <394 mm L_T .

Tabla IV. Valores merísticos de *R. inornata*, número de aguijones, ganchos, radios pectorales, vértebras e hileras de dientes.

	<i>Machos</i> (Intervalo)	<i>Hembras</i> (Intervalo)
Aguijones orbitales	6-14 (47)	5-20 (56)
Aguijones mediodorsales	0-8 (48)	2-13 (57)
Aguijones interdorsales	1-6 (40)	1-9 (43)
Espinas alares	11-21 (40)	
Espinas malares	7-24 (40)	
Radios pectorales	72-78 (35)	66-78 (34)
Vértebras precaudales	23-28 (30)	23-28 (33)
Vértebras totales	96-114 (11)	102-116 (10)
Hileras dientes (mand. sup.)	34-46 (33)	32-47 (55)
Hileras dientes (mand. inf.)	34-43 (33)	36-46 (55)

El número de radios pectorales, vértebras precaudales y el número total de vértebras entre sexos fue similar (Tabla IV). *R. inornata* presentó un marcado dimorfismo sexual en la morfología dental. Los dientes en ambos sexos se encuentran arreglados en hileras paralelas transversas. En hembras de todas las tallas (juveniles y adultas), los dientes son de tipo romboidal con una sola cúspide central orientada posteriormente. Los dientes sinfisales en las hembras presentaron una cúspide central más desarrollada que la de los dientes comisurales (Figs. 7A y 4B). En los machos existe una transición entre los dientes de cúspides redondas observados en los juveniles (machos <412 mm L_T) a dientes con cúspides conspicuamente elongadas en forma de aguja en individuos adultos (machos >480 mm L_T) (Figs. 7C y 7D). Los dientes comisurales de los machos son semejantes a los dientes romboidales observados en las hembras. Los conteos de hileras de dientes en ambas mandíbulas no difirieron estadísticamente. Tampoco el número de hileras de dientes estuvo relacionado con la talla o el sexo.

II.3.5. *R. inornata* versus *R. cortezensis*

De los 18 caracteres morfométricos originales que se pretendieron utilizar en el análisis discriminante (*AD*), 4 de ellos fueron eliminados debido a que mostraron una alta correlación pareada ($r= 0.7$) (L_T , *AD*, *LD*, y *LAP*) y 2 más (*DC1D* y *DC2D*) fueron excluidos ya que los residuales resultantes de sus análisis de varianza respectivos, mostraron ausencia de normalidad. Finalmente el análisis discriminante empleo 12 caracteres morfométricos provenientes de tres grupos de individuos, (1) hembras de *R. inornata*, (2) machos de *R. inornata* y (3) machos de *R. cortezensis*. El modelo generado que mejor discriminó entre los tres grupos fue estadísticamente significativo (Lambda de Wilk's= 0.0232; $F= 86.75$, $P<0.00$).

Las variables que mejor discriminaron entre los grupos fueron: *DCAC*, *D5AB*, *LPORB*, *MDP*, y *LPORA*. El mayor valor de la Lambda parcial de Wilk's fue determinada para *PORAL*, 0.943 (Tabla V).

El análisis discriminante generó dos funciones discriminantes (variables canónicas) que fueron formadas por cinco variables con sus respectivos coeficientes, tanto estandarizados como no estandarizados. La primera función discriminante separó claramente a las hembras de *R. inornata*, de los machos de *R. inornata* y de *R. cortezensis* (Fig. 8). Los coeficientes canónicos negativos de los machos (de ambas especies) contrastaron con los valores positivos calculados para las hembras de *R. inornata*. La primera función discriminante mostró como *DCAC* fue el principal carácter que discriminó entre hembras y machos de ambas especies (*DCAC* fue el único carácter con un coeficiente estandarizado con signo negativo).

La segunda función separó individualmente cada grupo de machos de las dos especies empleando principalmente las variables *LPORA* y *D5AB*, que mostraron coeficientes negativos. La varianza relativa porcentual (Φ) de la primera función discriminante fue 80.4 y 19.6% para la segunda. La correlación canónica (R_{CI}) de la primera función fue 0.957 y para la segunda función

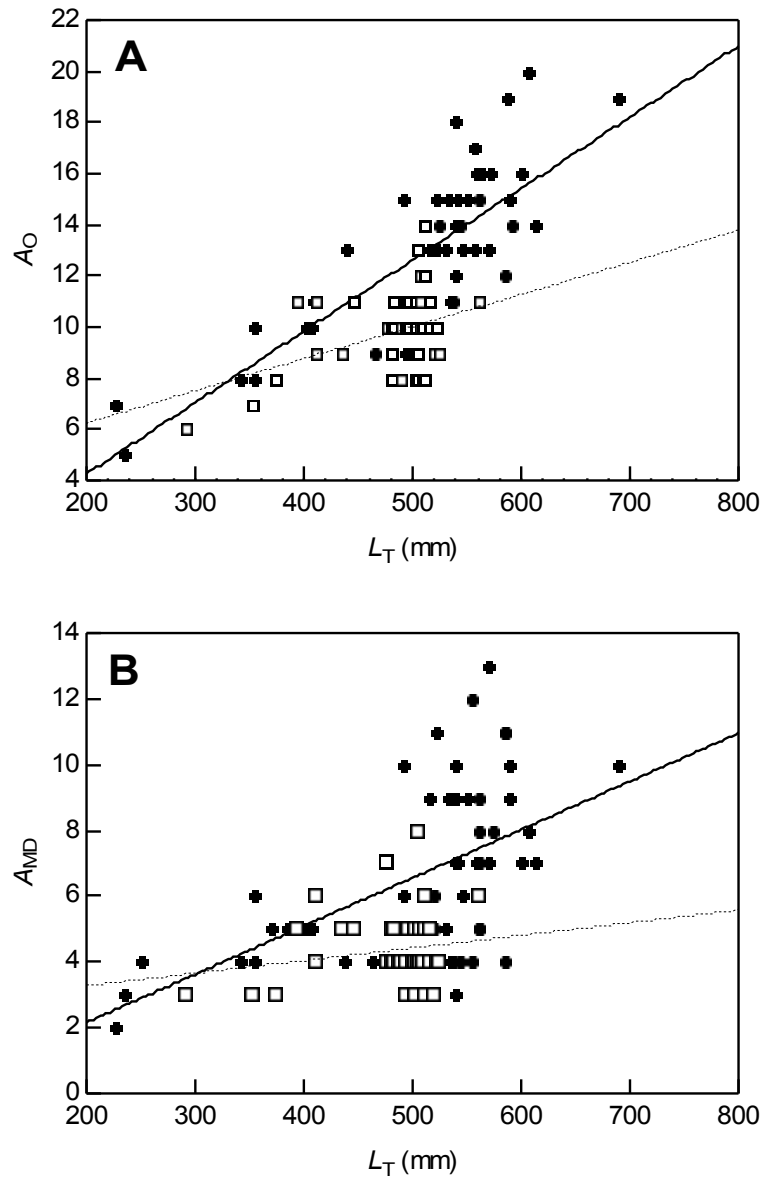


Figura 6. Relación entre el número de agujones y la longitud total de *R. inornata*; A) Relación entre agujones orbitales (A_O) y L_T ; $A_O=0.01 L_T+3.75$; $r^2=0.16$; $A_O=0.02 L_T+1.31$; $r^2=0.16$; B) Relación entre el número de agujones medio dorsales (A_{MD}) y la longitud total. ($\square$) Machos $A_{MD}=0.01 L_T+3.75$; $r^2=0.16$; ($\bullet$) hembras, $A_{MD}=0.02 L_T+1.31$; $r^2=0.16$.

discriminante 0.616. La correlación canónica al cuadrado (R_C^2) también fue calculada para ambas funciones canónicas: $R_{C1}^2= 0.916$ y $R_{C2}^2= 0.379$. La clasificación de los especímenes basada los coeficientes de clasificación fue correcta en 97% de la hembras de *R. inornata* (1 hembra mal clasificada), 100% en los machos de *R. inornata* y 100% en los machos de *R. cortezensis*. Los

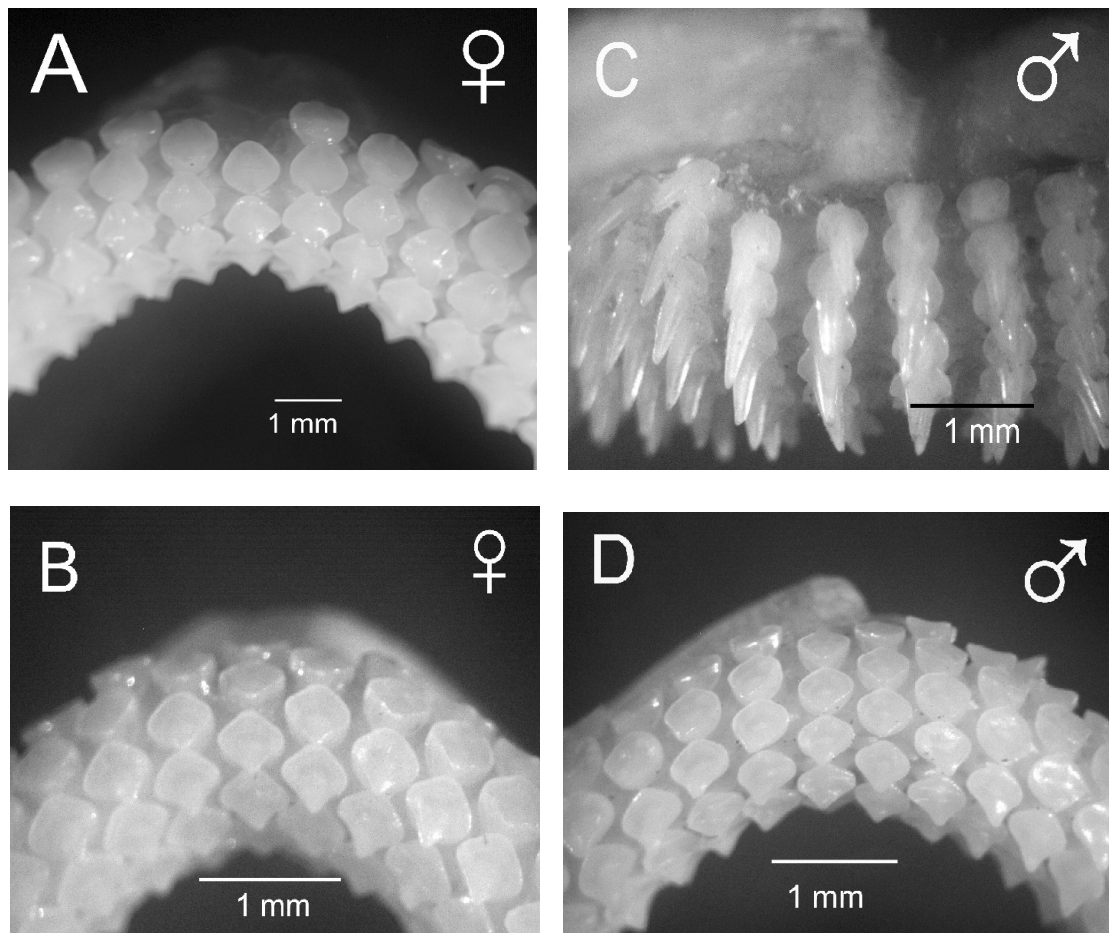


Figura 7. Fotografías de dientes de la mandíbula superior de juveniles y adultos (dientes sinfisales) de *Raja inornata*: A) hembra madura, 570 mm L_T ; B) hembra juvenil, 262 mm L_T ; C) machos maduro, 500 L_T ; D) macho juvenil, 262 mm L_T (fotografías 25 X).

Tabla V. Caracteres morfométricos seleccionados por el modelo discriminante.

Variabes	Lambda de Wilks	Lambda Parcial de Wilks	F – to remove	P	Tolerancia
LPORB	0.025	0.900	4.314	0.016	0.298
LPORA	0.024	0.943	2.321	0.246	0.753
D5AB	0.026	0.882	5.171	0.007	0.567
MDP	0.025	0.901	4.280	0.017	0.791
DCAC	0.051	0.453	47.023	0.000	0.679

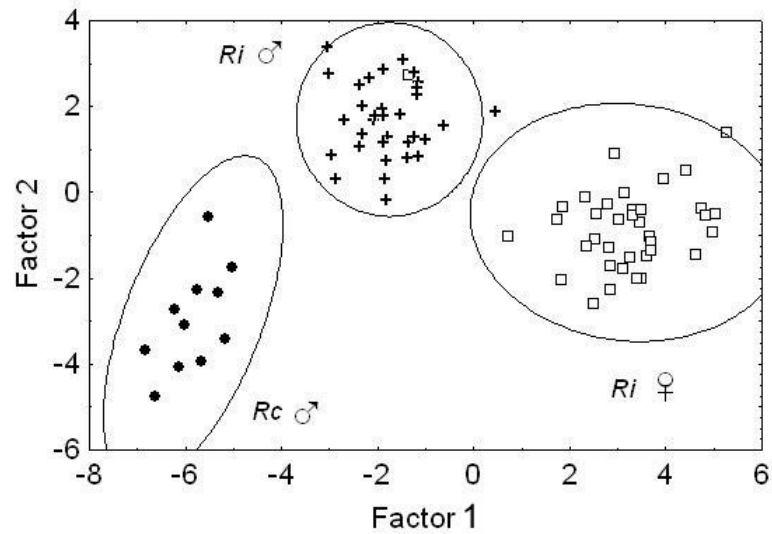


Figura 8. Gráfica bidimensional (bi-plot) de los valores canónicos para los Factores 1 y 2 del análisis discriminante para hembras y machos de *R. inornata* y machos de *R. cortezensis*. Análisis discriminante realizado sobre 12 caracteres morfométricos; *R. inornata*-machos (+), *R. inornata*-hembras (□) y *R. cortezensis*-machos (●).

promedios de las variables canónicas para la primera función discriminante fueron: *R. inornata*, machos -1.756, *R. inornata*, hembras 3.224 y *R. cortezensis*, machos -5.841. Los valores canónicos para la segunda función discriminante fueron: *R. inornata*, machos 1.698, *R. inornata*, hembras -0.687 y *R. cortezensis*, machos -2.969. La prueba estadística de normalidad, Shapiro-Wilk (W) mostró que todos los valores canónicos para ambas funciones discriminantes se distribuyeron de forma normal.

II.4 DISCUSIÓN

II.4.1. Datos morfométricos

Las dimensiones proporcionales sobre *Raja inornata* registrados por McEachran y Miyake (1988) se obtuvieron a partir de 24 especímenes recolectados del sur de California (E.U.) y de la costa occidental de la Península de Baja California, que incluyó la región central del Golfo de California. Aunque McEachran y Miyake (1988) mezclaron los datos morfométricos de ambos sexos en su estudio, el intervalo de tallas de dicho trabajo (220-658 mm L_T) y el presente (machos= 227-525 mm L_T ; hembras= 226-690 mm L_T) fue similar. Se obtuvieron datos morfométricos de 45 machos y 52 hembras de *R. inornata*, recolectados exclusivamente del norte del Golfo de California. Comparando 20 dimensiones morfológicas expresadas como porcentaje de la longitud total provenientes del estudio de McEachran y Miyake (1988) con las documentadas en el presente estudio, se observó que 18 de ellas presentaron porcentajes similares.

Mamuris *et al.* (1998) sugirieron que una baja variación en los caracteres morfológicos observada en muestras de individuos del mismo sexo indicaronn que cada muestra por sexo consistió de un grupo fenotípicamente homogéneo. En el presente estudio, 26 dimensiones morfológicas de machos y hembras de *R. inornata* mostraron un bajo coeficiente de variación porcentual ($CV\%$), la mayoría con un intervalo porcentual entre 2.6 y 15, lo que correspondió a muestras homogéneas. Esta homogeneidad es el resultado de que el 86.8% de los individuos de *R. inornata* fueron maduros. Debido a que McEachran y Miyake (1988) en su estudio no proporcionan las desviaciones estándar de las mediciones proporcionales de los individuos de *R. inornata* examinados en su descripción de *R. cortezensis*., no fue posible comparar los $CV\%$ de las variables morfométricas del presente estudio con las de McEachran y Miyake (1988).

Braccini y Chiaramonte (2002b) encontraron en su estudio sobre la variación en la morfología externa de la raya *Psammobatis extenta*, de aguas argentinas, que los caracteres

morfológicos que mostraron los menores valores de $CV\%$ fueron LD, AD, DMC, y DCAC. En el presente estudio sobre *Raja inornata* los mismos caracteres presentaron los porcentajes más bajos del $CV\%$ (Tabla III). Como lo mencionaron Bass (1973) (análisis de la variación proporcional de las dimensiones de los tiburones esciliorínidos, carcarínidos y esfírnidos) y Braccini y Chiaramonte (2002b), esto es lo que se esperaría para las dimensiones proporcionales más grandes. Estos coeficientes de variación porcentuales bajos contrastan con los $CV\%$ altos (23-41%) que fueron calculados para dos especies de *Myliobatis* que habitan las aguas de Brasil, empleando la media y la desviación estándar de 20 caracteres morfológicos publicados por Aguiar *et al.* (2004). Estas diferencias en el patrón de los $CV\%$ pueden ser explicados con base a las diferencias de talla y forma del cuerpo entre las rayas bentónicas (Rajiformes) y las rayas pelágicas (Myliobatiformes).

II.4.2. Alometría

En las dos últimas décadas los análisis morfológicos realizados sobre Rajiformes comprendieron la descripción de nuevas especies (McEachran y Miyake, 1984, Ishihara & Ishiyama, 1985, McEachran y Matheson, 1985, y McEachran y Miyake, 1988), la revisión actualizada de géneros (Ishihara, 1987), y estudios sobre variación morfológica a través de su distribuciones geográfica (McEachran *et al.* 1989). En estos estudios los autores proporcionaron una lista de caracteres morfológicos examinados y medidos de especímenes de museo o de recientes colecciones de rayas, la mayoría de ellos adultos. Debido a la dificultad de recolectar rayas en diferentes estadios de desarrollo, existen pocos trabajos que describen los cambios ontogenéticos en los rajiformes. En su análisis morfométrico por sexo de *Psammobatis extenta*, Braccini y Chiaramonte (2002b) observaron que en los machos, 2 de 15 mediciones morfométricas presentaron una tendencia a incrementarse con respecto a la L_T , mientras que en 5 mediciones se observó un decremento con respecto a la L_T . En las hembras la tendencia fue similar, 2 dimensiones mostraron una $A+$ y 4, $-A$.

En 21 dimensiones proporcionales los machos de *Raja inornata* presentaron doce relaciones de alometría negativa con la L_T ($-A$) mientras que las hembras tuvieron 5 $+A$ y dos $-A$. La mayoría de los caracteres morfológicos en ambos sexos presentaron un crecimiento isométrico (Tabla III).

Comparando los patrones alométricos entre *P. extenta* y *R. inornata*, observamos que en los machos las variables LPORB, DIE, y LPN mostraron un coeficiente de alometría negativo. En las hembras de ambas especies, DIE fue el único carácter que presentó un coeficiente de alometría negativo. El análisis alométrico permitió definir que LPORB y LPN fueron los caracteres morfométricos con valor diagnóstico para poder comparar a las especies del género *Raja* en el Pacífico Oriental, incluyendo al Golfo de California (McEachran y Notarbartolo, 1995).

II.4.3. Dimorfismo sexual

Los resultados sobre dimorfismo sexual demostraron que existe una significativa cantidad de diferencias morfológicas entre sexos. La comparación de 26 relaciones biométricas entre sexos dio como resultado que 9 relaciones fueron estadísticamente dimórficas. Las variables dimórficas fueron DMMA, LAP, LPP, LPORB, LPN, LPORA, D1AB, D5AB, y DCAC. Las mediciones dimórficas que presentaron una elevada pendiente en hembras fueron D5AB, DIO, MDP y DMC. Todas fueron isométricas con la excepción de DMC y D5AB que exhibieron una relación alométrica positiva con respecto a la L_T . Las mediciones de DMC y D5AB correspondieron a la región central del disco de la raya, donde se encuentra localizada la cavidad corporal. En las rayas la cavidad del cuerpo contiene los tractos digestivo y urogenital. Siendo las hembras ovíparas necesitan espacio suficiente dentro de la cavidad para poder producir y desarrollar grandes huevos que contengan suficiente vitelo para alimentar al embrión durante su desarrollo. Un crecimiento positivo alométrico en esta área del cuerpo puede ser explicado en términos de eficiencia reproductiva.

También existe un desplazamiento relativo de la posición de la cloaca en las hembras adultas de *R. inornata*, similar a la observada por Braccini y Chiaramonte (2002b) en hembras de *P. extenta*. Badyaev (2002) afirmó que en numerosas especies, el mayor crecimiento dimórfico se presenta tarde en el desarrollo por periodos cortos, cuando los animales alcanzan su madurez sexual. Los pocos juveniles examinados en el presente estudio de *R. inornata* (8 hembras y 3 machos) presentaron dimensiones similares en las mediciones morfométricas sugiriendo que las diferencias dimórficas comienzan durante la maduración sexual. Badyaev (2002) mencionó que el dimorfismo sexual en talla es favorecido por la selección natural actuando en los estadios adultos cuando las diferencias en tamaño contribuyen al éxito reproductivo de cada sexo. Debido a que las hembras de las rayas producen grandes cápsulas (oviparidad) necesitan desarrollar una significativamente grande cavidad celómica. Por el contrario, los machos parecen ser más eficientes durante el apareamiento gracias a un cuerpo más pequeño con órganos copuladores bien desarrollados (claspers) que les permitan alcanzar la cloaca situada en el región ventral posterior del cuerpo de las hembras. Estas diferencias observadas en las tallas adultas en los sexos de *R. inornata* pueden contribuir a su éxito reproductivo como se ha reportado en otras especies.

Braccini y Chiaramonte (2002b) observaron en *Psammobatis extenta* diferencias significativas en el cráneo y mandíbula de machos adultos con las variables LPORB, LPORA y LPN disminuyendo relativamente mientras aumentaba la L_T . También las dimensiones AB y DIN se incrementaron proporcionalmente. En los machos adultos de *R. inornata*, LPORB, LPN y LPORA también mostraron una relación de alometría negativa (A^-) con respecto a la L_T , mientras que las hembras presentaron un patrón isométrico para las mismas variables (Tabla III). El dimorfismo sexual de *R. inornata* se reflejó en la talla y forma de su disco, así como en su región rostral, siendo más grande en las hembras. Esas variables fueron empleadas por McEachran y Miyake (1988) como las principales diferencias diagnósticas entre *R. inornata* y *R. cortezensis*.

II.4.4. Registros merísticos

Leible (1988) observando rayas de las aguas de Sudamérica encontró que los aguijones y espinas de los rajiformes no poseen valor taxonómico debido a su alta variabilidad en su número entre tallas y sexos. En *P. extenta* el número de espinas varió en cada sexo (Braccini y Chiaramonete, 2002b). Sin embargo en *R. inornata* se observó una relación estadísticamente positiva entre el tamaño y el número de aguijones (series orbitales) en ambos sexos. El mismo patrón fue observado con los aguijones de la línea medio-dorsal de *P. extenta*, cuyo número aumenta con el incremento en la L_T (Braccini y Chiaramonte, 2002b). Los aguijones males y espinas alares solo fueron observados en machos adultos (>394 mm L_T) sugiriendo su uso durante el apareamiento (McEachran, 1976).

McEachran y Miyake (1988) contaron de 36 a 45 hileras de dientes en la mandíbula superior de machos y hembras de *R. inornata* (promedio= 40.7 hileras). La descripción original de Jordan y Gilbert (1881) mencionó 38 hileras de dientes sin distinción de sexo. Los machos y hembras maduros de *R. inornata* presentaron una heterodoncia sexual pero en los juveniles los dientes en ambos sexos son similares (homodoncia). El patrón del dimorfismo sexual dental ha sido documentado en otros batoideos (Kajimura y Tricas, 1996, Sáez y Lamilla, 1997, y Braccini y Chiaramonte, 2002b). McEachran (1976) describió cambios en la dentición y forma de la boca en algunas especies de rayas cuando alcanzan la madurez.

El dimorfismo sexual en la dentición de las rayas ha sido atribuido a diferencias en los hábitos alimentarios (Feduccia y Slaughter, 1974) aunque McEachran (1976) refuto esto y concluyo que los machos emplean sus mandíbulas para sostener a la hembra durante la copulación. Las diferencias observadas en la morfología dental en los adultos y hembras maduros de *R. inornata* concuerdan con las observaciones de Braccini y Chiaramonte (2002b) sobre *P. extenta*, las cuales fueron interpretadas como una adaptación en los machos y hembras para sus diferentes roles en la

reproducción. Con hembras maduras teniendo cuerpos más grandes parece necesario que los machos desarrollen estructuras adicionales como las espinas alares y dientes con cúspides punteadas que les permitan sostener y retener a las hembras durante el apareamiento. Apoyando este hecho se observó que los machos y las hembras adultas de *R. inornata* poseen dietas similares (información del autor no publicada).

II.4.5. *R. inornata* versus *R. cortezensis*

Shea (1985) señaló la ventaja del análisis multivariante en poder considerar simultáneamente grandes series de datos y su potencial para descubrir valiosos patrones de covariación de significancia biológica entre las variables interrelacionadas que no son necesariamente discernibles en los datos originales. Empleando análisis estadísticos multivariantes como el análisis discriminante se pueden identificar grupos taxonómicos (Siqueiros-Beltrones, 1990, Salvador *et al.* 1996, Braccini y Chiaramonte, 2002b y Aguiar *et al.* 2004).

El análisis discriminante realizado con los caracteres morfométricos entre machos y hembras de *R. inornata* y machos de *R. cortezensis* fue consistente con el análisis dimórfico conducido entre ambos sexos de *R. inornata* porque la primera función discriminante discrimina perfectamente entre las hembras de *R. inornata* y los machos de ambas especies (Figura 8). De las 9 variables estadísticamente dimórficas, el modelo discriminante empleó tres (DCAC, D5AB y LPORB) para separar a los tres grupos. Las variables que mejor difirieron entre grupos fueron DCAC, D5AB, LPORB, MDP y LPORA. Estas variables incluyen algunas de las variables más grandes y otras provenientes del cráneo. Un valor de Lambda de Wilk de 0.0 denota un poder discriminante perfecto del modelo, mientras que la Lambda parcial de Wilk representa la contribución única de cada variable a la discriminación entre grupos (StatSoft, 1998).

De acuerdo al modelo discriminante LPORA fue la variable que proporcionó la mayor contribución de forma individual para la discriminación entre grupos. Convirtiendo los eigenvalores de las funciones canónicas obtenidas por el modelo en valores de porcentajes relativos (varianza relativa porcentual, VRP) fue posible determinar cuanto del poder discriminante fue atribuido a la primera función discriminante (80.4%), la cual discriminó a las hembras de *R. inornata* de los machos de la misma especie y de los machos de *R. cortezensis*. La primera función canónica por si sola fue suficiente para explicar las diferencias entre grupos. Empleando el criterio de correlación canónica (R_c) se evaluó la correlación múltiple entre el conjunto de variables discriminantes y la correspondiente función canónica (McGarigal *et al.* 2000). La múltiple correlación entre las cinco variables discriminantes y la primera función canónica fue 0.957. La correlación canónica al cuadrado indicó que el 91.6 por ciento de la variación canónica total fue explicada por diferencias entre los grupos (grupos de hembras y machos). El gradiente definido por las funciones canónicas es por mucho una función de las diferencias de grupo. La segunda función canónica discriminó a los dos grupos de machos, de *R. inornata* y de *R. cortezensis*, que son sumamente similares en su morfología externa, similaridad que se reflejó en su baja varianza relativa porcentual (19.6%). La correlación entre variables y la segunda función fue de 0.616 y la correlación cuadrada fue de 37.9% de la variación canónica. Las dimensiones LPORA y D5AB fueron las variables básicas que el modelo discriminante empleó para discriminar entre los machos de las dos especies.

Los caracteres morfométricos seleccionados por el modelo discriminante coincidieron con aquellos encontrados a través de un análisis de componentes principales realizado por McEachran y Miyake (1988), quienes separaron a las dos especies en base a 21 variables morfométricas. En su análisis las dos especies fueron separadas a lo largo del primer eje de los componentes principales, el cual estuvo fuertemente cargado sobre tres mediciones del morro o cartílago rostral (LPORB, LPORA y LPN) y dos mediciones del disco (AD y LD). Para la correcta separación en el campo de

los machos de *R. inornata* y *R. cortezensis*, las dimensiones del rostro son las características diagnósticas como lo señalaron McEachran y Miyake en 1988.

También en los claspers de las dos especies existe una fuerte diferencia en el cartílago accesorio terminal 1 (*atr*₁). En *R. inornata* la punta distal del cartílago *atr*₁ es fuertemente punteada, mientras que en *R. cortezensis* es redonda. McEachran y Miyake (1988) encontraron diferencias en los claspers de las dos especies, particularmente en el cartílago dorsal terminal 1 (*dtr*₁) y en el cartílago ventral terminal (*vtr*) pero ellos no observaron diferencias en el cartílago accesorio terminal 1. McEachran y Miyake (1988) basaron su descripción de *R. cortezensis* en la examinación de nueve individuos machos. Durante el presente estudio los autores tuvieron la oportunidad de recolectar dos hembras adultas de *R. cortezensis* en Marzo del 2004 (375 mm y 370 mm de *L*_T). El menor tamaño del disco (más estrecho y corto) y el cartílago rostral más corto en los machos y hembras adultos permiten identificar a *R. cortezensis* en el campo. La correcta identificación de los estadios de neonatos y juveniles de ambas rayas continua siendo problemático. En el presente estudio se examinaron solo 11 juveniles y un solo embrión de *R. inornata*.

Este estudio describe en detalle la variación en la morfología externa de *R. inornata*, para caracterizar su patrón de dimorfismo sexual y para modelar la alometría en numerosas variables morfométricas. El enfoque estadístico empleado para investigar la naturaleza alométrica de los diversos caracteres morfométricos fue útil para el entendimiento del porqué algunos caracteres morfológicos poseen mayor valor diagnóstico en la taxonomía de las rayas, en *R. inornata*, estas fueron las dimensiones del hocico u rostro. La alta variación individual en la espinación e hileras de dientes en ambos sexos de *R. inornata* confirmó la aseveración de Leible (1988) en el sentido de que el conteo de estas estructuras no son herramientas precisas para la identificación de especies, particularmente en el caso de la comparación con *R. cortezensis* y otras rayas comunes en la zona.

El estudio de la variación morfológica intraespecífica continua siendo esencial, particularmente en regiones donde el conocimiento de su taxonomía e historias de vida es pobre. Aún en años recientes, donde los estudios ecológicos y evolutivos han avanzado gracias a las nuevas técnicas en genética molecular, los estudios de filogenia molecular son dependientes de datos morfológicos en donde las muestras moleculares son típicamente recolectadas de especímenes que han sido identificados como pertenecientes a especies definidas morfológicamente en base a atributos morfológicos compartidos (MacLeod y Forey, 2002). La correcta identificación de rayas a nivel de especie provenientes del Golfo de California, que actualmente están bajo presión pesquera, contribuirá a la recolecta de datos confiables sobre sus historias de vida.

II.4.6. Material examinado

Raja cortezensis. - LACM W53-82, 2 (paratipos), 387 y 387 mm, machos maduros, Bahía de San Rafael, Golfo de California, 24 de abril, 1953; LACM 8836-15, 5 (paratipos) 347, 324, 321, y 345 mm, machos maduros, Bahía San Inés, Golfo de California, 11 de abril, 1964; LACM 8842-16 (holotipo), 358 mm, macho maduro, de Punta Concepción, Golfo de California, 12 de abril 1964; SIO 65-250 (paratipo), 340 mm, macho maduro, de Punta Gorda, 24° 11.5'N, 109° 59.4'O, del 2 de julio, 1965.

CAPÍTULO III

Biología reproductiva de la raya de California, *Raja inornata* (Jordan y Gilbert, 1881); con notas sobre la reproducción de la raya hocicona, *Raja rhina* (Jordan y Gilbert, 1880) y la raya chillona, *Raja velezi* (Chirichigno, 1973) que habitan las aguas del norte del Golfo de California.

III.1 INTRODUCCIÓN

III.1.2. Biología reproductiva de los elasmobranquios

La Clase Chondrichthyes (los peces cartilaginosos) conforman un grupo importante de vertebrados acuáticos mandibulados, poseedores de branquias y aletas que incluyen a los elasmobranquios recientes (tiburones y rayas) y a los holocéfalos vivientes (peces rata y elefante), así como a un numeroso grupo de taxones ya extinto. Han perdurado por cerca de 400 millones de años, ya que los primeros peces cartilaginosos aparecieron en el periodo Silúrico (Compagno, 1999a).

Las primeras observaciones sobre la biología reproductiva de los condriictios fueron realizadas por Aristóteles, quién distinguió entre las especies ovíparas y vivíparas y describió las capsulas de las primeras (Wourms, 1977).

Los peces cartilaginosos son un grupo con una amplia variedad de historias de vida (Compagno 1990). Esta diversidad está estrechamente relacionada con la diversidad de estrategias reproductivas que exhiben estos peces (Daly y Wilson, 1983). Entre los elasmobranquios de manera general se pueden distinguir dos modos reproductivos: la oviparidad y la viviparidad (Otake, 1990, Hamlett y Koob, 1999). Ninguna especie de elasmobranquio presenta etapa larvaria. Evidencia evolutiva sugiere que la depositación de huevos es una forma ancestral en los elasmobranquios, que la mayoría de las especies actuales se encuentran en proceso de transición hacia la viviparidad (Dulvy y Reynolds, 1997). Se cree que evolutivamente la viviparidad surge como consecuencia de la

prolongación del tiempo de retención de los embriones en el tracto reproductivo de las hembras (Carrier, *et al.*, 2004).

En los elasmobranquios el nacimiento directo de las crías se observa en aproximadamente el 60% de las especies, mientras que la depositación de huevos se presenta en el 25% de las especies, y el resto exhibe una combinación de ambos modos reproductivos (Dulvy y Reynolds, 1997). De los cinco grupos mayores que componen a los batoideos, solo los Rajiformes retuvieron la oviparidad extendida (Wourms, 1977). Según Wourms (1977) la distribución geográfica de los principales grupos de los elasmobranquios tiende a estar relacionada con sus estrategias reproductivas. Los Rájidos que son ovíparos, habitan principalmente las regiones polares y templadas, mientras que los Rhinobatiformes, Pristiformes, Myliobatiformes y Torpedodiformes son grupos esencialmente de hábitos tropicales y con estrategias reproductivas basadas en la viviparidad (Hamlett y Koob, 1999).

III.1.2. Modos reproductivos en los elasmobranquios

III.1.2.1. Oviparidad

Aproximadamente el 40% de las especies de tiburones y todas las rayas espinosas (skates) presentan la oviparidad (Hamlett y Koob, 1999). La oviparidad se encuentra solo en tres familias de tiburones (Heterodontidae, Scyliorhinidae y Orectolobidae) y en las rayas espinosas (Rajiformes) (Carrier, *et al.*, 2004). Los elasmobranquios ovíparos son de hábitos bentónicos, principalmente litorales y batiales y raramente alcanzan un gran tamaño.

La oviparidad en los elasmobranquios se caracteriza por la producción de huevos relativamente grandes, por la encapsulación de huevos fertilizados dentro de capsulas estructuralmente complejas y sorprendentemente resistentes y por la prolongada duración del periodo de incubación, la cual puede durar meses o incluso un año (Hamlett y Koob, 1999). Luego

de la inseminación y el almacenamiento del esperma dentro de las hembras por un tiempo, las capsulas ovígeras fertilizadas son depositadas en intervalos de tiempo que van de un día hasta semanas por periodos que pueden durar varios meses (Castro *et al.*, 1988). Después de la oviposición, el desarrollo embrionario continúa sin aportes maternos. Esencialmente todos los nutrientes necesarios para el desarrollo embrionario hasta la eclosión están contenidos dentro del huevo, aunque posiblemente el agua, minerales y otros solutos pueden ser obtenidos del medio externo. Durante los estadios tardíos, las plaquetas de vitelo son transferidas por movimientos ciliares desde el saco vitelino externo al saco interno y posteriormente al intestino del embrión a través del cordón vitelino (Hamlett y Koob, 1999). Después de la finalización del periodo de gestación, las crías emergen rompiendo la capsula.

Los elasmobranquios ovíparos encapsulan los huevos fecundados en capsulas proteicas estructuralmente complejas y de consistencia coriácea, las cuales se producen en glándulas oviducuales o nidamentarias especializadas localizadas en la región anterior del tracto reproductivo (Hamlett y Koob, 1999). La formación de la capsula comienza antes de la ovulación. Del 30-50% de la capsula se ha formado cuando el huevo fertilizado entra al lumen. Posteriormente se finaliza la formación de la capsula. La formación de las capsulas es un proceso rápido que requiere de 12 a 24 horas en las especies ovíparas (Koob *et al.*, 1986). Las capsulas ya formadas entran a la porción uterina del tracto reproductivo, donde permanecen por algunos días antes de su depositación en el medio externo.

Las especies ovíparas producen crías pequeñas debido a la cantidad de nutrientes limitados disponible (el vitelo) para el desarrollo del embrión.

A diferencia de los tiburones, en los Rájidos es común una simetría y paridad funcional en los ovarios (Hobson, 1930, Walmsley-Hart *et al.* 1999; Braccini y Chiaramoente, 2002b). Las especies ovíparas de los elasmobranquios encapsulan los huevos en capsulas morfológicamente

complejas producidas por una glándula especializada localizada en la parte proximal del tracto reproductivo. La formación de la capsula comienza antes de la ovulación, el ovocito o huevo fertilizado entra al lumen de la capsula cuando esta ha formado aproximadamente un tercio de la mitad de la estructura (Hobson, 1930 en Hamlett y Koob, 1999). Las glándulas nidamentarias o de la “concha” sintetizan los precursores de la capsula durante periodos prolongados antes de la ovulación y los almacenan en compartimientos especializados citoplasmáticos. El tamaño de las glándulas está correlacionado con el ciclo reproductivo, alcanzando su máxima talla justo antes de la ovulación. La glándula nidamentaria tiene una función triple: la secreción de mucus; la producción de la albúmina del huevo en la parte anterior de la glándula y la secreción de una proqueratina por las células de la parte posterior. La proqueratina se deposita alrededor del huevo a medida que pasa por la glándula formando la característica membrana coriácea del huevo de los elasmobranquios ovíparos (Prasad, 1948). Se ha reportado un incremento abrupto en el peso de la glándula nidamentaria inmediatamente después del inicio de la madurez sexual en *R. wallacei* y *R. pullopunctata* (Walmsley-Hart *et al.*, 1999). Por ejemplo en *Psammobatis extenta*, un rajiforme perteneciente a la fauna de rayas de Sudamérica, no sobrepasa los 313 mm de L_T , y su madurez sexual se caracteriza por un rápido crecimiento de las glándulas nidamentarias y la maduración de los folículos en los ovarios (Braccini y Chiaramonte, 2002b).

III.1.2.2. Viviparidad

La mayoría de los tiburones son vivíparos (60%) y casi la mitad de las especies de rayas (Compagno, 1990). Entre las familias de tiburones que presentan alguna forma de viviparidad se encuentran la Carcharhinidae, Sphyrnidae, Squalidae, Triakidae y Lamnidae (Compagno, 1999). En los batoideos las familias Pristidae, Rhinobatidae, Platyrrhinidae, Narcinidae, Torpedinidae,

Narkidae, Hypnidae, Urolophidae, Potamotrygonidae, Dasyatidae, Gymnuridae, Myliobatidae, Plesiobatidae, Hexatrygonidae, Rhinopteridae y Mobulidae son vivíparas (Compagno, 1999).

Entre las especies vivíparas se pueden distinguir dos grandes grupos funcionales según el origen de la fuente de nutrientes para los embriones (Hamlett y Koob, 1999). Las especies lecitotróficas son aquéllas en las cuales los embriones se alimentan exclusivamente a partir de las reservas de vitelo existentes en el ovocito. Por el contrario, en las especies matrotróficas los embriones reciben aportes de nutrientes adicionales por parte de la madre. Se pueden distinguir varios tipos de matrotrofismo: el histotrofismo, la oofagia, la adelfofagia o canibalismo intrauterino y la placentación (Hamlett y Koob, 1999). En las especies histotróficas, la nutrición embrionaria se realiza mediante la elaboración de una sustancia nutritiva, llamada “histótrofo”, por parte de estructuras especializadas del epitelio uterino llamadas “trofonemas”. Los embriones oófagos se alimentan de ovocitos no fecundados que la madre continua produciendo y transportando a los úteros hasta la finalización del periodo de gestación. Al menos en una especie, la oofagia esta precedida por la adelfofagia, en la que el embrión más grande se alimenta de los embriones en desarrollo más pequeños para después alimentarse de ovocitos no fecundados (oofagia). En las especies placentarias se forma una verdadera conexión entre el saco vitelino embrionario y el epitelio del útero materno, a través de la cual la madre pasa nutrientes al embrión (Lucifora, 2003).

III.1.3. Ciclos reproductivos en los elasmobranquios

Según Wourms (1977) se pueden distinguir tres tipos generales de ciclos reproductivos en los elasmobranquios: 1) reproducción a lo largo de todo un año, 2) un ciclo anual parcialmente definido, con uno o dos picos durante el año, y 3) un ciclo anual, bianual o de mayor duración bien definido. Este último tipo de ciclo reproductivo consiste en que los periodos de madurez ovárica, apareamiento, gestación y de nacimiento están bien definidos estacionalmente.

La primera categoría consiste de aquellas especies que son reproductivamente activas a lo largo del año. Este ciclo se observa en elasmobranquios ovíparos como las rayas espinosas. Estas especies poseen una tendencia general de producción de huevos a lo largo del año, aunque a veces presentan picos estacionales en los cuales una mayor proporción de hembras depositan sus huevos en el medio externo. Ejemplos de este tipo de ciclo reproductivo lo constituyen especies de hábitos templados como *Raja erinacea* (Daiber, 1963), *R. naevus* (DuBuit, 1976), *Apristurus bruneus*, y *Parmaturus xaniurus* (Cross, 1988).

En el caso de los periodos reproductivos de las especies vivíparas, estos están por lo generalmente están circunscritos en ciclos anuales bien definidos, es decir, en la población entera los periodos de apareamiento o cópula, gestación y de nacimiento de manera sincrónica (Hamlett y Koob, 1999). Las especies de tiburones placentarias y aplacentarias poseen periodos de gestación relativamente largos, que alcanzan los 12 meses, seguido inmediatamente por el de apareamiento. Este patrón se ha observado claramente en *Mustelus canis* (Dodd, 1983), *Sphyrna lewini* y *S. tudes* (Chen *et al.*, 1988), *Squatina californica* (Natanson y Cailliet, 1986), y en *Rhizoprionodon terraenovae* (Parsons, 1983).

El ciclo reproductivo de algunas especies vivíparas difieren del patrón anual, como en el cazón espinoso, *Squalus acanthias*, que tiene un periodo de gestación de casi 2 años, llevándose a cabo el apareamiento en primavera de un año, y el nacimiento en otoño del año siguiente (Templeman, 1944). En contraste a los tiburones vivíparos, en las rayas el periodo de gestación puede durar varios meses aunque este ocurre dentro de un ciclo anual.

En los Rajiformes el ciclo reproductivo más representativo es el anual, como se ha documentado en *Raja clavata* (Holden, 1975), *Raja wallacei* (Walsley-Hart *et al.*, 1999), *Psammobatis rudis* (Mabragaña y Cousseau, 2004), *Amblyraja radiata* (Sulikowski *et al.*, 2005b), y *Malacoraja senta* (Sulikowski *et al.*, 2007) entre otras. En algunas especies como *Raja erinacea* y

Rioraja agassizi, se han observado ciclos activos durante todo el año, pero que tienden a exhibir ciertos periodos de intensa actividad reproductiva (Wourms, 1977, Oddone *et al.*, 2007).

III.1.4. Comportamiento reproductivo en los elasmobranquios

La ecología reproductiva de un organismo comprende las relaciones intraespecíficas, interespecíficas y con el medio ambiente que influyen sobre su éxito reproductivo (Lombardi, 1998). Entre las relaciones intraespecíficas, se encuentran las interacciones con miembros de un mismo sexo (competitivas o de cooperación), con miembros del sexo opuesto (cortejo, apareamiento, postapareamiento y cuidado de la crías) y con sus crías. Las relaciones interespecíficas que más influyen sobre el éxito reproductivo son la depredación, el parasitismo, y la competencia. El ambiente físico también influye sobre la estrategia reproductiva de un organismo a través de factores como la temperatura, luz, estructura del hábitat o disponibilidad de recursos como alimento y sustrato adecuado para las crías (Lombardi, 1998).

Un componente importante de la ecología reproductiva son los sistemas de crianza, que incluyen los comportamientos de apareamiento (moldeados por presiones de selección sexual, Gould y Gould 1997, Lombardi, 1998). En general, se conoce muy poco sobre la ecología y el comportamiento reproductivo de los peces cartilaginosos (Tricas y Le Feuvre, 1985). Sin embargo, los sistemas de crianza de los elasmobranquios están caracterizados por algunas generalidades:

a). Marcado dimorfismo sexual en el tamaño corporal, siendo las hembras de mayor tamaño que los machos (Hoening y Gruber, 1990).

b) Segregación sexual: durante la mayor parte del año ambos sexos ocupan hábitats y ocasionalmente hasta regiones geográficas diferentes (Springer, 1967).

c) Comportamientos de pre-cópula y cópula complejos (al menos en las especies en las cuales se ha documentado), que pueden involucrar a más de dos individuos, lo que sugiere complejas relaciones sociales (Klimley, 1980, Tricas y Le Feuvre, 1985).

d) Capacidad de almacenamiento de esperma por parte de las hembras (Pratt, 1979, 1993), lo cual implica múltiples cópulas de las hembras (Gordon, 1993, Feldheim *et al.*, 2001) y contempla la posibilidad de competencia y selección de esperma (Tregenza, 2000).

e) Desarrollo embrionario lento que abarca largos periodos hasta el nacimiento en especies vivíparas o hasta la eclosión de los huevos en especies ovíparas (Hamlett y Koob, 1999).

f) Existencia de áreas bien delimitadas que funcionan como áreas de alumbramiento y crianza (Branstetter 1990, Castro 1993, Hueter *et al.*, 2007).

g) Bajas fecundidad y crías de tamaño mediano a grande (Branstetter 1990, Hoenig y Gruber, 1990) y de tipo precoz (Bruton, 1990).

h) Ausencia de cuidado parental posterior al nacimiento (Wourms, 1977).

En algunos estudios reproductivos se ha empleado el Índice Gonadosomático para determinar la actividad reproductiva de los elasmobranquios (Parsons, 1982 y Snelson *et. al.*, 1989). Esto se basa en la premisa de que el tamaño relativo de las gónadas y el inicio del apareamiento están relacionados. Sin embargo, los pocos estudios que han examinado el desarrollo gonadal en los elasmobranquios a nivel fisiológico no han corroborado esta suposición (Teshima 1981 y Parsons y Grier, 1992).

En varios estudios sobre elasmobranquios, se ha documentado la segregación por tallas relacionada con la profundidad. En su forma más simple consiste en la existencia de un patrón de distribución asociado a la profundidad: individuos pequeños habitan las áreas menos profundas y los

movimientos entre profundidades están relacionados con el ciclo reproductivo (Olsen, 1954, Tanaka *et al.*, 1990 y Girard y Du Buit, 1999).

III.1.5. Importancia de la reproducción en la evaluación de las poblaciones de elasmobranquios

Las especies que se caracterizan por presentar extensos periodos reproductivos, que incluye una madurez sexual tardía, la producción de un bajo número de crías de tamaño relativamente grande, son consideradas como especies de baja productividad biológica. Los elasmobranquios por lo general son especies longevas, de crecimiento lento y con un bajo potencial reproductivo. La capacidad de respuesta de una población a la pesca esta definida en parte por su tasa reproductiva. Estas características biológicas, junto con la suposición de que su reclutamiento está directamente relacionado con el tamaño del stock y los resultados de análisis demográficos, han generado, serias dudas sobre la posibilidad de tener un aprovechamiento sustentable de los elasmobranquios (Walker, 1998).

Por ejemplo King y McFarlane (2003) evaluaron los parámetros demográficos en 42 especies de peces marinos, como la talla de primera madurez, talla máxima, tasa de crecimiento, fecundidad, longevidad, tamaño de los oocitos maduros y el nivel de cuidado parental y propusieron tres grupos principales para fines de manejo pesquero: 1) los llamados “estrategas oportunistas”, que son especies pequeñas de vida corta, que maduran rápidamente, 2) los “estrategas periódicos”, que incluyen especies de tamaño grande, altamente fecundos y con una longevidad considerable y 3) un tercer grupo denominado “estrategas de equilibrio”, los cuales son peces de tamaño intermedio que producen un número pequeño de crías grandes y exhiben cuidado parental. En este estudio los elasmobranquios fueron identificados dentro del grupo de los “estrategas de equilibrio”, los cuales se caracterizaron por su lenta tasa de crecimiento, baja fecundidad, crías de gran tamaño, y con

huevos ováricos grande. Sin embargo, dado el amplio espectro de historias de vida que presentan los elasmobranquios, algunas especies bien pueden ser catalogadas en los otros dos grupos definidos. King y McFarlane (2003) recomiendan una estrategia de manejo con un bajo nivel de capturas y de esfuerzo pesquero.

La susceptibilidad de los elasmobranquios a la explotación pesquera hace esencial para los administradores pesqueros el conocimiento de los periodos reproductivos de las especies sujetas a explotación comercial, y de aquellas que se consideran recursos potenciales (Walker, 2004). El caracterizar los parámetros reproductivos como la fecundidad, talla y edad de primera madurez sexual, proporción sexual intrauterina, periodo de gestación, frecuencia reproductiva, proporción de hembras maduras por talla/edad, relación número de crías y talla de la madre, es vital para el establecimiento de los llamados puntos de referencia biológicos con los cuales desarrollar estrategias de manejo pesquero apropiado (Walker, 2005).

La evaluación de las poblaciones de los peces condriictios requiere un enfoque cuantitativo en el estudio de su reproducción. Las estimaciones de las tasas reproductivas y de mortalidad son requeridas para la evaluación poblacional de especies que son explotadas de manera dirigida y para evaluar el riesgo ecológico en especies capturadas de forma incidental, como las rayas (Walker, 2004).

En la región del norte del Golfo de California desde hace algunos años se lleva a cabo durante los meses de otoño e invierno la captura de la merluza (*Merluccius productus*) mediante operaciones de arrastre a profundidades mayores a los 100 m. Parte importante de la captura incidental lo conforman un elenco de varias especies de Rájidos, que en las etapas iniciales de este estudio fueron identificadas: la raya de California, *Raja inornata* (Jordan y Gilbert, 1880), la raya hocicona, *R. rhina* (Jordan y Gilbert, 1880), la raya chillona, *R. velezi* (Chirichigno, 1973), la raya del Mar de Cortez, *R. cortezensis* (McEachran y Miyake, 1988) y la raya ecuatorial, *R. equatorialis*

(Jordan y Bollman, 1890). La raya de California se distribuye desde los estrechos de Juan de Fuca, en el estado de Washington hasta la región centro de la Península de Baja California, con una población aislada habitando en el Golfo de California (Ebert, 2003). Según este mismo autor *R. inornata* es una especie ovípara que deposita huevos todo el año, los machos madurando a los 470 mm y creciendo hasta los 600 mm. Las hembras maduran cerca de los 520 mm y con una talla máxima de 760 mm. La talla de nacimiento la sitúa entre 150 y 230 mm.

Según Ebert (2003) *R. rhina* se distribuye desde el sureste del Mar de Bering hasta la Isla de Cedros, en Baja California, y dentro del Golfo. Es una especie ovípara, con los machos madurando entre los 620 y 740 mm y alcanzando una talla máxima de 1,050 mm. Las hembras maduran entre los 700 y 1,000 mm con una talla máxima de 1,370 mm. La talla de nacimiento está reportada en 120-170 mm. Los machos y hembras crecen rápidamente los tres primeros años de vida, pero posteriormente el crecimiento disminuye. Los machos maduran a los 10-11 años, mientras que las hembras a los 10-12 años. Esta especie se le captura de forma incidental en las pesquerías demersales y de palangre en California, EE.UU.

La raya chillona *R. velezi*, se distribuye desde el Golfo de California hasta Costa Rica, Colombia y Perú, y habita sobre la plataforma continental entre los 35 y los 300 m de profundidad. Se alimenta de crustáceos, poliquetos y peces (Chirichigno, 1973). Es una especie ovípara cuya máxima talla registrada es de 756 mm.

La raya del Ecuador, *R. equatorialis* se distribuye desde el Golfo de California hasta Costa Rica to Perú, incluyendo las Islas Galápagos. Es una especie ovípara de hábitos demersales, cuya talla máxima reportada es de 500 mm. En México, De la Cruz-Aguero y Cota-Gómez (1998) reportaron la recolecta de un ejemplar de 245 mm, en aguas de Mazatlán, Sinaloa.

Raja cortezensis es una especie relativamente nueva, descrita por McEachran y Miyake en 1988, y considerada endémica de la región sur y centro del Golfo de California. Estos autores

describieron a *R. cortezensis* a partir de la examinación de 9 ejemplares, todos ellos machos. El intervalo de tallas de estos individuos fue de 204-387 mm. La talla de madurez se reportó en 340 mm.

La presencia de este ensamble de especies del género *Raja* se conoce desde hace varios años en el Golfo de California, sin embargo prácticamente se desconoce sus historias de vida. Debido al creciente interés por la captura de la merluza en la región del norte del Golfo, estas especies están siendo capturadas de forma incidental en volúmenes que se desconocen. Recientemente una empresa pesquera coreana explotó estas especies durante el periodo 1996-2003. Para el periodo 2000-2001, se reportó una producción de cerca de 27 toneladas de Rájidos capturados en 30 viajes de pesca, la cual fue exportada a Corea del Sur. Para el 2004 la exportación de estas especies fue suspendida.

Estas especies representan un recurso pesquero potencial para el Golfo de California, pero se desconoce por completo sus historias de vida, y sus patrones de abundancia y distribución en el Golfo. Gran parte de las pesquerías tradicionales de rayas espinosas en el mundo han presentado problemas de sobrepesca y por ende son consideradas especies vulnerables (Dulvy, *et al.*, 2000). El presente estudio pretende determinar los principales parámetros reproductivos de las especies más representativas de las capturas incidentales de Rájidos en el norte del Golfo de California, con el fin de evaluar su grado de susceptibilidad a una pesca comercial. Como se ha observado en grupos de rayas espinosas en otras regiones del mundo (Ryland y Ajavi, 1984, Walker y Hislop, 1998, Dulvy, *et al.*, 1999, Gallagher *et al.*, 2005) es posible que los parámetros reproductivos de las especies del Golfo de California sean contrastantes, particularmente las tallas de primera madurez.

III.1.6. Las pesquerías demersales de Rájidos

Los Rájidos constituyen uno de los principales componentes de la captura incidental en las pesquerías de arrastre en todo el mundo (Holden, 1974, Ishihara, 1990, Walker y Hessen, 1996,

Agnew, *et al.*, 1998, Stevens *et al.*, 2000, Mabragaña y Cousseau, 2004, Dolgov, *et al.*, 2005). Según Bonfil (2004) las capturas globales de peces cartilaginosos se han incrementado de forma sistemática desde 1984, alcanzando la cifra de 760, 000 t. Sin embargo Bonfil consideró que probablemente la captura total mundial este cercana a 1.5 millones de toneladas, debido a la enorme captura incidental no reportada oficialmente. Los rajiformes explotados para consumo humano representan del 42% (Taniuchi, 1990) al 55% (Compagno, 1990) de las capturas totales mundiales de elasmobranquios.

En México se ha documentado la presencia de alrededor de 5 especies en aguas mexicanas (Castro-Aguirre & Espinosa-Pérez, 1996). Sin embargo no hay registros históricos y recientes de las capturas dirigidas o incidentales de Rájidos. A finales de la década de 1990 se comenzaron a comercializar algunas especies de la familia Rajidae que eran capturadas de forma incidental durante las operaciones de pesca de arrastre de la merluza (*Merluccius productus*) en el Golfo de California. Estas especies, que durante el presente estudio fueron identificadas en nivel de especie, formaron parte de los recursos pesqueros que la empresa Pesquera México S.A. de C. V. exportaba a Corea del Sur. En el 2003 estas exportaciones fueron suspendidas. Aunque se desconoce los volúmenes de explotación de este elenco de especies, éstas pudieran representar un valioso recurso pesquero potencial para México.

En California, los Rájidos se han pescado desde 1916, con una captura inicial de 36, 247 libras, hasta llegar a las 631, 240 libras en 1981. Solo las aletas pectorales secas o saladas y deshidratadas de estas rayas (skate “wings”) son comercializadas en los mercados de mariscos orientales del sur de California (Martin y Zorzi, 1993). Durante el periodo comprendido entre 1989 y 1999, las capturas de rayas en el norte de California se han incrementado dramáticamente (en un 75%). Para 1999 las capturas de rajiformes (“skates”) alcanzo la cifra de 1, 912, 695 libras (aproximadamente 869 t) (Departamento de Pesca y Caza de California, 2001).

En las pesquerías demersales de la Argentina antes de los años 90's las rayas eran descartadas. Sin embargo, a partir de 1991 se comercializan, con un volumen inicial de 300 t, llegando a 14,856 t en 1998 (Cousseau *et al.*, 2000). En las Islas Malvinas (Islas Falkland) se capturan Rájidos desde la década de 1980, primero como parte de un complejo de especies demersales capturadas por una flota española (con una captura anual cercana a las 1,500 t). Sin embargo, con la entrada de una flota coreana en 1991, las capturas de Rájidos sobrepasaron las 7,000 t, en 1993 la producción presentaba un pico de 8, 523 t (Wakeford, *et al.*, 2004).

III.1.7. Objetivos del trabajo

El estudio sobre la biología reproductiva de la raya de California, *Raja inornata*, tiene como objetivo fundamental conocer sus parámetros reproductivos para eventualmente evaluar su posible respuesta poblacional a un régimen de pesca en el Golfo de California. Para este fin, se determinaron los siguientes parámetros: proporción sexual y composición por estadios reproductivos de las muestras, talla de primera madurez en ambos sexos, talla de madurez del 50% la población, fecundidad, y duración del ciclo reproductivo. Así mismo, se evaluó si las características de esta especie son consistentes con lo que se conoce de los ciclos reproductivos de especies ovíparas.

III. 2 MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1. Colecta de muestras

Las muestras fueron recolectadas a partir de seis viajes de pesca comercial a bordo de la embarcación arrastrera “ESCAMA VI” de Puerto Peñasco, Sonora (31° 20’ W; 113° 35’ N) y durante un viaje de pesca en la embarcación camaronera “OVIEDO III” de San Felipe, Baja California (114° 49’ W; 31° 01’ N). Todos se realizaron durante el periodo comprendido entre Marzo 2003 y Abril del 2004 (Tabla VI). La mayoría de las rayas recolectadas fueron obtenidas de las capturas del “ESCAMA VI”, que pescó en un intervalo de profundidad de 28-216 m.

En el análisis de las estructuras reproductivas de estas especies de Rájidos, a cada muestra que se obtuvo de cada viaje se le asignó una unidad de tiempo mensual. Por ejemplo las muestras que se obtuvieron del viaje de pesca realizado del 7 al 15 de marzo del 2003, se les asignó el mes de marzo del 2003.

Se analizaron un total de 428 especímenes de *R. inornata* (251 hembras y 177 machos), 82 de *R. velezi* (47 hembras y 35 machos), 74 de *R. rhina* (39 hembras y 35 machos) y 9 de *R. cortezensis* (5 hembras y 4 machos) provenientes de las capturas de arrastre de profundidad dirigida a la merluza, *Merluccius productus*, en la región del norte del Golfo de California (Figura 9). Las redes fueron arrastradas a una velocidad de 2 y 3 nudos sobre fondos arenosos y fangosos.

El sexo de los individuos examinados se determinó mediante la observación de los caracteres sexuales secundarios de los machos (los órganos copuladores). En el caso de los elasmobranquios, los órganos copuladores (mixopterigios) de los machos son aletas pélvicas modificadas. La mayoría de las rayas fueron medidas y pesadas a bordo de las embarcaciones, mientras que aproximadamente el 20% de los especímenes fueron examinados en el laboratorio. De estos individuos se pesaron las gónadas de machos y hembras, medición que no fue factible registrar a bordo de las embarcaciones comerciales.

Se calculo la distribución de frecuencias de tallas (longitud total, L_T) para hembras y machos y se obtuvo la relación longitud total – peso total (masa corporal). Las curvas resultantes de peso-talla de hembras y machos se compararon estadísticamente mediante el método de “análisis de la suma de los residuales cuadrados” (ASRC) (Haddon, 2001).

Con el fin de evaluar si el peso de las hembras con cápsulas en el útero diferían significativamente de aquellas en peso de aquellas que no presentaron cápsulas, se compararon las relaciones (curvas) peso- talla de ambos grupos empleando también el ASRC.

Tabla VI. Viajes de pesca comercial de donde se obtuvieron los ejemplares de *Raja inornata* en aguas del Norte del Golfo de California.

<i>Embarcación</i>	<i>Fecha</i>	<i>Puerto base</i>
“Escama VI”	Marzo 7-15, 2003	Puerto Peñasco, Son.
“Escama VI”	Julio 18-28, 2003	Puerto Peñasco, Son.
“Escama VI”	Agosto 27 – Septiembre, 6, 2003	Puerto Peñasco, Son.
“Escama VI”	Noviembre 12-21, 2003	Puerto Peñasco, Son.
“Escama VI”	Enero 24-30, 2004	Puerto Peñasco, Son.
“Escama VI”	Marzo 6-13, 2004	Puerto Peñasco, Son.
“Oviedo III”	Abril 23-27, 2004.	San Felipe, B.C.

III.2.2. Evaluación del estado reproductivo de las rayas.

Se determinó la razón sexual entre hembras y machos en las tres especies de rayas más abundantes en las capturas incidentales de la merluza, la cual puede variar en función de la distribución batimétrica, geografía, hábitat, estación y a los cambios de temperatura (McEachran y Musick, 1975; Compagno *et al.*, 1991).

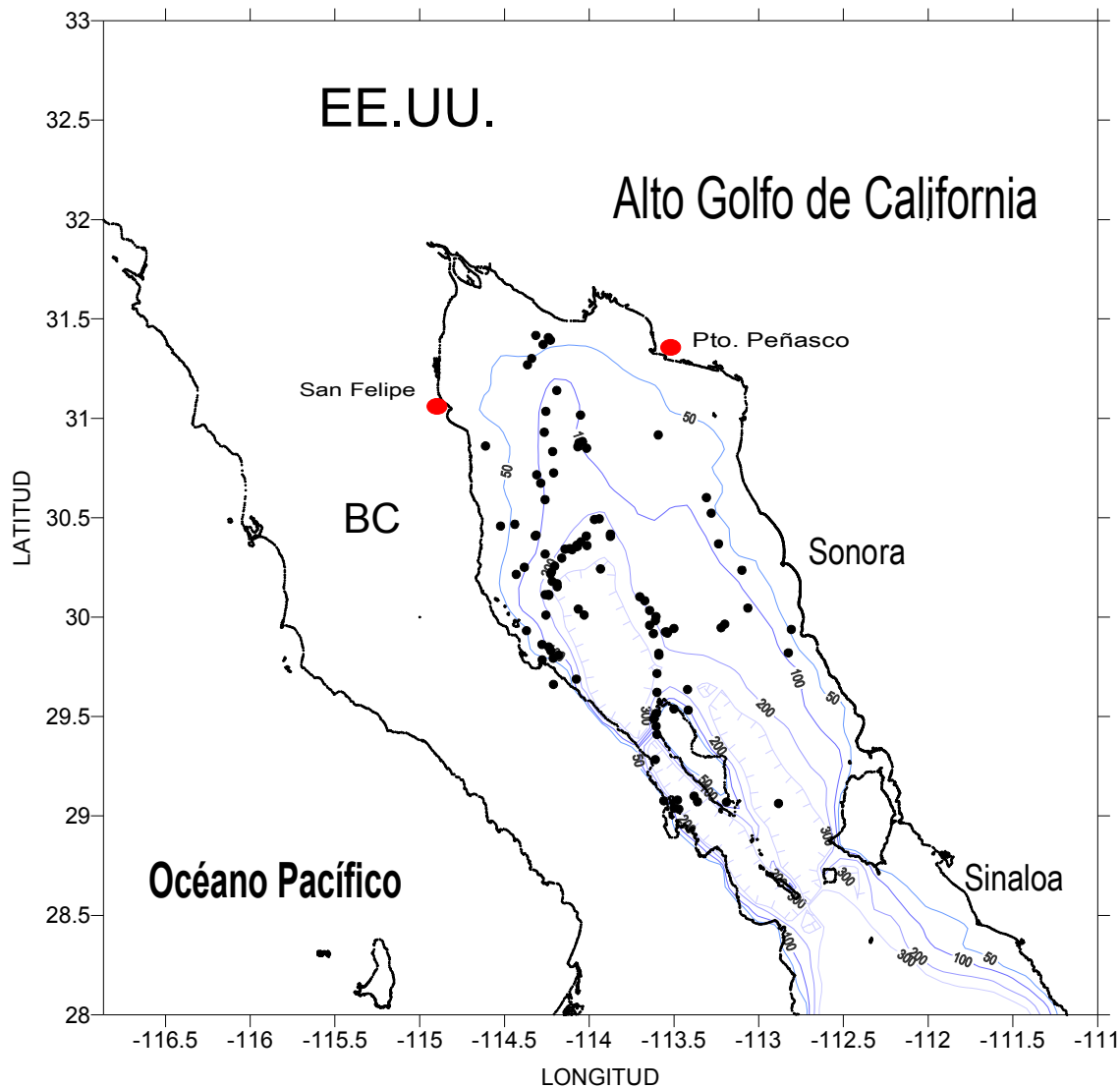


Figura 9. Distribución espacial de los lances de pesca en los cuales se capturaron los individuos de *Raja inornata* en la región del norte del Golfo de California, durante el periodo marzo 2003–abril 2004. Las líneas continuas azules representan las isóbatas, mientras que los números indican la profundidad en m.

Con el fin de caracterizar el estado reproductivo de los machos en función con del tamaño se midieron las siguientes variables: el largo interno del mixopterigio (claspers)(L_{MX}) en mm y el grado de calcificación y rotación de la base hacia adelante (Clark & von Schmidt, 1965), el largo de los dos testículos y su peso en g (incluyendo el órgano epigonal) y el largo de las glándulas del clasper

(GC) (Hamlett, 1999, Piercy *et al.* 2005) (Figura 10). A partir de una disección en la cavidad celómica en la región ventral de las hembras de *R. inornata*, *R. rhina* y *R. velezi*, se documentaron cualitativamente las características de los ovarios. También se midió su peso (incluyendo el órgano epigonal) y se midió al mm más cercano el diámetro de los folículos ováricos más grandes, así como el diámetro de las glándulas nidamentarias (GN_D) y de los úteros (Fig. 11).

El diámetro de las glándulas nidamentarias se calculo como el promedio del ancho de ambas glándulas. Se documentó el número de huevos (cápsulas) tanto en las glándulas nidamentarias como en los oviductos, se midieron su largo y ancho en mm. La longitud o largo de la capsula se midió de extremo a extremo de los llamados “cuernos” anteriores y posteriores.

A cada promedio calculado en el presente estudio se le estimo su error estándar. Todas las medidas de las estructuras reproductivas en ambos sexos se evaluaron en función de la longitud total.

Para evaluar las posibles diferencias en la proporción de sexos de las muestras (totales y por viaje de pesca) se empleo una prueba de chi-cuadrada con la corrección de Yates (X^2_c) (Zar, 1999).

Dado que más del 80% de los organismos examinados fueron machos y hembras maduras, con estructuras reproductivas bien desarrolladas no fue posible elaborar una clave de criterios o categorías de desarrollo gonádico que incluyera individuos neonatos, juveniles, preadultos y adultos.

III.2.3. Determinación de la talla de primera madurez y talla al 50% de madurez

Para la estimación de la talla de primera madurez de ambos sexos se empleó como criterio la talla mínima de primera madurez en base al macho y la hembra de menor talla en la muestra que presentaron evidencias de un desarrollo gonadal. Se calculo también la talla a la cual el 50% de la población esta madura, ajustando la proporción de individuos maduros en cada intervalo de tallas

(datos binomiales de madurez, inmaduro= 0, maduro= 1) a un modelo logístico (Cerna y Oyarzún, 1998, Mollet *et al.* 2000 y Braccini y Chiaramonte, 2002a y 2002b). Dicho modelo fue:

$$P = \frac{100}{1 + e^{a + b * L_T}} \quad (3)$$

Donde:

P = porcentaje de individuos sexualmente maduros

L_T = longitud total en mm

a y b = constantes

III.2.4. Índices Gonadosomático y Hepatosomático

Tanto para machos como para hembras de *R. inornata*, se calculó el índice gonadosomático (I_{GS}) y el índice hepatosomático (I_{HS}), de la siguiente manera:

$$I_{GS} = 100 * M_G M^{-1} \quad (4)$$

Donde:

M_G = peso de las gónadas (testículos u ovarios)(g)

M = peso total del individuo (g)

$$I_{HS} = 100 * M_H M^{-1} \quad (5)$$

Donde:

M_H = peso del hígado (g)

M = peso total del individuo (g)

El peso gonadal de las rayas se obtuvo sumando el peso de los dos testículos en el caso de los machos. En las hembras se obtuvo a partir del peso de los dos ovarios. Para ambos sexos las medidas del peso incluyeron el órgano epigonal.

III.2.5. Relación entre la profundidad de captura y el estadio de madurez

Para examinar la posible segregación de individuos maduros e inmaduros de *R. inornata* en función de la profundidad se empleo una prueba estadística de máxima probabilidad (*G*-test). Se utilizaron los datos de profundidad para cada uno de los arrastres obtenidos por medio de una ecosonda instalada en la embarcación. A cada arrastre se le asigno una profundidad promedio dada que se obtuvo a partir de la profundidad de inicio del arrastre y de la profundidad del final del arrastre.

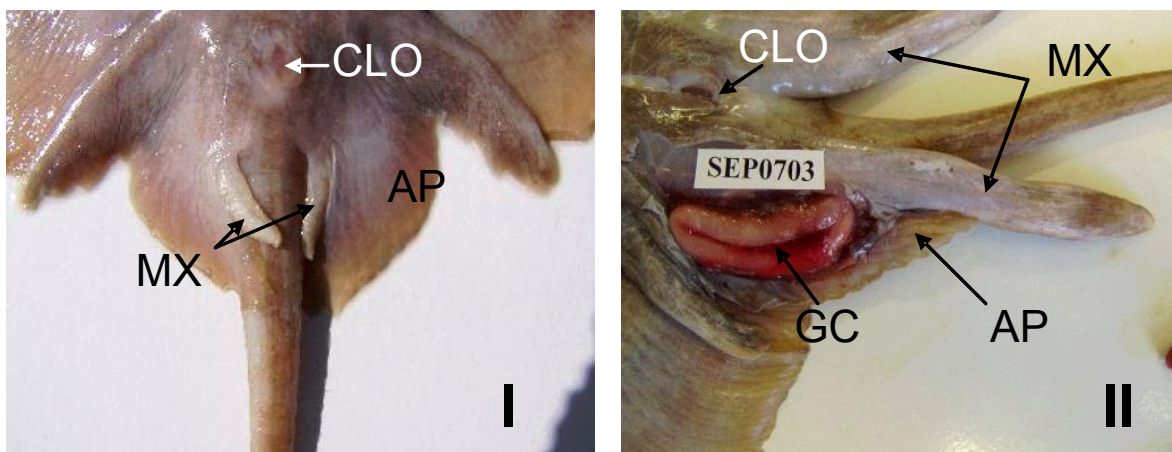


Figura 10. Aparato reproductor del macho de *R. inornata*: MX= mixopterigio; GC= glándula del cláster; CLO= cloaca; AP= aleta pélvica; I). Macho inmaduro de 244 mm L_T ; II). Macho maduro de 505 mm L_T .

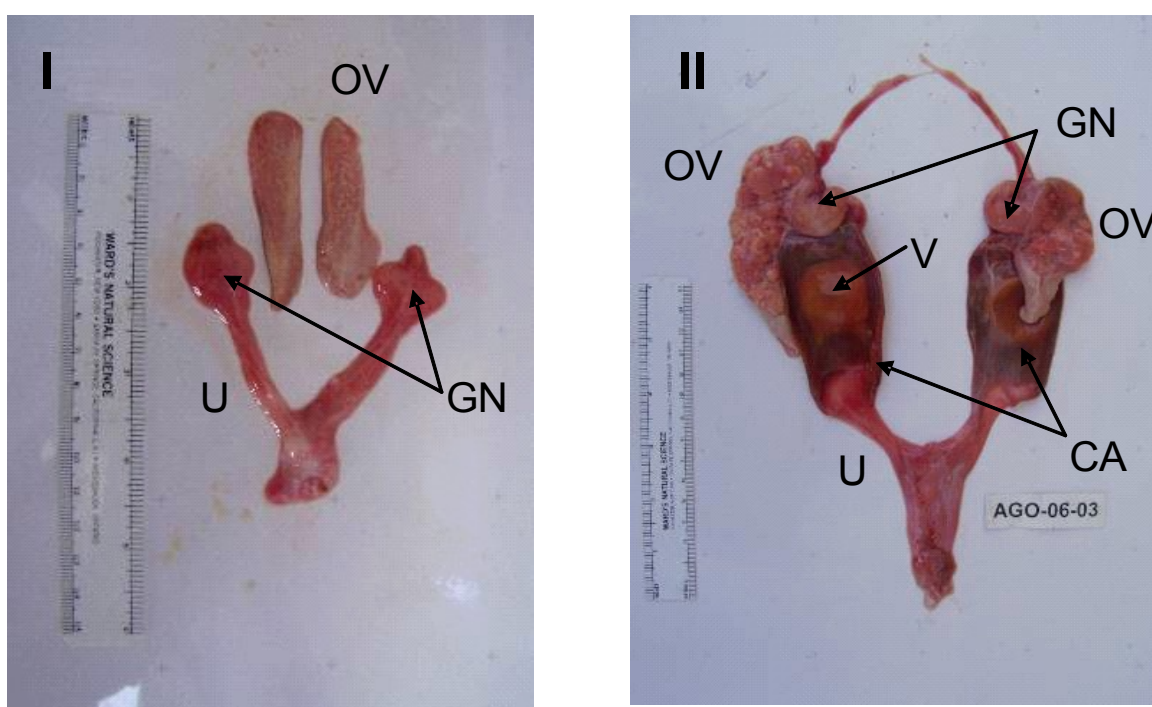


Figura 11. Aparato reproductor de hembra de *R. inornata*: OV= ovario; GN= glándula nidamentaria; U= útero; CA= cápsula de embrión; V= reserva de vitelo del embrión. I). Hembra inmadura de 464 mm L_T ; II). Hembra madura de 555 mm L_T .

III.3 RESULTADOS

III.3.1. Biología reproductiva de *Raja inornata*

III.3.1.1. Relaciones talla-peso

Para estimar la relación talla-peso de *R. inornata*, se midieron y pesaron en total 372 individuos (202 hembras y 170 machos). El intervalo de tallas de las hembras fue de 171-690 mm L_T , con una talla promedio de 517.6 ± 6.38 mm. Para los machos el intervalo de tallas fue de 125-585 mm L_T y la talla promedio fue de 470.6 ± 5.71 mm (Figura 12). El intervalo de pesos (masa corporal) medido en las hembras fue de 38-1,900 g con un peso promedio de 964.5 ± 25.3 g. Durante el estudio se examinaron 36 hembras de *R. inornata* que contenían cápsulas en su interior. El intervalo de tallas de estas hembras fue de 500-610 mm (560.66 ± 4.31 mm) y el de pesos fue de 800-1,600 g (promedio= $1,189.02 \pm 30.32$ mm).

El intervalo de pesos para los machos fue de 50-1,800 g. (promedio= 659.52 ± 21.27 g). El macho más pequeño fue un embrión contenido dentro de una cápsula que midió 10.3 mm de L_T . Este individuo no fue incluido para el cálculo de la relación peso-talla de los machos de *R. inornata*. En la Figura 13 se presentan las tres ojivas de talla-peso construidas para hembras, machos y sexos combinados de *R. inornata*. La relación peso- talla de ambos sexos esta descrita por el modelo: $P = 1.94704 \times 10^{-6} L_T^{3.1835}$, con un coeficiente de determinación de $r^2 = 0.94$. El valor de b fue de 3.1835 por lo cual el crecimiento es de tipo alométrico. Se observaron diferencias entre las relaciones peso-longitud de machos y hembras de *R. inornata* ($F_{(1,372)} = 2.67$, $P = 0.047$).

Se construyeron y compararon las curvas peso-longitud de hembras sin capsulas y hembras con capsulas de *R. inornata*. Para la comparación solo se incluyeron hembras sin capsulas >500 mm L_T , ya que la hembra más pequeña en talla con capsulas midió dicha talla. Las curvas peso-longitud fueron distintas estadísticamente ($F_{(1,162)} = 12.90$, $P < 0.000$).

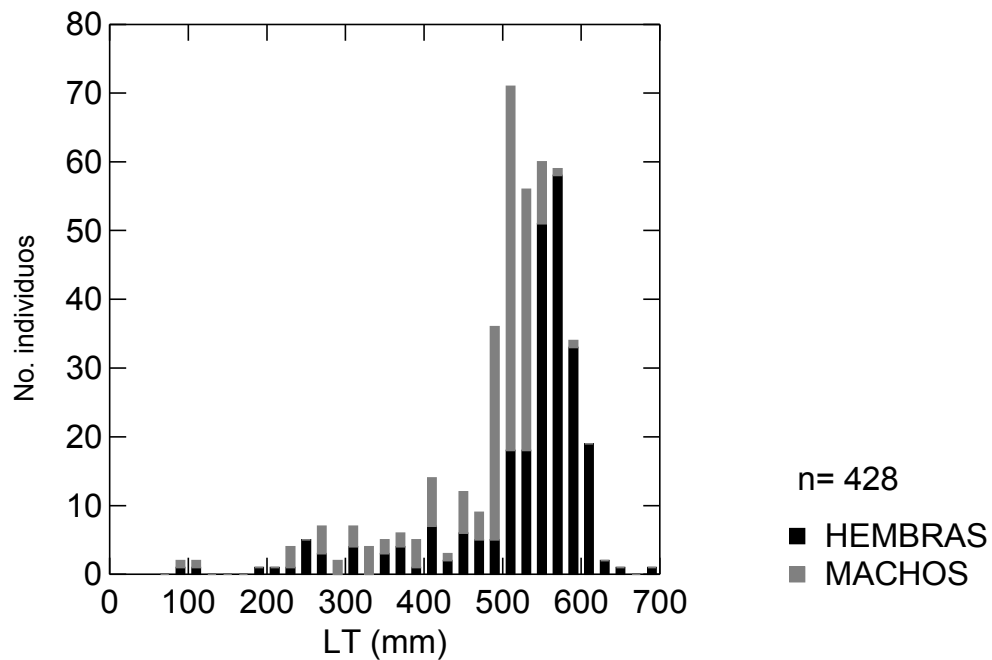


Figura 12. Frecuencia de tallas de hembras y machos de los especímenes de *Raja inornata* examinados para describir su patrón de reproducción en el norte del Golfo de California

En la Tabla II se resumen los parámetros de las relaciones talla-peso de las tres especies de rajiformes examinados durante el presente estudio.

III.3.1.2. Razón sexual

La razón de hembras: machos fue 1.00: 0.70 y fue significativamente diferente de la razón sexual esperada 1.00: 1.00 ($X^2_c = 31.81$, $g.l. = 1$, $P < 0.05$). Sin embargo la razón de sexos en las muestras de marzo 2003, septiembre 2003, noviembre 2003, enero 2004 y marzo- abril 2004 no fueron estadísticamente diferentes de 1:1. Solo en la muestra de julio 2003 hubo una mayor proporción de hembras ($X^2_c = 9.5$, $g.l. = 1$, $P < 0.05$).

III.3.1.3 Madurez sexual en machos de *R. inornata*

Se examinaron en total 177 machos de *R. inornata*, de los cuales el 81.1% estaban maduros (382-585 mm L_T ; promedio= 414.21 ± 13.44 mm L_T). El intervalo de tallas de los machos inmaduros fue 227-512 mm L_T (talla promedio de 345.55 ± 12.77 mm L_T). Se encontraron 2 embriones durante el estudio (81 y 103 mm L_T). El intervalo de tallas de los machos maduros fue de 445-585 mm de L_T (504.70 ± 1.90 mm L_T).

La longitud del órgano copulador (mixopterigio, L_{MX} o “clásper”, por su nombre común en inglés), presento un crecimiento de forma sigmoideal con respecto a la L_T (Figura 14A-B). La mayor tasa de cambio se observó entre los 440 y 460 mm. Los machos más pequeños que presentaron mixopterigios completamente maduros (calcificados) tuvieron una longitud de 445 cm. Sin embargo, se observaron dos machos de 460 mm L_T cuyos mixopterigios no se encontraron completamente maduros. Los machos maduros de *R. inornata* presentaron un intervalo de longitud del mixopterigio de 114-141 mm, con una longitud promedio de 128.28 ± 0.50 mm. La longitud de los mixpterigios en los machos maduros represento del 20.8 al 30.3% de su longitud total.

En solo 2 machos (ambos de 502 mm L_T) se pudo observar semen en el hipopilo del mixopterigio (abertura posterior del surco o canal del gonopodio), aunque en la gran mayoría de los machos maduros se observó semen en los canales deferentes y en la vesícula seminal.

La longitud promedio de los testículos en los machos inmaduros fue de 28.34 ± 3.36 mm, y la de machos maduros de 58.33 ± 1.05 mm. Hubo una diferencia significativa entre la longitud de los testículos de machos inmaduros y maduros ($t= 2.52$, $gl= 128$, $P< 0.05$).

La prueba de t para comparar la longitud de los testículos izquierdo y derecho en los machos de *R. inornata* demostró que estadísticamente no son diferentes ($t= 1.83$, $gl= 256$, $P= 0.067$).

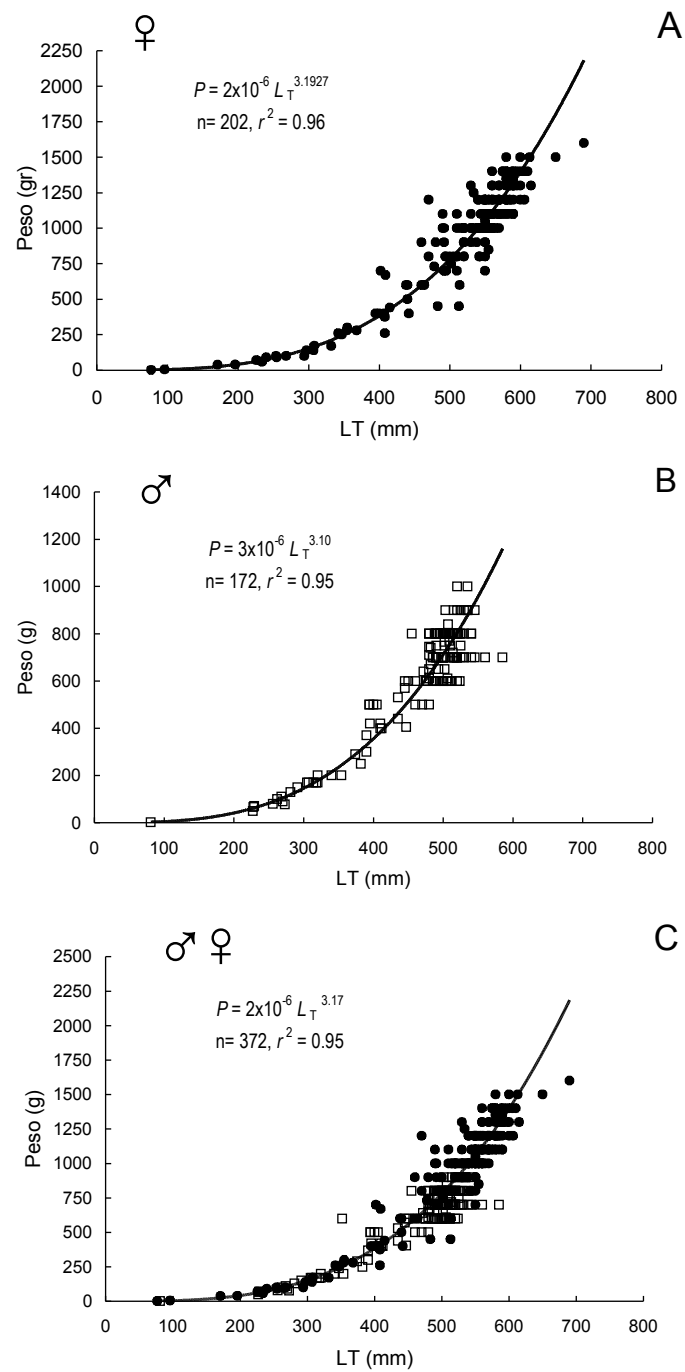


Figura 13. Relación entre el peso corporal (P) y la longitud total (L_T) de *Raja inornata*. (A) Hembras; (B) machos; y (C) sexos agrupados (hembras ●; machos □).

Tabla VII. Parámetros de las relaciones peso-longitud de los rajiformes capturados en el norte del Golfo de California y tipo de crecimiento corporal. Los parámetros a y b provienen de la ecuación $W = aL^b$.

<i>Especie/relación</i>	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>r</i> ²	<i>Tipo crecimiento</i>
<i>Raja inornata</i>					
- Sexos combinados*	372	3.17	2×10^{-6}	0.95	Alométrico
- Hembras	202	3.19	2×10^{-6}	0.96	Alométrico
- Machos	172	3.11	3×10^{-6}	0.95	Alométrico
<i>Raja rhina</i>					
- Sexos combinados*	65	3.43	4×10^{-7}	0.99	Alométrico
- Hembras	35	3.49	2×10^{-7}	0.99	Alométrico
- Machos	30	3.32	8×10^{-7}	0.98	Alométrico
<i>Raja velezi</i>					
- Sexos combinados*	70	2.83	2×10^{-5}	0.92	Alométrico
- Hembras	38	2.73	5×10^{-5}	0.92	Alométrico
- Machos	32	3.10	3×10^{-6}	0.96	Alométrico

*Relaciones peso-longitud las cuales tuvieron diferencias estadísticamente significativas entre sexos.

De tal forma que se promediaron ambas longitudes de los testículos para graficar la relación de crecimiento entre la talla total del macho y su longitud. Dicha relación presenta un comportamiento de tipo potencial, en donde las claspers siguen creciendo y la L_T aparentemente ya no lo hace (Fig. 14C).

La longitud promedio de la glándula del clasper en los machos inmaduros de *R. inornata* fue de 11.17 ± 1.07 mm, y la de machos maduros fue de 43.73 ± 0.86 mm. La prueba t de Student no indicó diferencias significativas ($t = 0.40$, $gl = 96$, $P > 0.05$) entre los promedios de las longitudes de las dos glándulas de los claspers en los machos. La longitud promedio de las glándulas del clasper en los machos. La longitud promedio de las glándulas presentó un patrón sigmoidal en función de la longitud total, al igual que los mixopterigios. El crecimiento de dichas glándulas se acelera cuando los machos alcanzan tallas aproximadas a los 450 mm de L_T (Fig. 15). La relación entre la longitud de las glándulas del clasper y la talla total en los machos fue de tipo potencial (Fig. 15), como se observó en los mixopterigios.

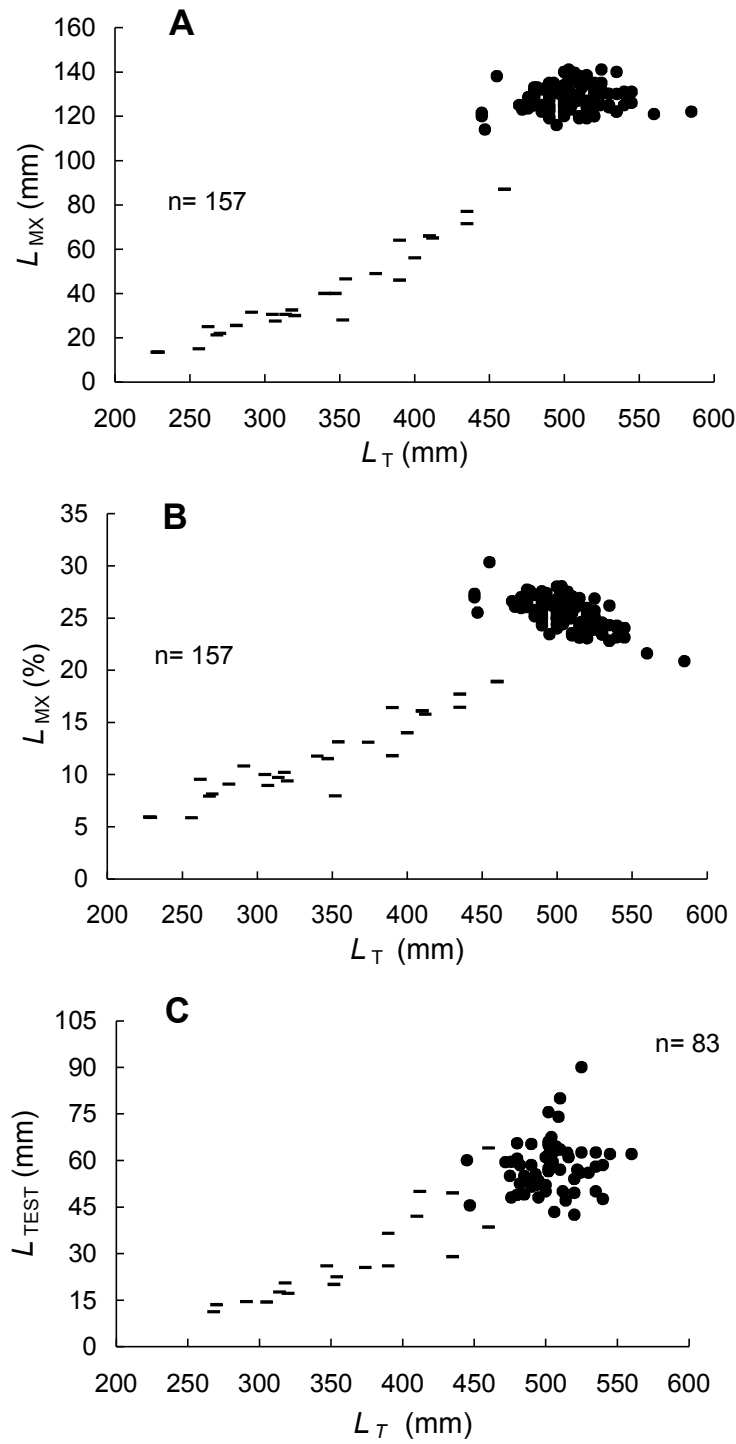


Figura 14. Relación entre la longitud total y el mixopterigio de los machos de *R. inornata*; A) relación entre el tamaño del mixopterigio y la L_T , $L_{MX} = 3 \times 10^{-6} * L_T^{2.80}$, $r^2 = 0.93$; B) relación entre el tamaño del mixopterigio expresado en porcentaje de la L_T , y L_T , C) Relación entre la longitud promedio de los testículos y L_T ; $L_{TEST} = 2 \times 10^{-5} * L_T^{2.40}$, $r^2 = 0.85$. Inmaduros (-), maduros (●).

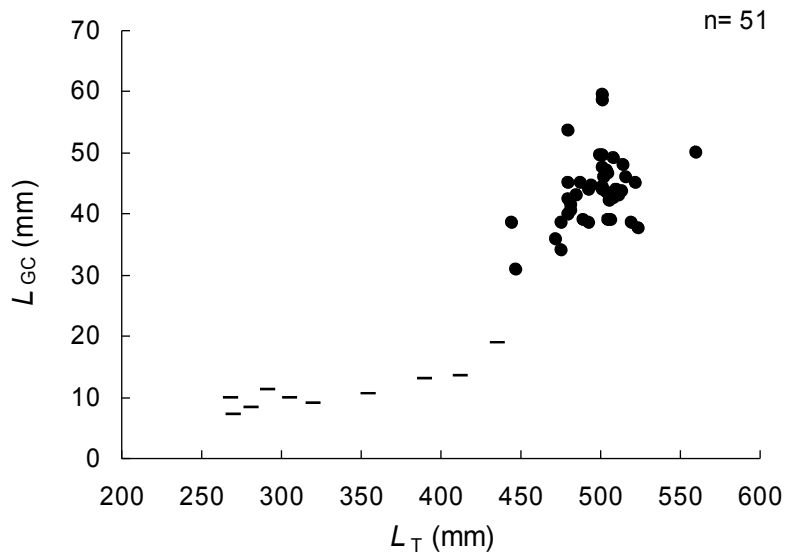


Figura 15. Relación entre el tamaño de las glándulas del claspers y la L_T en los machos examinados de *Raja inornata* ($L_{GC} = 5 \times 10^{-7} * L_T^{2.92}$, $r^2 = 0.88$).

Basándose en las observaciones del crecimiento de los mixopterigios, testículos y glándulas del claspers, y considerando la talla del macho inmaduro más grande, de 512 mm y la talla del macho maduro más pequeño, 445 mm, la talla de primera madurez en los machos de *R. inornata* se estimó a los 450 mm L_T .

III.3.1.3.1 Talla del 50% de madurez en machos

La talla del 50% de madurez (L_{T50}) fue en 443 mm ($r^2 = 0.91$) (Fig. 16), la cual correspondió a un peso corporal de 501 g. Esta talla representa el 75.7% de la longitud total del macho más grande colectado en el norte del Golfo de California (585 mm L_T).

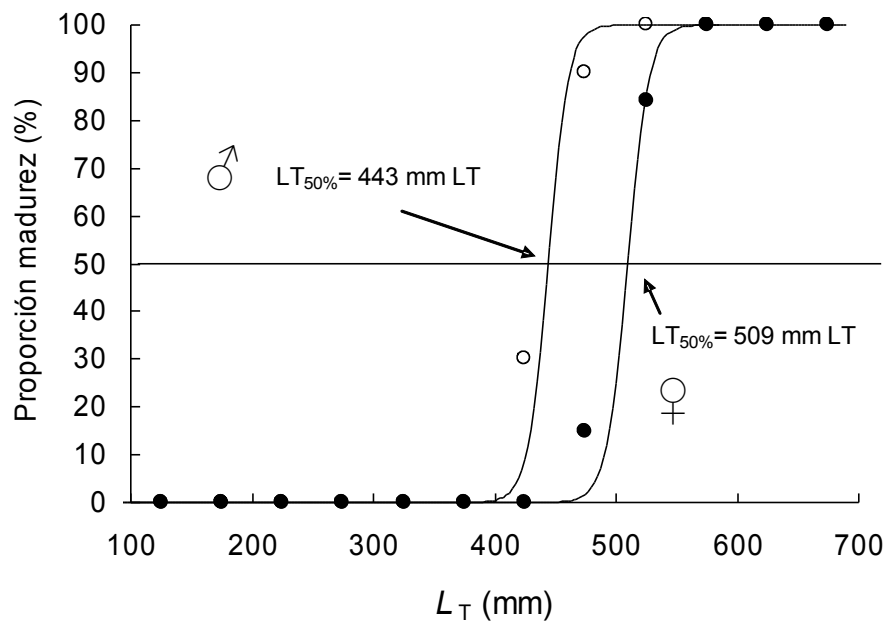


Figura 16. Porcentaje de madurez por talla para machos (○) y hembras (●) de *R. inornata*.

III.3.1.4. Índices gonadosomático y hepatosomático en machos

El índice gonadosomático (I_{GS}) presentó un crecimiento de tipo sigmoideo, y se observó una relación no lineal entre el índice y la talla de los machos (potencial) (Fig. 17A). Los valores más altos del I_{GS} se observaron en machos con tallas superiores a los 500 mm (Figura 17A). Los valores más altos del I_{GS} mensual en los machos se calcularon para los meses de septiembre y noviembre del 2003 (Tabla VIII) (Figura 19A).

El peso promedio del hígado en individuos inmaduros fue de 9.18 ± 1.59 gr ($n=22$), y para maduros fue 21.09 ± 1.01 gr ($n=37$). La relación entre el peso del hígado (H_P) y la talla en los machos fue de tipo potencial) (Figura 18A). El índice hepatosomático (I_{HS}) se calculó para cada uno de los individuos y se graficó (Figura 18B). No se observó relación alguna entre estas variables. Los promedios mensuales más altos del I_{HS} en machos se estimaron para enero y septiembre (Tabla VIII) (Figura 19B).

III.3.1.5. Relación entre la profundidad de captura y el estado de madurez

La profundidad promedio de captura de los machos inmaduros de *R. inornata* fue de 151.52 m, con un intervalo de profundidad de 81- 272 m. Los machos maduros se pescaron a una profundidad promedio de 156.30 m, dentro de un intervalo similar al de los machos inmaduros (Figura 20). La profundidad promedio de captura para el grupo de machos de *R. inornata* fue de 155.08 m. Las profundidades promedio de captura de machos inmaduros y maduros en tres diferentes intervalos de profundidad (<100m, 100-200 m y > 200 m) fueron estadísticamente diferentes ($G= 6.42$, $g.l.= 2$, $P= 0.040$). La prueba estadística a posteriori de Bonferroni realizada a partir de un ANOVA de dos vías (madurez y profundidad) (Tabla IX) corroboró que la profundidad de captura de machos inmaduros y maduros mayor a los 200 m fue significativamente distinta a las otras dos profundidades ($F_{(2, 91)} = 587.52$, $P= 0.000$) (Figura 21B), pero no se detectó diferencia alguna entre las proporciones de machos inmaduros y maduros entre los tres rangos de profundidad.

Tabla VIII. Promedio y desviación estándar e intervalo del índice gonadosomático (I_{GS}) mensual de hembras y machos de *R. inornata*. Meses no muestreados (-).

Mes	<i>Hembras</i>			<i>Machos</i>		
	I_{GS}	Intervalo	n	I_{GS}	Intervalo	n
Enero	-	-	-	0.9 ± 0.5	0.2-1.6	8
Marzo	1.4 ± 1.3	0.3-3.9	7	-	-	-
Julio	1.6 ± 1.6	0.4-3.5	5	1.9 ± 0.8	1.2-3.3	5
Septiembre	1.9 ± 0.5	1.3-3.5	15	2.2 ± 0.7	0.5-3.4	18
e Noviembre	2.2 ± 1.3	0.8-4.6	9	1.2 ± 0.6	0.0-2.3	22

III.3.1.6. Madurez sexual en hembras de *R. inornata*

De las 251 hembras de *R. inornata* examinadas el 72.1% fueron maduras (intervalo 470-690 mm L_T ; promedio= 559.40 ± 2.22 mm L_T) y el resto inmaduras (intervalo 171-550 cm L_T ; promedio= 413.85 ± 1.6 mm L_T). Solo se documentaron embriones hembras (77 y 96 cm L_T , respectivamente). De las 181 hembras maduras, 43 (23.7% del total de hembras maduras) presentaron cápsulas en su interior en diferentes tamaños de desarrollo. Su intervalo de tallas fue de 500-619 mm L_T , con una talla promedio de 562.23 ± 3.83 .

Con base base en las observaciones del diámetro de las glándulas nidamentarias, el folículo ovárico más grande y el ancho del útero en las hembras de *R. inornata*, se estima que maduran a una longitud total de 500 mm L_T . La hembra madura más pequeña observada en el presente estudio tuvo 470 mm de L_T .

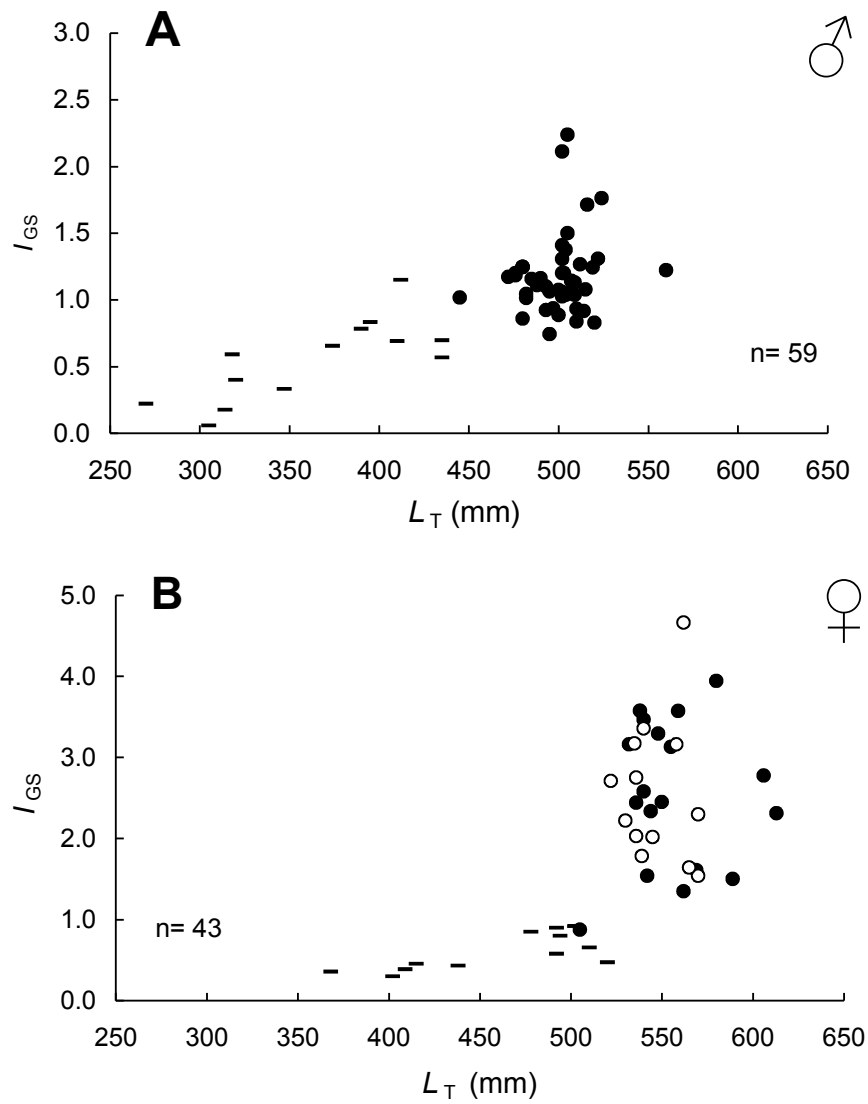


Figura 17. Relación entre el índice gonadosomático (I_{GS}) y la talla en *Raja inornata*. A) Machos, $I_{GS} = 8 \times 10^{-9} * L_T^{3.02}$, $r^2 = 0.67$; B) Hembras, $I_{GS} = 1 \times 10^{-15} * L_T^{5.59}$, $r^2 = 0.63$. Individuos inmaduros (-), y maduros (○) y hembras con capsulas en su interior (●).

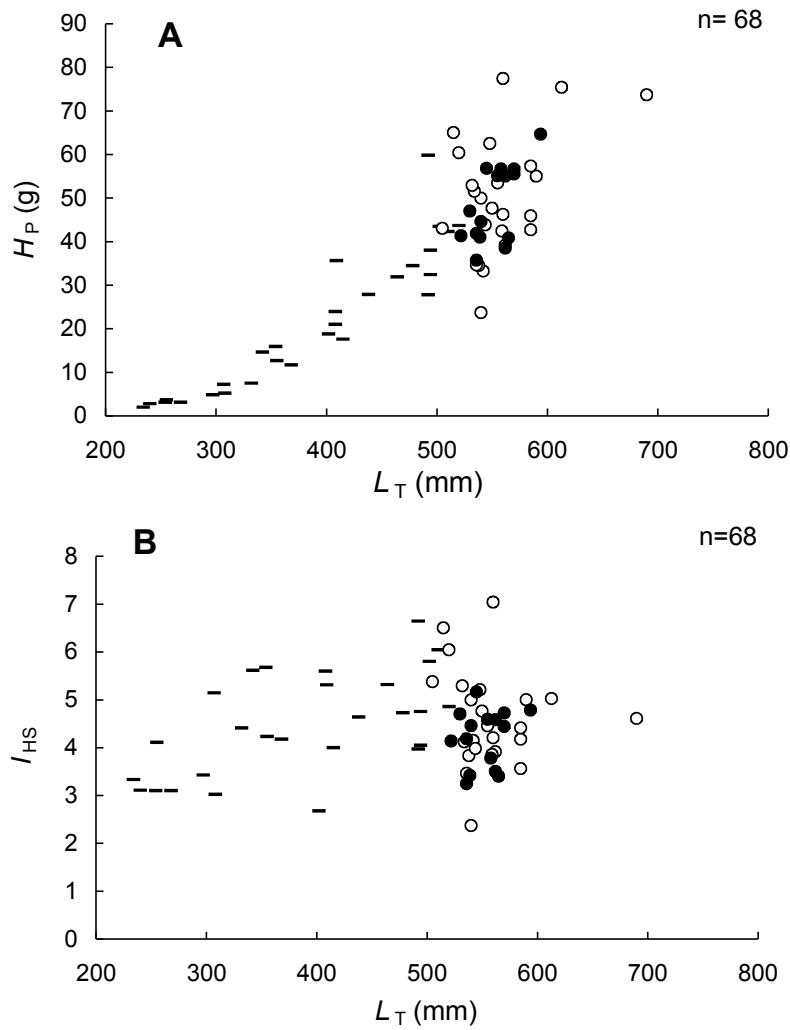


Figura 18. A) Relación entre el peso del hígado (H_P) con la talla de los machos de *R. inornata* ($H_P = 3 \times 10^{-8} * L_T^{3.37}$, $r^2 = 0.92$; B) Relación entre el I_{HS} y la L_T en machos. Individuos inmaduros (-), y maduros (●).

La madurez se caracterizó por un mayor diámetro de las glándulas nidamentarias (GN_D). No se encontró diferencia significativa en el diámetro de las dos glándulas en 184 hembras examinadas, por lo que se empleó el diámetro de la glándula izquierda para los análisis estadísticos. En las hembras inmaduras las glándulas tuvieron un diámetro promedio de 6.26 ± 1.21 mm, mientras que en las hembras maduras fue de 33.94 ± 0.43 mm. En el caso de las 43 hembras con cápsulas en su

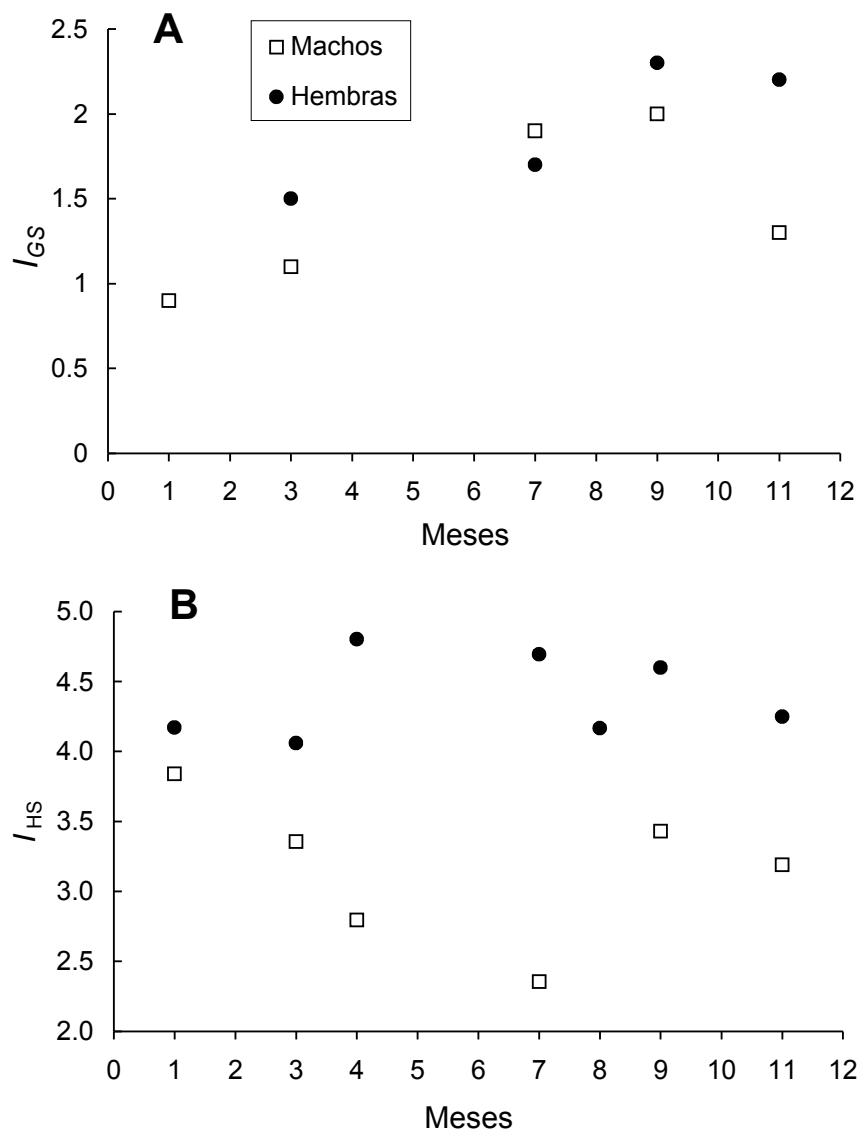


Figura 19. A) Comportamiento estacional del Índice Gonadosomático (I_{GS}) y del B) Índice Hepatosomático (I_{HS}) en hembras y machos de *R. inornata*. Hembras (●) y machos (□).

interior, el ancho promedio fue de 33.74 ± 0.64 mm. Una prueba de t corroboró que el diámetro de las glándulas de hembras maduras y de hembras con capsulas no difirió entre ellas. Se observó un rápido crecimiento en el diámetro de las glándulas entre los 450 y los 550 mm de L_T (Figura 22). También se observó una relación de tipo potencial entre el diámetro de las glándulas y la L_T de las hembras (Fig. 22).

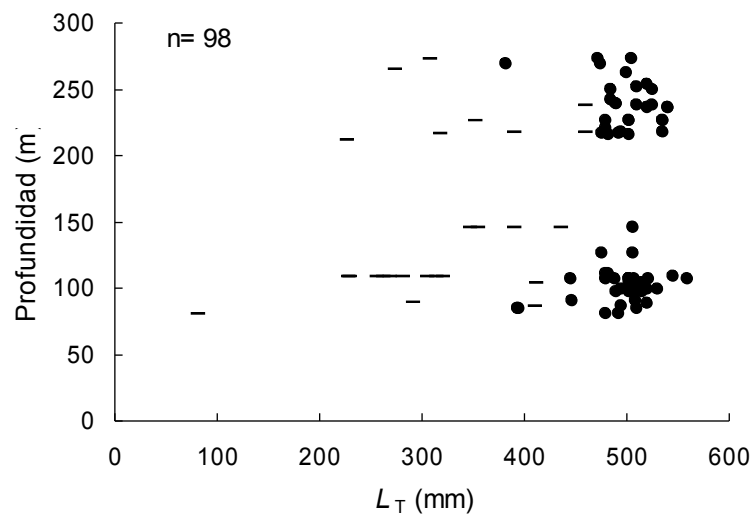


Figura 20. Distribución batimétrica de las capturas de machos de *Raja inornata* en el norte del Golfo de California durante el periodo marzo 2003–abril 2004). Individuos inmaduros (-), maduros (●).

Tabla IX. Resultados del ANOVA de dos vías (madurez y profundidad) para machos de *R. inornata*.

Fuente de variación	GL	SS	MS	F	P
Madurez	1	15	15	0.06	0.79
Profundidad	2	263718	131859	587.5	0.00
Interacción	2	983	492	2.19	0.11
Error	91	20423	224		
Total	96	285139			

Para observar un posible crecimiento a lo largo del año de las glándulas nidamentarias en las hembras de *R. inornata* se calcularon los diámetros mensuales promedios de éstas. En septiembre y noviembre del 2003 se calcularon los promedios más altos: 34.19 ± 0.76 y 31.72 ± 1.15 mm,

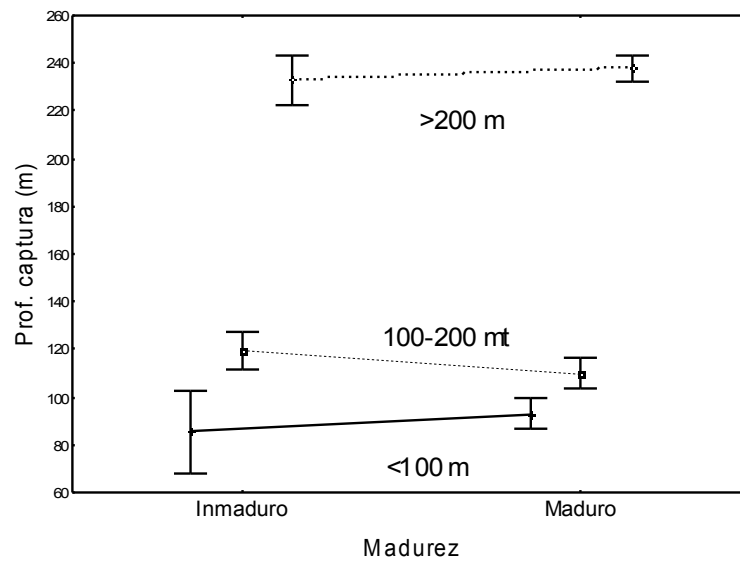


Figura 21. Análisis de la distribución batimétrica de las capturas de machos inmaduros y maduros de *R. inornata*. Se muestran los intervalos de profundidad de las capturas de machos inmaduros y maduros. Las barras verticales en ambas gráficas representan el intervalo de confianza de los datos al 95%.

respectivamente (Figura 24A). Las hembras presentaron glándulas nidamentarias con diferentes tamaños (diámetros) lo cual reflejó su actividad reproductiva.

Al compararse estadísticamente el diámetro de los folículos más grandes entre los dos ovarios de cada hembra, no se encontraron diferencias en el tamaño ($t = 1.40$, $g.l. = 203$, $P > 0.05$), por lo que en los análisis estadísticos se utilizó el folículo más grande del ovario izquierdo. Los folículos ováricos más grandes se caracterizaban por presentar diámetros mayores a los 25 mm y por presentar un vitelo de color amarillo, a diferencia de los folículos en desarrollo que tenían un color blanquecino. Como se puede apreciar en la Fig. 23A los folículos comienzan a crecer rápidamente en las hembras de *R. inornata* a partir de la talla de 450 mm. A los 500 mm L_T los folículos alcanzan los mayores tamaños y por lo tanto están listos para ovular. Se graficó el diámetro del folículo más grande localizado en el ovario izquierdo de las hembras contra la longitud total. Se examinó la

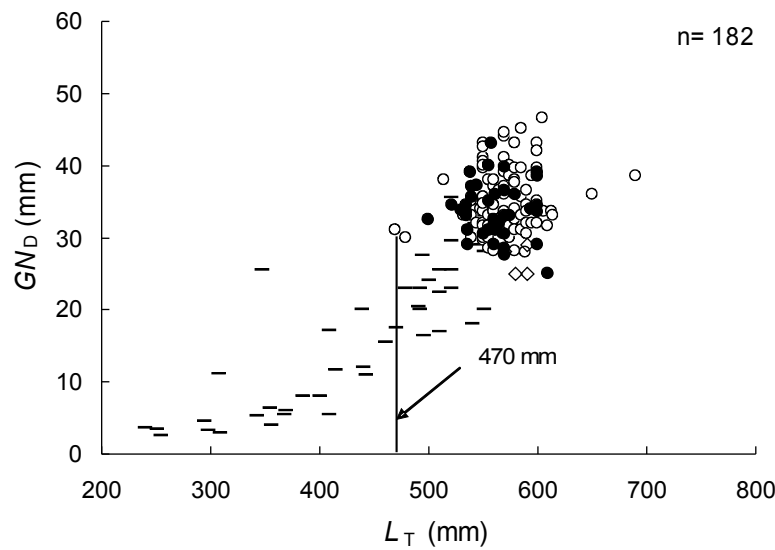


Figura 22. Relación entre el tamaño de la glándula nidamentaria y la longitud total de las hembras de *Raja inornata*. Hembras inmaduras (-), maduras ($\circ$), hembras con cápsulas ($\bullet$) y hembras en reposo ($\diamond$). $GN_D = 2 \times 10^{-7} * L_T^{2.99}$, $r^2 = 0.82$.

posible relación entre ambas variables sin éxito (Fig. 23A). El rango de valores de los diámetros del folículo más grande en los ovarios de hembras inmaduras fue de 3-16 mm, con un promedio de 8.06 ± 1.03 mm. Para las hembras maduras, incluyendo aquellas que contenían cápsulas en su interior, los diámetros de los folículos más grandes presentaron un rango de 9-39 mm, con una media de 23.65 ± 0.45 mm. Las hembras con capsulas presentaron los folículos más grandes con diámetros entre los 10 y 36 mm (23.30 ± 0.81 mm). No se observó diferencias significativas entre el diámetro del folículo más grande en los ovarios de las hembras maduras y el de las hembras con cápsulas ($t = 0.51$, $g.l. = 123$, $P > 0.05$).

Los promedios mensuales del diámetro de los folículos más grandes se observaron en los meses de septiembre y noviembre del 2003, con 21.39 ± 1.22 mm y 19.33 ± 0.73 mm, respectivamente (Figura 24B).

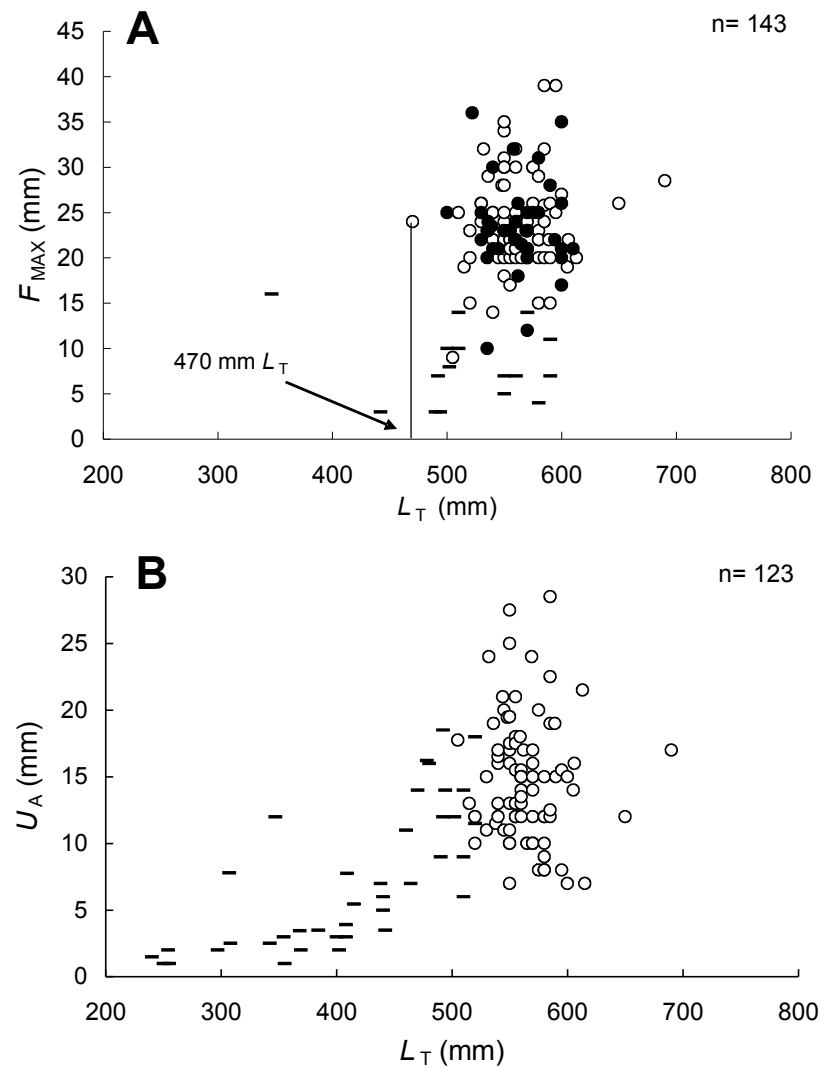


Figura 23. Relación entre el tamaño de las estructuras reproductivas y la longitud total en las hembras de *Raja inornata*. A) Relación entre el diámetro del folículo ovárico más grande (F_{MAX}); B) Cambios en el ancho del útero izquierdo comparado con la L_T . $U_A = 2 \times 10^{-7} * L_T^{2.85}$, $r^2 = 0.66$. Hembras inmaduras (-), maduras ($\circ$) y hembras con cápsulas ovígeras ($\bullet$).

Con la finalidad de observar un posible crecimiento en el diámetro del folículo ovárico más grande a lo largo del periodo de estudio se graficó este por cada hembra contra el día en que se capturo (día Juliano). No fue posible detectar alguna tendencia en el tamaño de los folículos a través del tiempo (Figura 25).

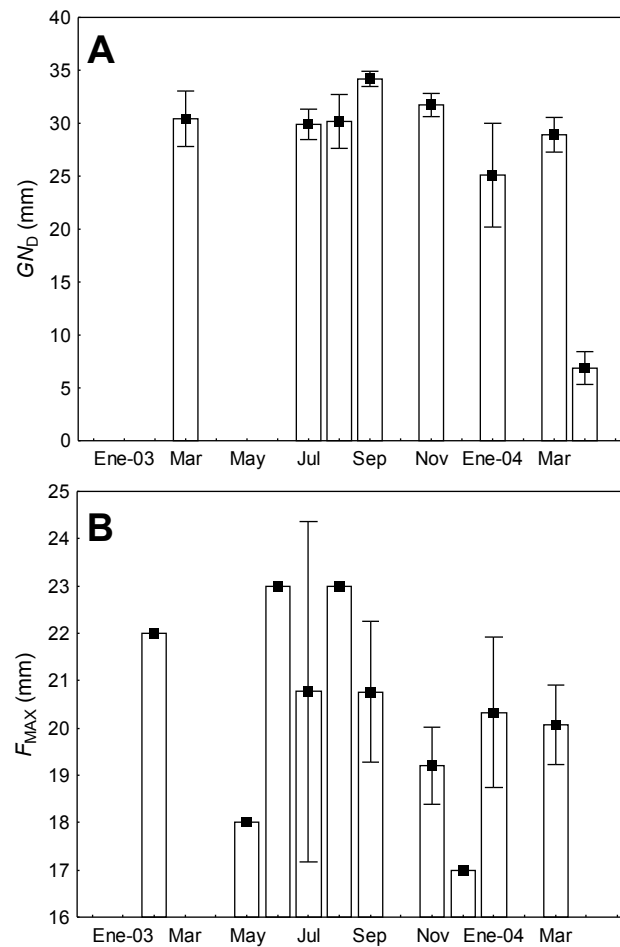


Figura 24. Estacionalidad de los parámetros reproductivos de las hembras de *R. inornata*; A) Promedio mensual del ancho de las glándulas nidamentarias durante el periodo febrero 2003–abril 2004; B) Promedio mensual de los folículos ováricos más grandes (F_{MAX}) durante el mismo periodo. Las líneas verticales representan el error estándar del promedio.

Se examinó la posible relación entre el ancho del útero (U_A) y la longitud total de las hembras de *R. inornata*. Con el objeto de agilizar el trabajo de disección de las hembras a bordo de las embarcaciones comerciales solo se midió el útero izquierdo. Se observó una relación de tipo potencial entre ambas variables (Fig. 23B). Las hembras conteniendo cápsulas en los úteros, no se documentó el ancho del mismo, debido al estiramiento mecánico del útero producido por la cápsula.

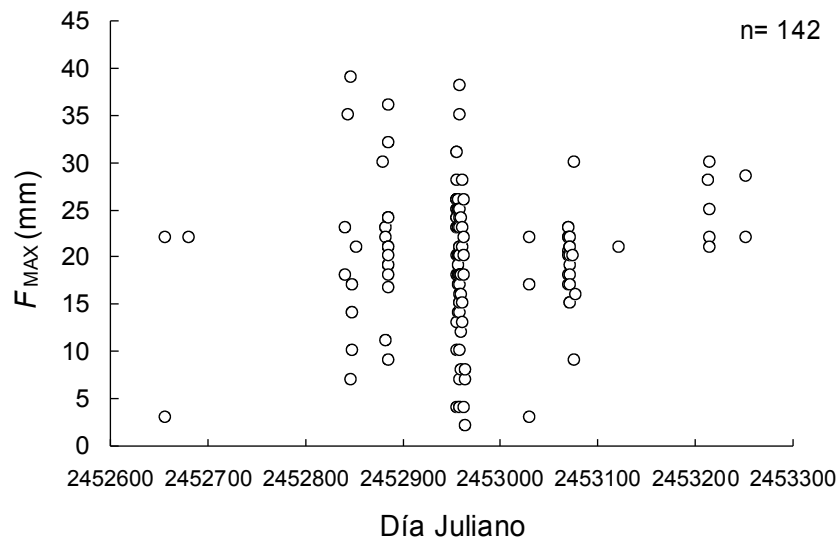


Figura 25. Variación por día (Día Juliano) del diámetro del folículo más grande observado en los ovarios de hembras de *R. inornata* durante el periodo febrero 2003- julio 2004.

III.3.1.7. Fecundidad relativa

R. inornata solo produce dos cápsulas simultáneamente, una en cada glándula nidamentaria. Dado que no fue posible determinar el número total de cápsulas con embriones que producen las hembras por evento reproductivo y poder determinar una posible relación entre el tamaño de las hembras y su fecundidad, se analizó la relación entre el número de los folículos más grandes por hembra y la L_T (Figura 26A). El número promedio de folículos grandes de hembras maduras fue de 11.2 ± 0.39 con un intervalo de 4-20 folículos. El ajuste lineal para todas las hembras (de la muestra total) entre el número de folículos grandes y L_T produjo una pendiente positiva (significativa) ($F_{(1,93)} = 4.37$, $P = 0.000$), pero con un coeficiente de determinación bajo $r^2 = 0.11$ (Figura 26B). Por tal razón se condujo una segunda regresión entre el número de folículos ováricos más grandes y L_T pero solo para hembras maduras y eliminando los valores considerados como outliers, la cual resultó con una pendiente significativa ($F_{(1,91)} = 12.320$, $P = 0.000$). Posteriormente

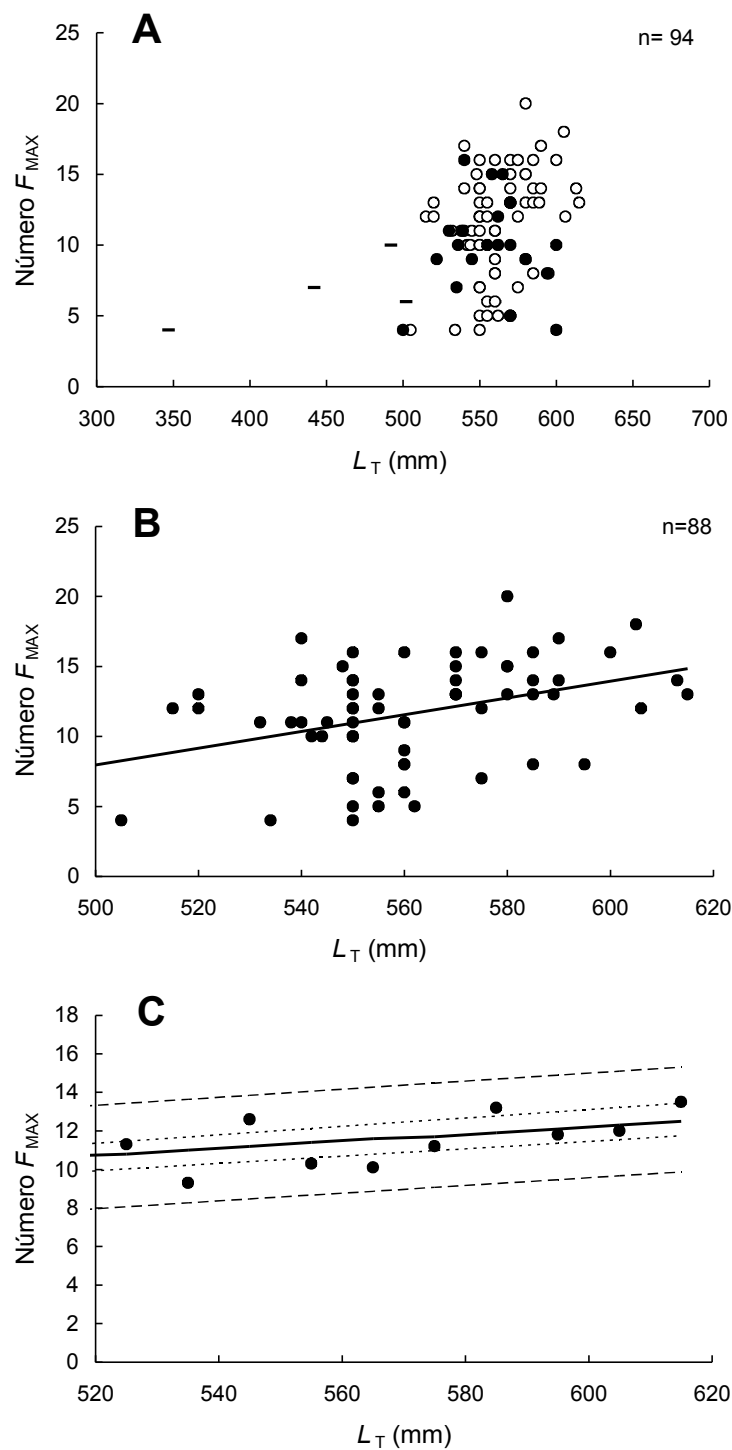


Figura 26. Relación entre el número de folículos ováricos más grandes y L_T de hembras de *R. inornata*. A) Relación entre F_{MAX} y L_T de hembras inmaduras y maduras (Hembras inmaduras (-), maduras (○), y hembras con cápsulas (●)); B) relación entre hembras maduras y L_T ; C) Ajuste lineal para los promedios del número de los folículos grandes por intervalos de clases de tallas de hembras maduras. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza al 95% de la línea de regresión, mientras que las líneas no continuas representan los intervalos de predicción al 95%.

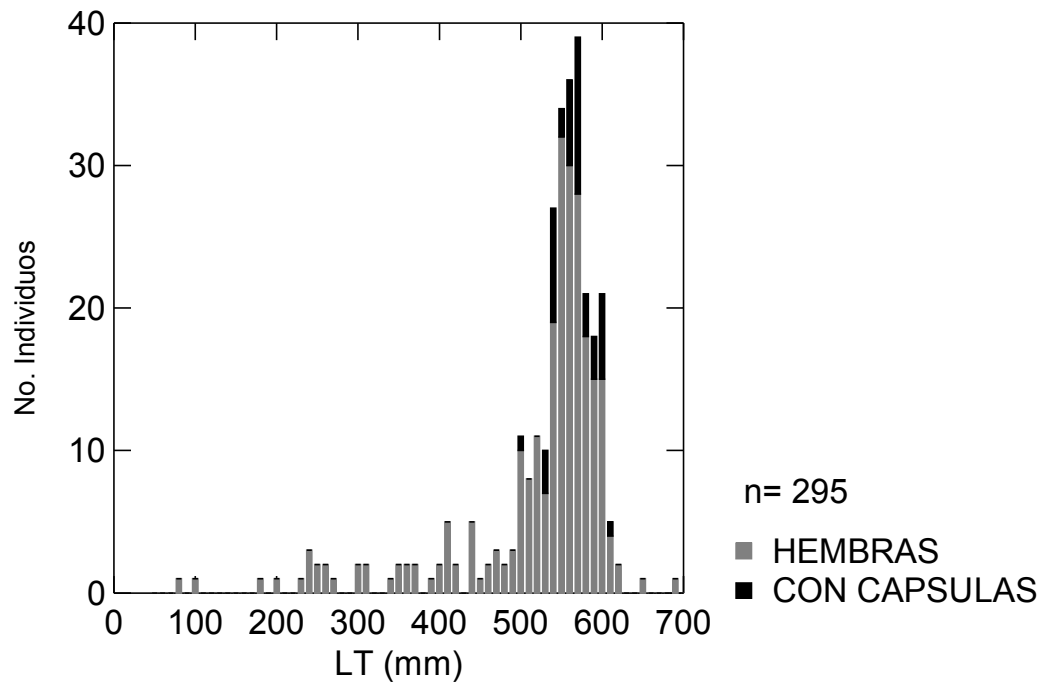


Figura 27. Frecuencia de tallas de las hembras de *R. inornata* que presentaron capsulas en su interior.

se calcularon los promedios del número de los folículos más grandes por intervalos de tallas y se graficaron contra la L_T para determinar una relación estadística (Figura 26 C). La regresión sobre los promedios de F_{MAX} no rechaza la hipótesis nula de la pendiente igual a cero. A partir de las observaciones del diámetro de las glándulas nidamentarias, del folículo ovárico más grande y del ancho del útero, se determinó que las hembras de *R. inornata* maduran a una longitud total de 500 mm. La hembra madura más pequeña observada en el presente estudio midió 470 mm L_T .

III.3.1.8. Hembras con cápsulas ovígeras.

Se documentaron 43 hembras con cápsulas en diferentes estadios de desarrollo. El intervalo de talla de las hembras ovígeras fue de 500-610 mm L_T con una media de 560.2 ± 4.2 mm (Figura 27). Todas las hembras ovígeras presentaron 2 capsulas, una en cada útero (Figura 28-I). Las cápsulas ovígeras de esta especie son rectangulares (oblongas) y de sus extremos emergen “cuernos” anteriores y posteriores (Fig. 28-II). Los cuernos posteriores son más largos y son los que primero emergen de la cloaca. El color de las cápsulas fue ámbar o amarillo café, de textura transparente, y en algunas se podía observar claramente el vitelo. Solo se observó un huevo por capsula. La mayoría de las hembras presentaron las capsulas completamente desarrolladas y depositadas en el útero.

En 4 hembras se observó capsulas en formación dentro de las glándulas nidamentarias, todavía unidas a la glándulas (Figura 28III). Los meses en donde se documentó el mayor número de hembras con capsulas fueron noviembre (60.46%) y septiembre (20.9%), aunque también se observaron algunas hembras con capsulas en febrero, julio y agosto del 2003 y en enero y abril del 2004. Las hembras con capsulas en formación aún dentro de las glándulas nidamentarias se observaron en septiembre y noviembre del 2003. Esto podría sugerir que las hembras de *R. inornata* se reproducen todo el año.

Solo se observó un embrión macho en desarrollo dentro de la cápsula, de 77 mm de L_T , recolectado el 28 de enero del 2004 (Fig. 28-IV).

Los intervalos de tallas de las hembras de *R. inornata* que presentaron el mayor número de hembras con capsulas fueron 531-540 y 561-570 mm de L_T , respectivamente (Figura 29). El intervalo de longitud que presentaron las capsulas fue de 47-115.5 mm con un promedio de 92.74 ± 2.96 mm, mientras que el ancho de las capsulas presentó un intervalo de 32.5-47.5 mm, con un promedio de 41.32 ± 0.66 mm. La hembra más pequeña con capsulas ovígeras tuvo una L_T de 500

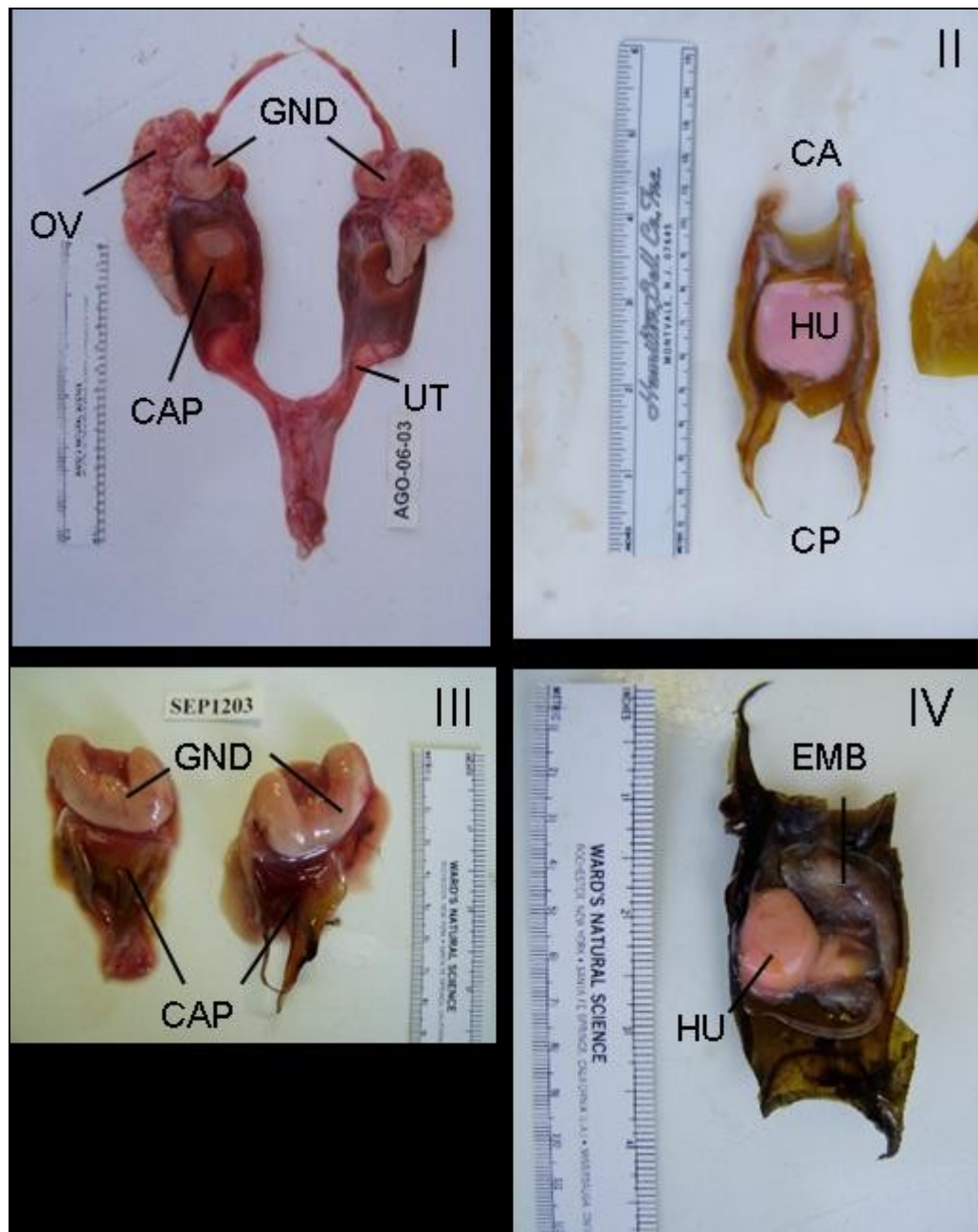


Figura 28. Capsulas ovígeras de *R. inornata*; I) Capsulas depositadas en ambos úteros de una hembra de 555 mm L_T , capturada el 1ro de agosto del 2003; OV= ovario, GND= glándulas nidamentarias, UT= útero, CAP= capsula; II) Capsulas ovígeras, CA= “cuernos” anteriores, CP= “cuernos posteriores, y HU= huevo; III) Capsulas en desarrollo dentro de las glándulas nidamentarias de una hembra de 570 mm L_T (04-Sept-2003); y IV) Capsula con embrión en desarrollo (77 mm) recolectado el 28 de enero del 2004; EMB= embrión, HU= huevo vitelino.

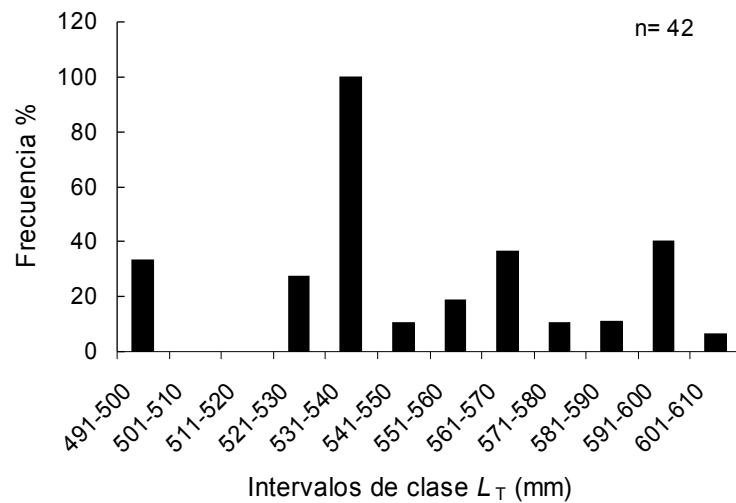


Figura. 29. Proporción de hembras ovígeras de *R. inornata* por talla.

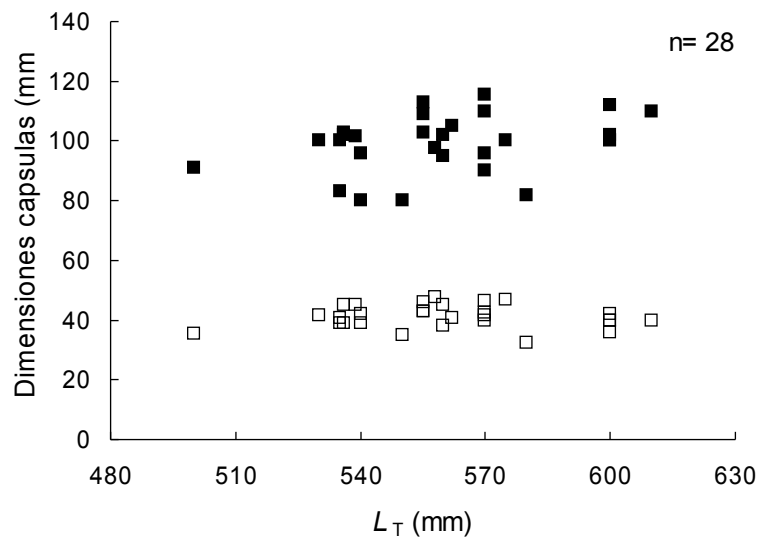


Figura 30. Relación entre la longitud total de las hembras y las dimensiones de las cápsulas ovígeras: Longitud de la cápsula (■) y ancho de la cápsula (□).

mm. En 28 hembras de *R. inornata* se documentaron las dimensiones de al menos una de las capsulas. El intervalo de la longitud o largo de las capsulas fue de 80-115.5 mm, con un promedio de 99.23 ± 1.80 mm. El intervalo del ancho de las capsulas fue de 32.5-47.5 mm con un promedio de

41.6 $\pm$ 0.71 mm. Para determinar si las hembras más grandes producen capsulas más grandes en tamaño se examinó la relación entre el largo y ancho de las capsulas con la longitud total de las hembras (Fig. 30). Dicha relación no se encontró.

III.3.1.9. Índices gonadosomático y hepatosomático

El índice gonadosomático en hembras inmaduras, hembras maduras y hembras con capsulas presentaron intervalos de 0.29-0.92%, 0.87-4.66%, y 1.53-4.66%, respectivamente. En los meses de noviembre del 2003 y marzo del 2004, se obtuvieron los valores mayores de I_{GS} (Tabla VIII). El comportamiento del I_{GS} en las hembras con respecto a la talla presento un crecimiento de tipo sigmoideo, y se observó una relación de tipo potencial entre el I_{GS} y la talla de las hembras (Fig. 31A). Los valores más altos del I_{GS} se observaron en las hembras con tallas superiores a los 550 mm L_T (Figura 17).

El peso promedio del hígado (H_P) de las hembras inmaduras examinadas fue de 23.45 $\pm$ 3.81 g, con un intervalo de 2-87.57 g ($n= 28$). El intervalo del peso del hígado en las hembras maduras (incluyendo a las hembras con capsulas) fue de 5.96-77.41 g (48.70 $\pm$ 2.16 g; $n= 40$). Las hembras con capsulas tuvieron un peso promedio de hígado de 48.73 $\pm$ 2.27 g. Se encontró una diferencia significativa entre el peso del hígado de hembras y machos ($t= 7.47$, $g.l.= 126$, $P< 0.001$), lo cual puede evidenciar la necesidad de las hembras de almacenar una mayor cantidad de energía (reservas grasas) para utilizarla en la actividad reproductiva. También se realizó la misma prueba para el peso del hígado de individuos inmaduros de ambos sexos y resulto también significativa ($t= 2.98$, $g.l.= 50$, $P< 0.003$). Con la finalidad de conocer si las hembras más grandes en talla presentaban los hígados más desarrollados se examinó la relación entre el peso del hígado y L_T de las hembras, la cual fue significativa de tipo potencial (Figura 31A). Para las hembras inmaduras el I_{HS} presento un intervalo de 2.68-6.64%, mientras que para las hembras maduras fue de 2.37-7.03%. Para conocer si

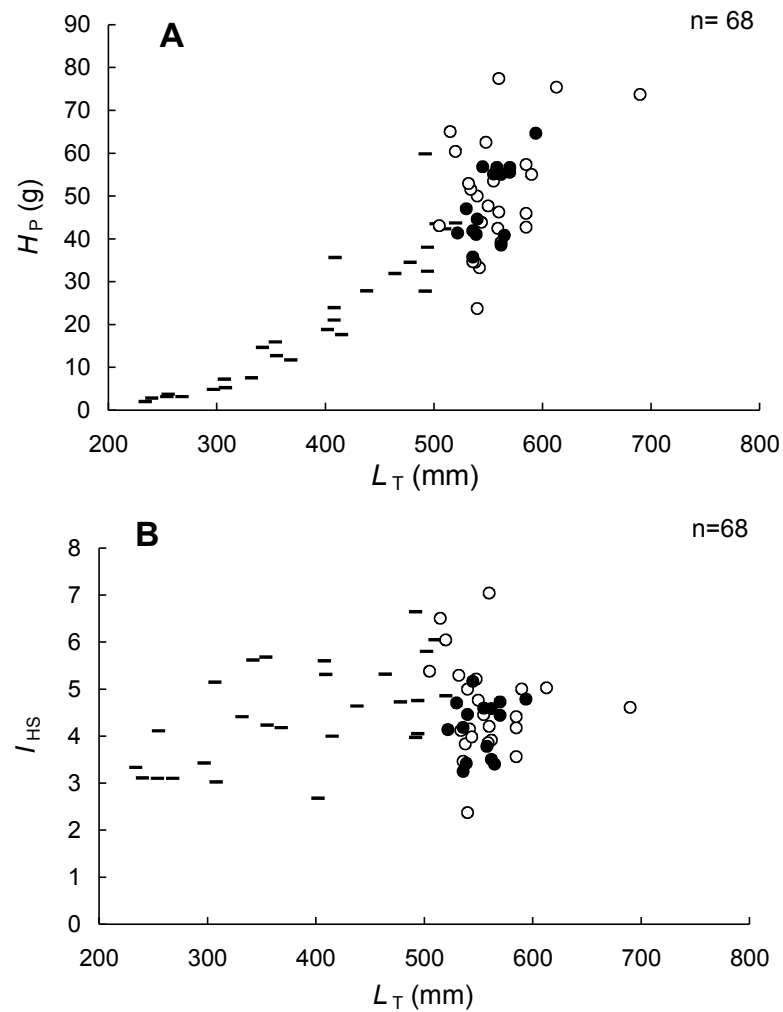


Figura 31. (A) Relación del peso del hígado (H_P) con la talla de las hembras de *R. inornata* ($H_P = 3 \times 10^{-8} L_T^{3.37}$, $r^2 = 0.92$); (B) Relación entre el I_{HS} y la L_T en hembras. Hembras inmaduras (-), maduras ($\circ$), y hembras con cápsulas ($\bullet$).

la relación entre el peso del hígado y el peso de las hembras es diferente en hembras inmaduras y hembras maduras se examinó la relación entre el I_{SH} y la L_T de las hembras. Como se puede observar en la Fig. 31B no hay aparentemente relación alguna entre dichas variables.

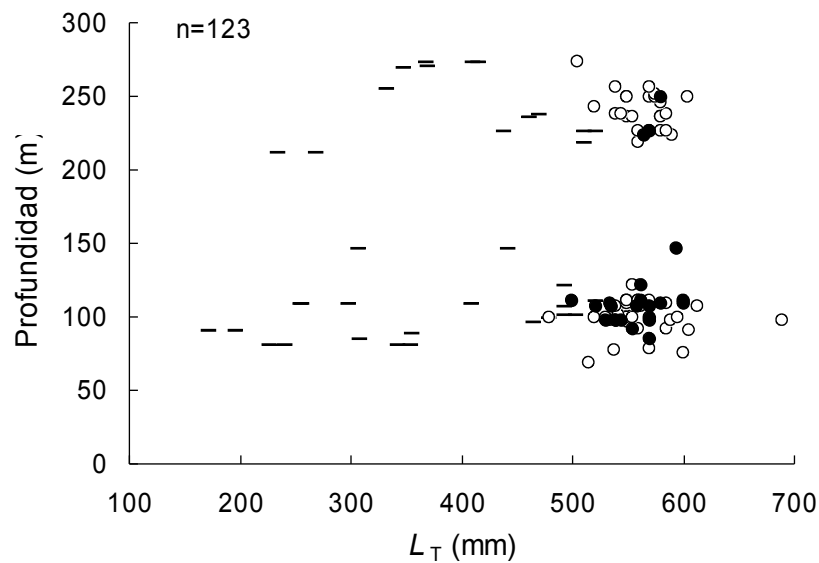


Figura 32. Relación entre las tallas de de las hembras de *Raja inornata* y la profundidad a la que fueron capturadas en el Norte del Golfo de California durante el periodo marzo 2003–abril 2004). Hembras inmaduras (-), maduras (○) y hembras con cápsulas (●).

III.3.1.10. Talla del 50% de madurez en hembras

En las hembras de *R. inornata* la talla del 50% de madurez (L_{T50}) fue 509 mm ($r^2 = 0.82$) (Figura 16), cuando éstas alcanzan un peso aproximado de 875 g. La L_{T50} represento el 73.7% de la longitud de la hembra más grande documentada en el estudio (690 mm L_T).

III.3.1.11. Relación entre la profundidad de captura y el estadio de madurez de las hembras

La profundidad promedio de captura para el grupo de hembras de *R. inornata* fue de 150.3 ± 6.13 m. Las hembras inmaduras de *R. inornata* se capturaron en profundidades de 81- 272 m (160.27 ± 12.17 m). Las hembras maduras se pescaron en un intervalo de profundidad de 68- 272 m (146.36 ± 7.06 m). Las hembras con capsulas en su interior se capturaron en un intervalo de 84- 249 m (122.36 ± 9.48 m) (Figura 32). Las profundidades promedio de captura de hembras inmaduras y maduras arregladas en tres diferentes intervalos de profundidad (<100m, 100-200 m y >200 m) no

Tabla X. Resultados del ANOVA de dos vías (madurez y profundidad) para hembras de *R. inornata*.

Fuente de variación	GL	SS	MS	F	P
Madurez	1	0	0	0.00	0.96
Profundidad	2	469965	234982	1432.18	0.00
Interacción	2	510	255	1.56	0.21
Error	117	19197	164		
Total	122	565289			

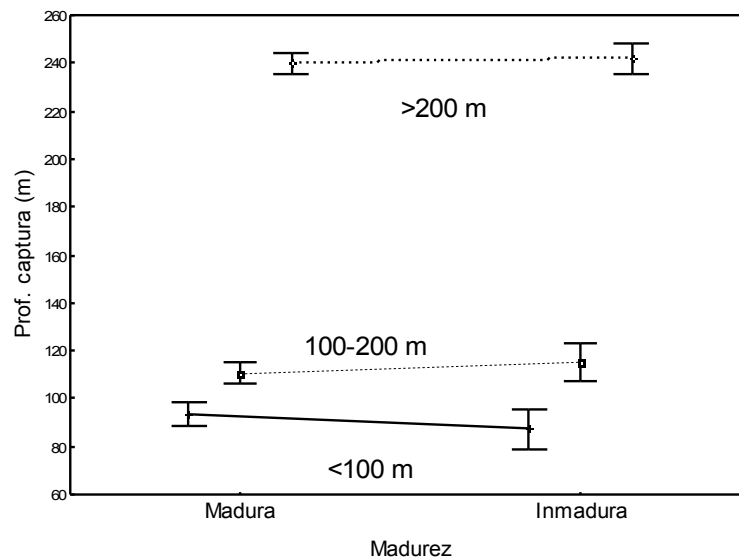


Figura 33. Análisis de la distribución batimétrica de las capturas de hembras inmaduras y maduras de *R. inornata*. Se presenta el intervalo de profundidad de las capturas de hembras inmaduras y maduras. Las barras verticales en ambas gráficas representan el intervalo de confianza de los datos al 95%.

fueron significativamente diferentes entre sí ($G= 1.03$, g.l.= 2, $P= 0.595$) (Figura 33). Tampoco lo fue la interacción entre madurez de las hembras y su profundidad de captura, como se observa en la tabla del ANOVA de dos vías (madurez y profundidad) (Tabla X).

En la Tabla XI se suman los datos morfométricos y reproductivos para los machos y hembras de *R. inornata* y se incluyen los datos obtenidos para *R. rhina* y *R. velezi*.

III.3.2. Notas sobre la reproducción de la raya hocicona, *Raja rhina*

III.3.2.1. Relaciones peso-longitud

Para determinar la relación talla-peso de *R. rhina*, se midieron y pesaron en total 64 individuos, de los cuales 34 fueron hembras y 30 machos. El intervalo de tallas en las hembras fue de 161-950 mm L_T con un promedio de 700 ± 34.6 mm L_T (Figura 34). El intervalo de peso total en hembras fue 10-5,400 g ($2,801 \pm 271.4$ g) (Figura 35A). El intervalo de tallas de los machos fue 256-800 mm L_T (647.5 ± 27.8 mm L_T) (Figura 34). El peso corporal para machos tuvo un intervalo de 80-3,200 g ($2,032 \pm 167.8$ g) (Figura 35B). Se encontraron diferencias significativas en las relaciones peso-longitud de machos y hembras de *R. rhina* ($F_{(1, 62)} = 6.53$, $P < 0.00$). En la Tabla VII se suman los valores de las pendientes y de las constantes de las tres curvas peso-longitud determinadas para *R. rhina*.

III.3.2.2. Aspectos reproductivos en los machos de *R. rhina*

El intervalo de tallas de 24 machos maduros fue 670-800 mm (726.8 ± 6.6 mm L_T) (Figura 34). Los machos inmaduros tuvieron un intervalo de talla de 256-670 mm L_T (523 ± 48.1 mm L_T). El intervalo de los mixopterigios en los machos inmaduros fue 17-155 mm (85.74 ± 16.2 mm). En los machos inmaduros los mixopterigios presentaron un intervalo de 184-225 mm (207.3 ± 2.41 mm). La relación entre el tamaño de los mixopterigios y la L_T de los machos fue de tipo potencial (Fig. 36A).

Tabla XI. Datos morfométricos y reproductivos de machos y hembras de *R. inornata*, *R. rhina* y *R. velezi*, que habitan en el Golfo de California.

Especies	<i>Raja inornata</i>	<i>R. rhina</i>	<i>R. velezi</i>
<i>Machos</i>			
Número examinado	177	30	33
Intervalo de tallas L_T (mm)	227-585	256-800	266-915
Relación $L_T - A_D$	$A_D = 0.59 * L_T + 22.2$	$A_D = 0.72 * L_T - 10.79$	$A_D = 0.91 * L_T - 128.92$
Macho maduro más pequeño (mm)	445	670	640
Macho inmaduro más grande (mm)	512	670	630
Talla de madurez del 50% (mm)	443		
Relación Peso - L_T	$P = 2.88698 \times 10^{-6}$ $L_T^{3.1135}$	$P = 7.93272 \times 10^{-7}$ $L_T^{3.3225}$	$P = 3.62557 \times 10^{-6}$ $L_T^{3.1016}$
<i>Hembras</i>			
Número examinado	251	39	39
Intervalo de tallas L_T (mm)	171-690	300-950	223-1,000
Relación $L_T - A_D$	$A_D = 0.64 * L_T + 14.19$	$A_D = 0.68 * L_T + 24.75$	$A_D = 0.90 * L_T - 103.86$
Hembra madura más pequeño (mm)	470	825	880
Hembra inmadura más grande (mm)	550	730	920
Talla de madurez al 50% (mm)	509		
Relación Peso - L_T	$P = 1.89479 \times 10^{-6}$ $L_T^{3.1927}$	$P = 2 \times 10^{-7}$ $L_T^{3.499}$	$P = 4 \times 10^{-5}$ $L_T^{2.7379}$
Número promedio de folículos ováricos maduros en el ovario izquierdo (media $\pm$ se, intervalo)	11.2 ± 0.39 , 4-20	11.9 ± 0.6 , 7-15	13.0 ± 1.3 , 5-21
Diámetro promedio de folículos ováricos maduros en el ovario izquierdo (media $\pm$ se, intervalo) (mm).	23.65 ± 0.45 , 9-39	26.3 ± 2.2 , 12-35	36 ± 2.1 , 13-54

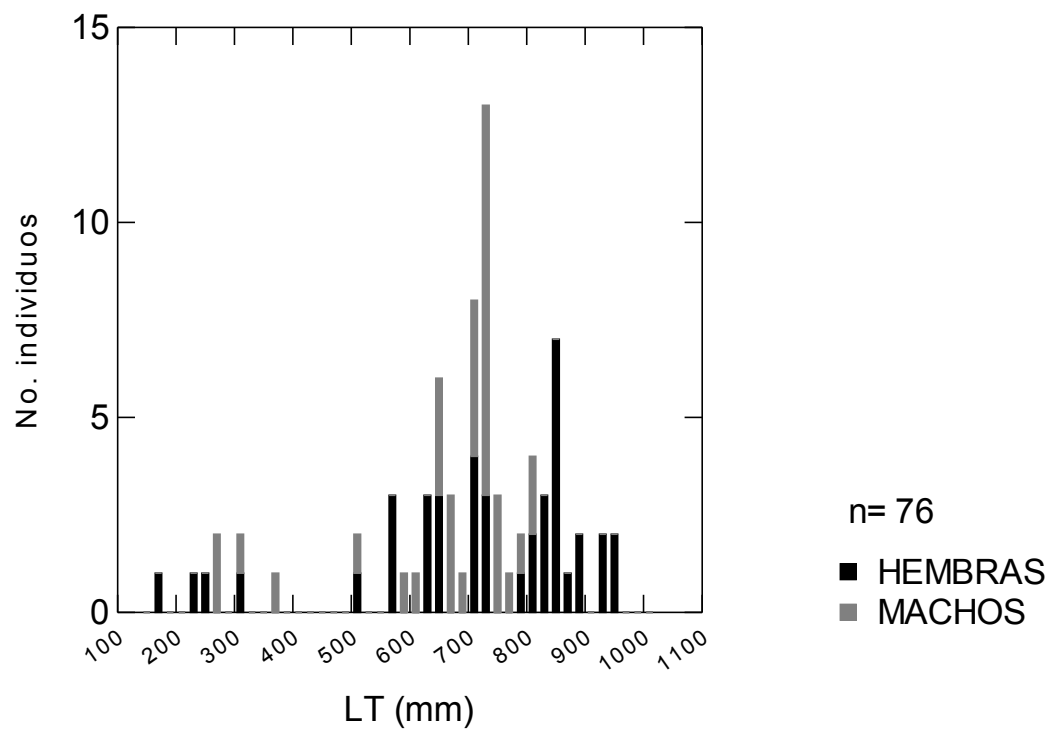


Figura 34. Frecuencia de tallas de machos y hembras de *Raja rhina* capturados en el Norte del Golfo de California

Los primeros machos maduros de *R. rhina* presentaron una talla de 700 mm (Figura 36A y B). El tamaño de los dos testículos en los machos no presentaron diferencias significativas ($t=1.41$, $g.l.=38$, $P=0.166$), por lo que se empleó en los análisis estadísticos la longitud del testículo izquierdo. El intervalo de longitud de los testículos de machos inmaduros fue 26-65 mm (47.64 ± 5.20 mm). El intervalo de la longitud de los testículos de machos maduros fue 45-85 mm (70 ± 3.27 mm). Para determinar si los machos más grandes en talla presentaron los testículos más grandes se examinó la relación entre la longitud de los testículos y la L_T . El modelo que mejor describió esta relación fue de tipo potencial (Figura 36C). La mayoría de los machos maduros *R. rhina* presentaron testículos mayores a los 60 mm, con tallas cercanas a 700 mm.

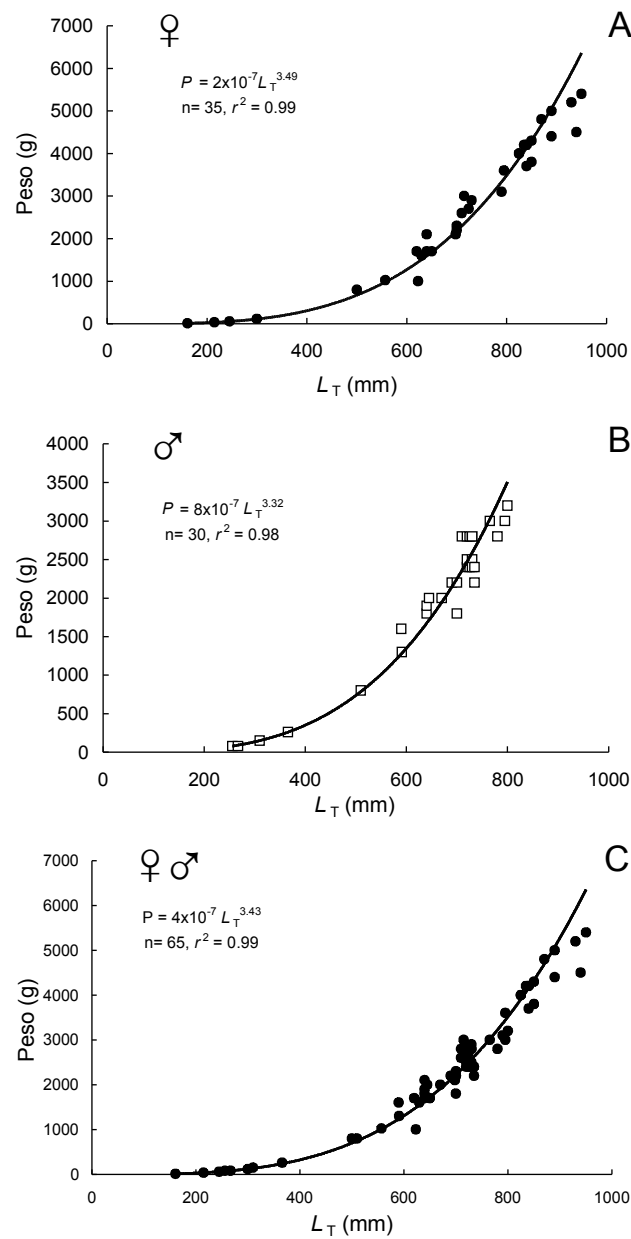


Figura 35. Relación entre el peso corporal (P) y la longitud total (LT) de *Raja rhina*. (A) Hembras; (B) machos; y (C) sexos combinados (hembras (●); machos (□)).

Dado el reducido número de individuos examinados no se calculó para esta especie el índice gonadosomático (I_{GS}) ni el hepatosomático (I_{HS}).

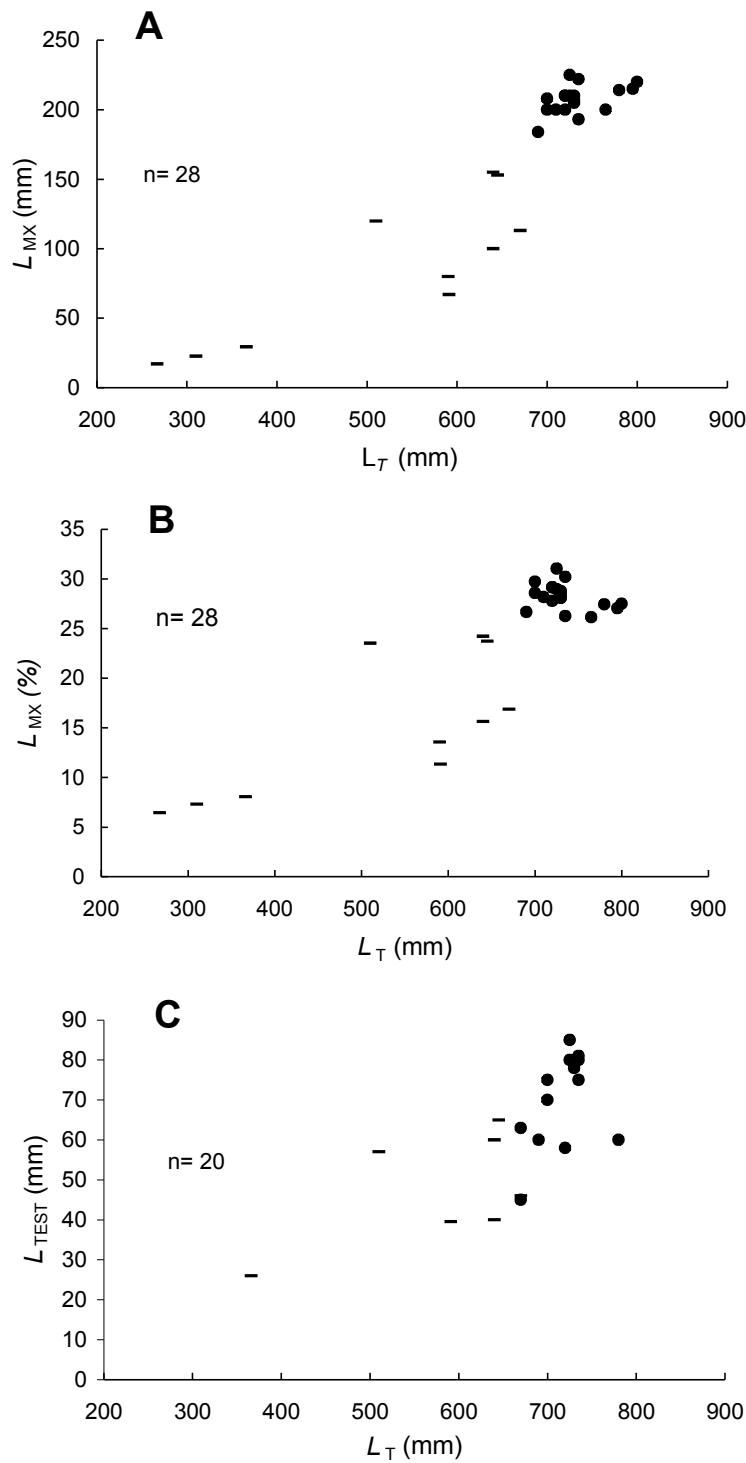


Figura 36. Relación entre el tamaño del mixopterigio y la L_T de los machos de *R. rhina*. A) Relación entre la longitud del mixopterigio y la L_T ; $L_{MX} = 1 \times 10^{-5} * L_T^{2.52}$, $r^2 = 0.92$ B) relación entre la longitud del mixopterigio expresado en porcentaje de la L_T y el tamaño corporal del macho; C) relación entre la longitud de los testículos y la L_T , $L_{TEST} = 0.0069 * L_T^{1.39}$, $r^2 = 0.58$. Inmaduros (-), maduros (●).

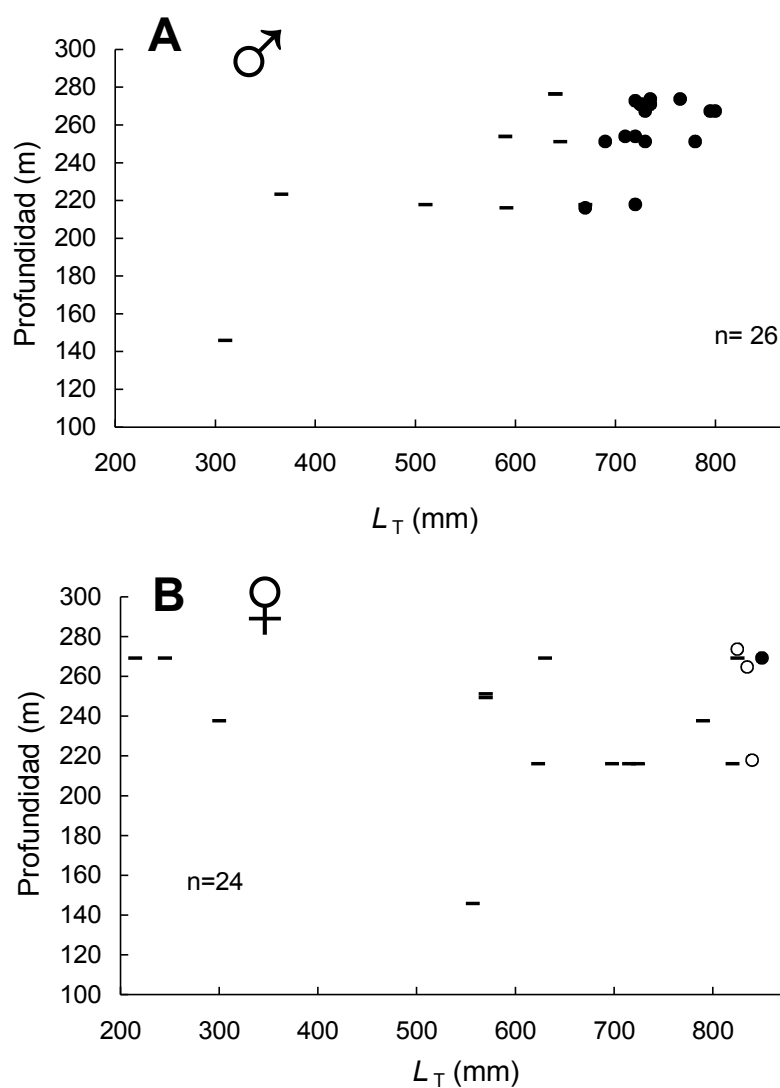


Figura 37. Relación entre las tallas de los individuos de *Raja rhina* y la profundidad a la que fueron capturados en el norte del Golfo de California durante el periodo marzo 2003 – abril 2004). A) Machos, individuos inmaduros (-), maduros (●); B) Hembras, rayas inmaduras (-), maduras (○), y hembras con cápsulas (●).

No se observó un patrón contrastante en las profundidades de captura de machos inmaduros y maduros de *R. rhina*. El intervalo de profundidad en que se capturaron los machos inmaduros fue de 146-276 m, y los maduros maduros fue 216 y 274 m (Figura 37A).

III.3.2.3. Aspectos reproductivos en las hembras de *R. rhina*

Se examinaron 39 hembras de la raya hocicona, *R. rhina* (35.9% fueron maduras). Se observaron 4 hembras con cápsulas en su interior, cuyas tallas fueron 840, 850, 890 y 950 mm, respectivamente. El intervalo de tallas más representativa fue 600-800 mm L_T para ambos sexos (Figura 34). Las observaciones realizadas sobre el diámetro de las glándulas nidamentarias, los folículos ováricos más grandes y el ancho de los úteros en *R. rhina* permitieron estimar de forma preliminar la talla de primera madurez en 825 mm de L_T . La razón sexual (hembras:machos) fue de 1:0.8 y estadísticamente fue igual a 1:1 ($\chi^2 = 0.391$, $g.l. = 1$, $P > 0.05$). El intervalo de tallas en las hembras inmaduras fue 300-825 mm (675 ± 30.5 mm L_T). Para las rayas maduras el intervalo de tallas fue 825-950 mm de L_T (876.42 ± 1.57 mm).

Los diámetros de las dos glándulas nidamentarias (GN_D) de las hembras examinadas no mostraron diferencias estadísticas ($t = 0.02$, $g.l. = 48$, $P > 0.05$), por lo que se empleó el tamaño de la glándula izquierda para los análisis estadísticos. El intervalo del diámetro de las glándulas nidamentarias en hembras inmaduras fue 3-46 mm (23.81 ± 3.04 mm). En las hembras maduras el diámetro de las glándulas nidamentarias fue 43-66 (53.57 ± 1.53 mm) (Figura 38A). Los diámetros de las glándulas nidamentarias en las hembras inmaduras y hembras maduras fueron estadísticamente diferentes ($t = 8.72$, $g.l. = 30$, $P < 0.01$). Para determinar si las hembras más grandes en talla presentaron las glándulas nidamentarias de mayor tamaño, se examinó la relación entre dichas variables. La relación fue significativa de tipo potencial ($r^2 = 0.78$). Con base a la gráfica de crecimiento del diámetro de la glándula nidamentaria contra la L_T , se puede observar que la madurez se alcanza a una talla entre 820 y 825 mm, en la raya hocicona (Figura 38A).

El diámetro de los folículos ováricos más grandes en las hembras inmaduras tuvo un intervalo 3-20 mm (8.5 ± 3.1 mm). En las hembras maduras el intervalo fue de 12-35 mm (27.2 ± 1.9 mm). Comparando los diámetros de los folículos más grandes de ambos grupos de hembras

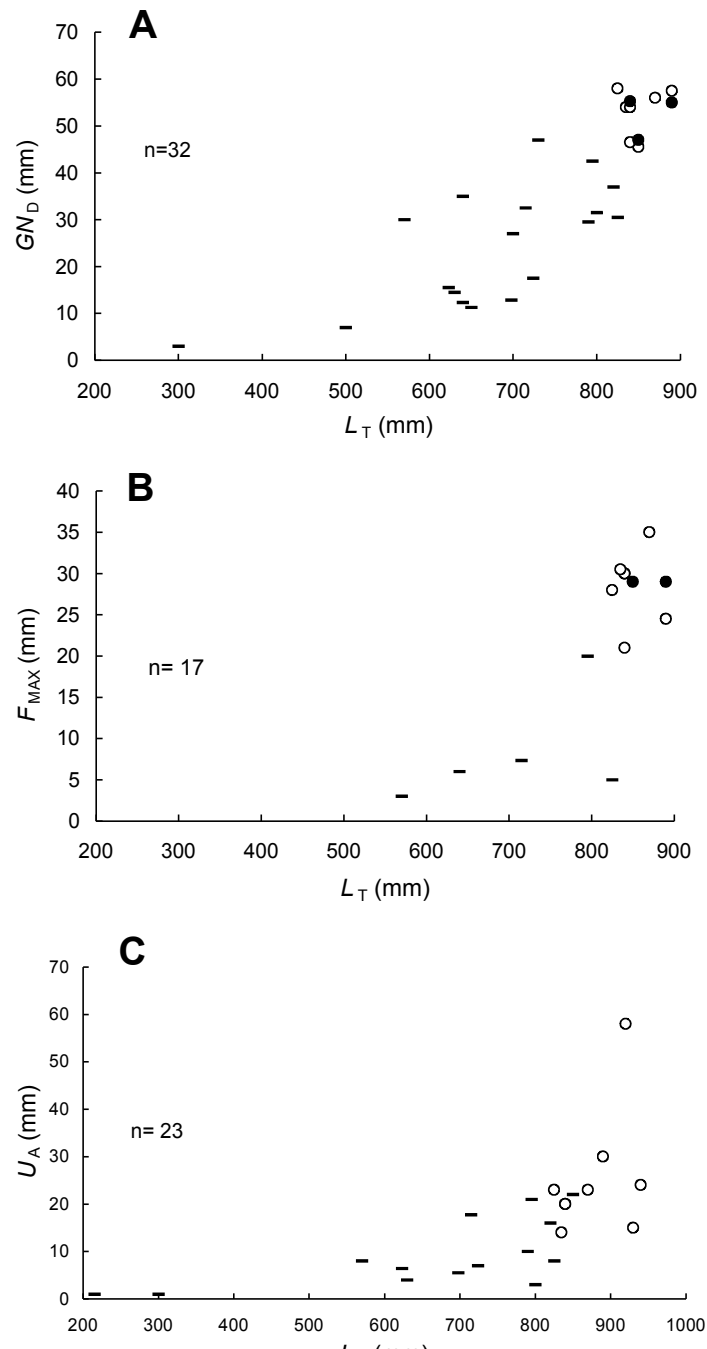


Figura 38. Relación entre el tamaño de las estructuras reproductivas y la L_T en hembras de *Raja rhina*; A) Relación entre el diámetro de la glándula nidamentaria y la longitud total de las hembras; $G_{ND} = 3 \times 10^{-7} * L_T^{2.80}$, $r^2 = 0.78$; B) Relación entre el diámetro del folículo ovárico más grande y la L_T . $F_{MAX} = 1 \times 10^{-12} * L_T^{4.50}$, $r^2 = 0.59$; C) Relación entre el ancho del útero izquierdo y la L_T de la hembra. $U_A = 1 \times 10^{-6} * L_T^{2.41}$, $r^2 = 0.70$. Hembras inmaduras (-), maduras (o), y hembras con cápsulas (●).

(inmaduras y maduras), se encontró que variaron significativamente ($t= 5.64$, g.l.= 16, $P< 0.000$). El diámetro de los folículos más grandes observados en los dos ovarios de *R. rhina* no presentaron diferencias estadísticas ($t= 0.03$, g.l.= 28, $P>0.05$). Para determinar una posible relación directa entre el tamaño de la hembra y el diámetro de los folículos más grandes en los ovarios se graficaron ambas variables. Se observó una relación de tipo potencial entre ambas variables (Fig. 38B). Los mayores diámetros de los folículos ováricos de *R. rhina* se observaron a tallas >800 mm (Figura 38B).

En las hembras inmaduras el intervalo del ancho del útero izquierdo fue 1-22 mm (9.33 ± 1.89 mm). En las hembras maduras el intervalo del ancho del útero fue 14-58 mm (25.22 ± 4.39 mm) (Figura 38C). En el análisis no se incluye las medidas del ancho de útero de hembras con cápsulas ya formada y depositadas, ya que el útero en dichos casos se encontraba completamente distendido. El ancho del útero entre hembras inmaduras y maduras fue estadísticamente diferente ($t=3.31$, g.l.= 21, $P=0.007$). Se observó una relación de tipo potencial entre el ancho del útero y la longitud total de las hembras (Fig. 38C).

El bajo número de individuos colectados de tallas <800 mm impidió realizar un ajuste robusto del modelo logístico para determinar la talla teórica del 50% de madurez (L_{T50}). Sin embargo un ejercicio preliminar con los datos colectados generó una longitud de madurez del 50% de 824.99 mm para las hembras y de 668.09 mm de L_T para los machos.

Se observaron cuatro hembras de *R. rhina* con cápsulas en su interior, pero solo de una se tomaron medidas de la capsula. Esta hembra fue capturada el 10 de marzo del 2004, tenía una talla de 850 mm y las dimensiones de la cápsula (largo y ancho) fueron 93 y 59 mm respectivamente.

El intervalo de profundidad en que se capturaron las hembras inmaduras fue de 216-270 m, y las hembras maduras entre 146 y 274 (Figura 37B).

III.3.3. Notas sobre la reproducción de la raya chillona, *Raja velezi*

III.3.3.1. Relaciones peso - longitud

Se midieron y pesaron 82 individuos de *R. velezi* (39 hembras y 33 machos). El intervalo de las tallas de las hembras fue 223-1,000 mm L_T , (761.48 ± 27.5 mm). En los machos el intervalo de tallas fue 266-915 L_T (760.18 ± 27.5 mm) (Figura 39). El intervalo del peso total de las hembras fue 225-8,500 g ($4,158 \pm 428.11$ g) y en los machos el intervalo fue 100-7,000 g ($3,518 \pm 308$ g) (Figura 40A y B).

Los parámetros de la ecuación $W = aL^b$ de las tres curvas de peso-longitud que se construyeron para *R. velezi* se sumarian en la Tabla VII. El análisis de los residuales cuadrados aplicado a las curvas peso-longitud de hembras y machos demostró que hay diferencias significativas entre las curvas de hembras y machos de *R. velezi* ($F_{(1,69)} = 6.88$, $P < 0.000$). La razón sexual de los individuos de *R. velezi* fue 1:0.67 (hembras: machos) y fue significativamente diferente de la razón sexual esperada de 1:1 ($\chi^2_c = 3.121$, $gl = 1$, $P < 0.05$).

III.3.3.2. Aspectos reproductivos en los machos de *R. velezi*

Se examinaron 33 machos de la raya *R. velezi* (69.6% maduros). El intervalo de tallas de los machos fue 266-910 mm de L_T (738.36 ± 28.7 mm L_T). El intervalo de tallas de machos inmaduros fue 266-695 (552.81 ± 36.1 mm L_T). Las características externas de madurez de los mixopterigios sugieren que la talla de primera madurez sexual es 650 mm de L_T en *R. velezi* (Figuras 41A y B).

El intervalo de la longitud de los mixopterigios de machos inmaduros fue 22-220 mm (110.4 ± 22.5 mm). En los machos maduros el intervalo fue 125-289 mm (246.7 ± 8.16 mm) (Figura 41). El tamaño de los mixopterigios de machos inmaduros y maduros fue estadísticamente diferente ($t = 5.677$, $gl = 30$, $P < 0.000$). La relación entre el tamaño del mixopterigio y la longitud total de los machos presento un patrón de tipo potencial (Figuras 41A y B).

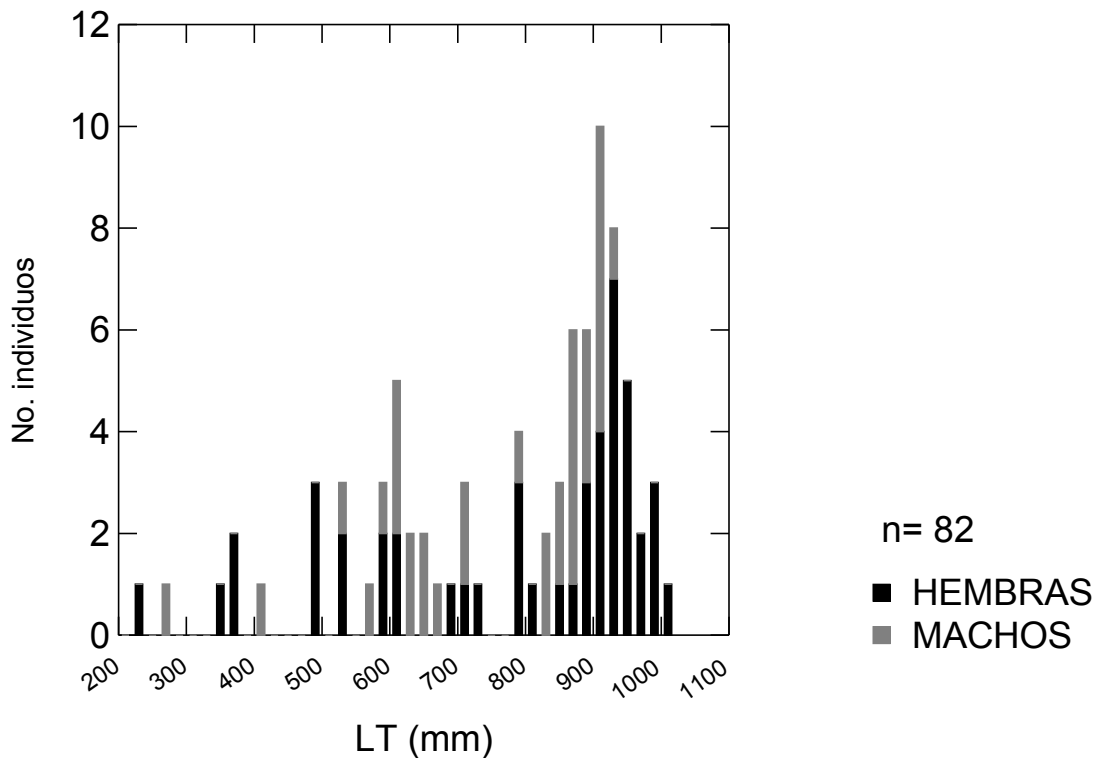


Figura 39. Frecuencia de tallas de machos y hembras de *Raja velezi* capturados en el norte del Golfo de California.

El tamaño de los dos testículos de los machos examinados de la raya chillona no mostró diferencias significativas ($t= 0.75$, $g.l.= 52$, $P> 0.05$), por lo que se empleó el testículo izquierdo para examinar su relación con la L_T . El intervalo del tamaño de los testículos de machos inmaduros fue 16-56 mm (40.5 ± 5.93 mm). En los machos maduros fue 75-105 mm (88.1 ± 2.05 mm). Se observó una diferencia estadística entre los testículos de machos inmaduros y maduros ($t= 7.579$, $g.l.= 24$, $P< 0.000$), los testículos en individuos inmaduros son notablemente más pequeños. Se examinó la relación entre el tamaño de los testículos (se calculó el promedio para cada macho) y la L_T . Esta relación fue de tipo potencial entre el tamaño de los testículos y L_T (Figura 41C).

Los machos inmaduros se capturaron en un intervalo de profundidad de 164-271 m, mientras que los maduros entre 109 y 270 mm (Figura 42A).

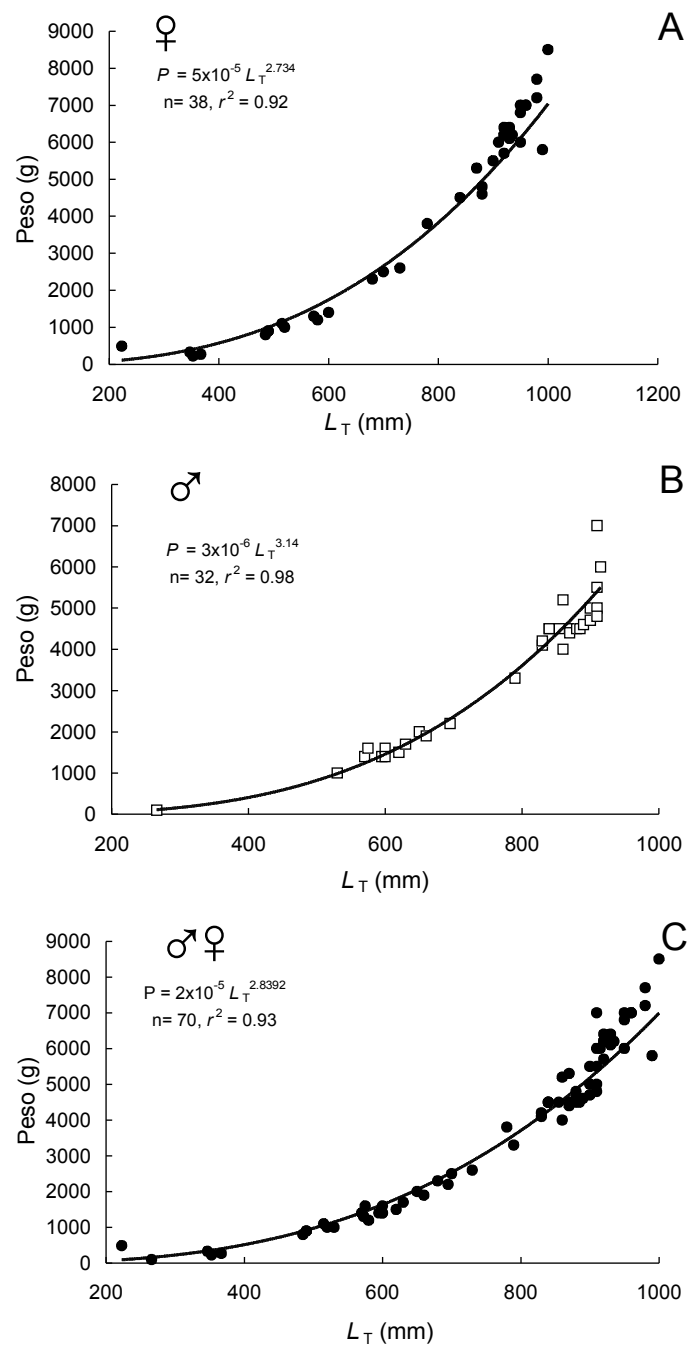


Figura 40. Relación entre el peso corporal (P) y la longitud total (L_T) de *Raja velezi* (A) hembras; (B) machos; y (C) sexos combinados; Hembras (●), machos (□).

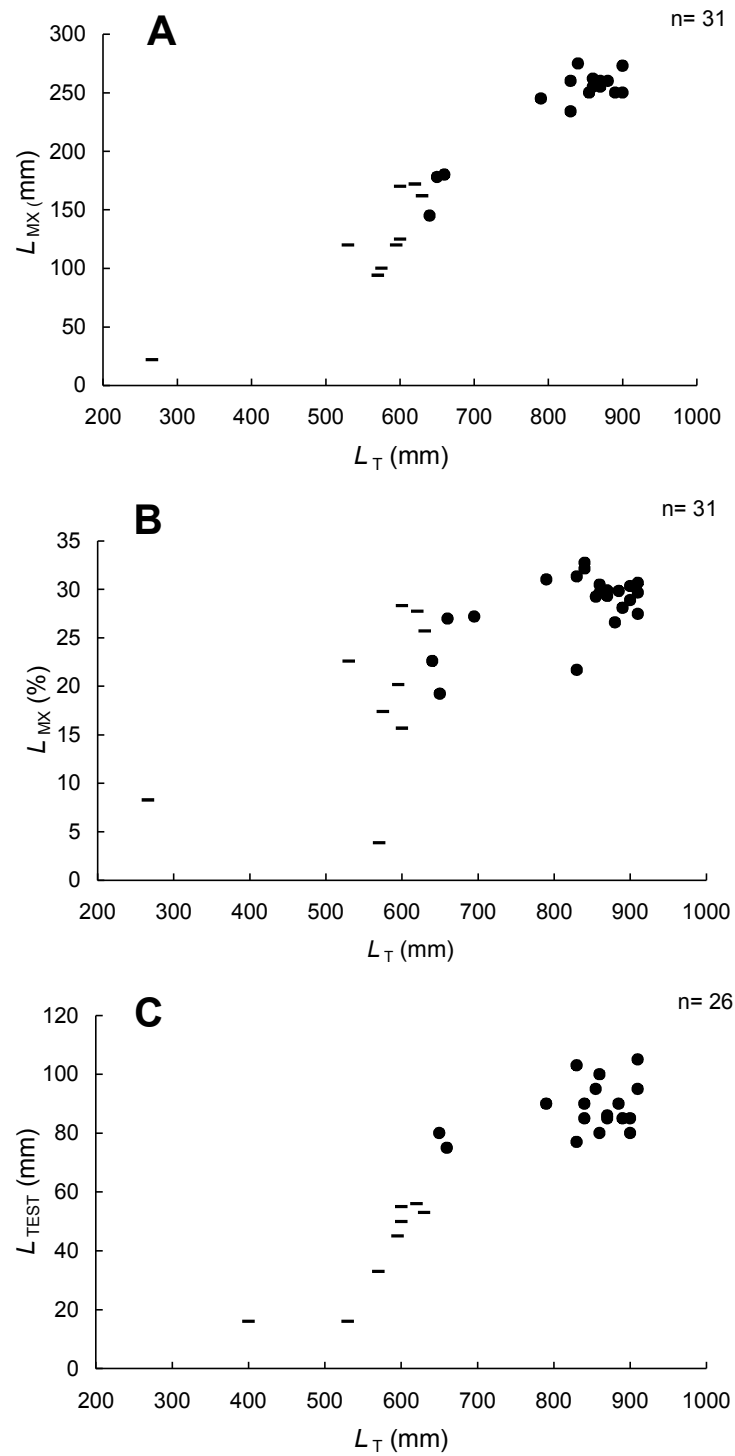


Figura 41. Relación entre el tamaño del mixopterigio y la longitud total en los machos de *R. velezi*; A) relación entre la longitud del mixopterigio y la L_T , $L_{MX} = 0.0005 \cdot L_T^{1.95}$, $r^2 = 0.94$; B) relación entre el tamaño del mixopterigio expresada como porcentaje de la L_T y el tamaño corporal de los machos; y C) relación entre la longitud de los testículos y la L_T , $L_{TEST} = -42.93 + L_T (0.15)$, $r^2 = 0.81$. Inmaduros (-), maduros (●).

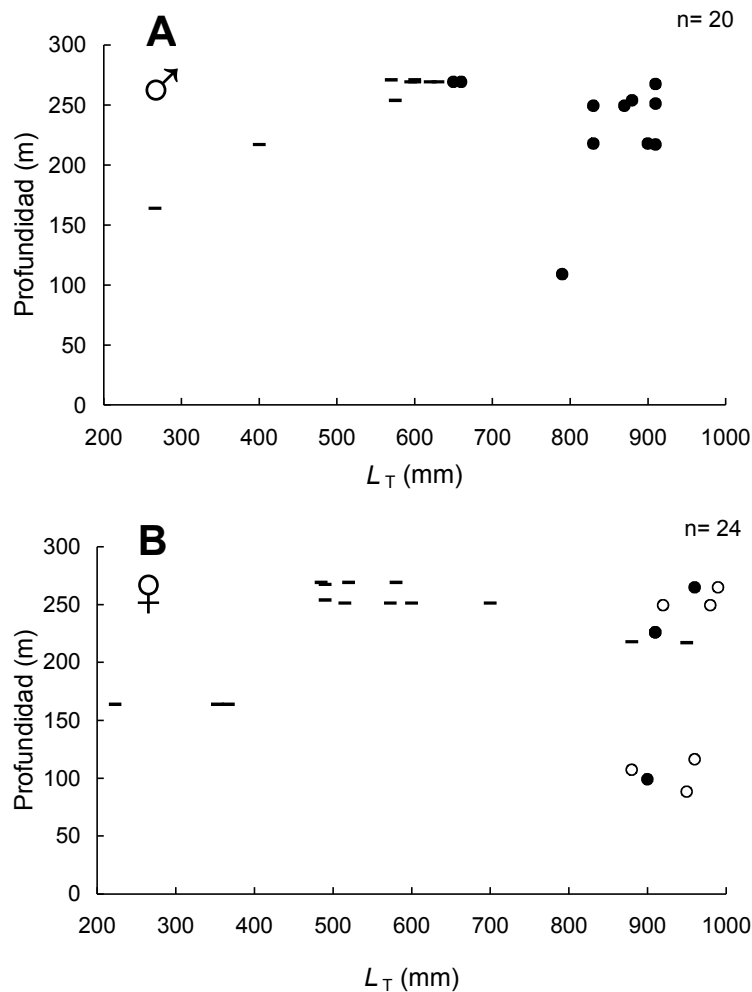


Figura 42. Relación entre las tallas de los individuos de *Raja velezi* y la profundidad a la que fueron capturados en el norte del Golfo de California durante el periodo marzo 2003– abril 2004. A) Machos, individuos inmaduros (-), maduros (●); B) Hembras, rayas inmaduras (-), maduras (○), y hembras con cápsulas (●).

II.3.3.3. Aspectos reproductivos en las hembras de *R. velezi*

Se examinaron 49 hembras de la raya chillona (55.1% fueron maduras). El intervalo de tallas fue 223-1,000 mm de L_T (781.38 ± 29.6 mm) (Fig. 38). El intervalo de tallas en las hembras inmaduras fue 353-840 mm L_T (595.6 ± 41.9 mm L_T). La hembra madura más pequeña en talla midió 780 mm, mientras que la más grande fue de 1,000 mm L_T . La L_T promedio de las hembras

maduras fue 921.55 ± 9.19 mm. Catorce hembras presentaron capsulas en su interior. El intervalo de tallas de estas hembras fue 790-980 mm (917.14 ± 12.07 mm L_T). Las tallas entre hembras maduras y hembras con capsulas no difirieron estadísticamente ($t= 0.45$, $g.l.= 27$, $P> 0.05$). Las hembras con capsulas en su mayoría fueron capturadas en noviembre del 2003 y en el periodo marzo-abril del 2004.

El diámetro de las dos glándulas nidamentarias no mostraron diferencias significativas ($t= 0.02$, $g.l.= 74$, $P>0.05$) en *R. velezi*, por lo que se empleo el diámetro de la glándula izquierda para el análisis. El intervalo del diámetro de las glándulas nidamentarias en las hembras inmaduras fue 3-63 mm (27.18 ± 4.02 mm). Las hembras maduras presentaron un intervalo en el diámetro de las glándulas nidamentarias de 52.5-78 mm (62.4 ± 2.01 mm). Las hembras con capsulas ovígeras tuvieron un intervalo en el diámetro de las glándulas nidamentarias de 52-80 mm (64.92 ± 2.37 mm). Estadísticamente no presentaron diferencias en el diámetro de la glándula nidamentaria hembras maduras y hembras con capsulas ($t= 1.18$, $g.l.= 18$, $P> 0.05$). Se observó una relación de tipo potencial entre el diámetro de las glándulas nidamentarias y L_T (Fig. 43A).

Comparando estadísticamente los diámetros de las glándulas nidamentarias de las hembras inmaduras y de las hembras maduras se encontró una diferencia significativa ($t= 8.877$, $g.l.= 40$, $P< 0.000$), lo cual refleja el tamaño grande de las glándulas nidamentarias cuando alcanzan la madurez. La grafica de L_T versus el diámetro de la glándula nidamentaria (GN_D) sugiere que las hembras de la raya chillona alcanzan su madurez sexual alrededor de los 900 mm de L_T (Figura 43A).

El diámetro de los folículos ováricos más grandes observados en los ovarios de hembras inmaduras tuvo un intervalo de 9-40 mm (24.2 ± 5 mm), mientras que en las hembras maduras el intervalo fue 13-54 mm (36 ± 2.1 mm). El diámetro de los folículos más grandes en las hembras inmaduras no fue diferente estadísticamente del diámetro que presentaron los folículos ováricos más

grandes en las hembras maduras ($t= 0.50$, $g.l.= 19$, $P> 0.05$). Los folículos ováricos con mayor diámetro (30-50 mm) se observaron en hembras con tallas >900 mm (Figura 43B).

Se documento el ancho del útero en 25 hembras de *R. velezi*. El intervalo del ancho de útero observado en las hembras inmaduras fue 1-37 mm (14.10 ± 3.90 mm). Para las hembras maduras el mínimo ancho de útero observado fue de 12 mm, mientras que el más grande fue de 55 mm. El promedio para el ancho de los úteros de las hembras maduras fue 26.15 ± 5.06 mm. Se determinó una diferencia estadística entre el ancho del útero de hembras inmaduras y el de hembras maduras ($t=2.420$, $g.l.=23$, $P= <0.05$). Se observo una relación de tipo potencial entre el ancho del útero y la L_T de las hembras (Figura 43C).

El bajo número de individuos examinados tanto de hembras como de machos de tallas <800 mm de L_T , impidió realizar un ajuste robusto del modelo logístico para estimar la talla del 50% de madurez (L_{T50}). Sin embargo, se realizo un ejercicio la cual la estimó en 855.12 mm para las hembras y 635.14 mm para los machos.

Las hembras inmaduras de *R. velezi* se capturaron en profundidades 91-150 m, mientras que las maduras en un intervalo de 55-139 m (Figura 42B).

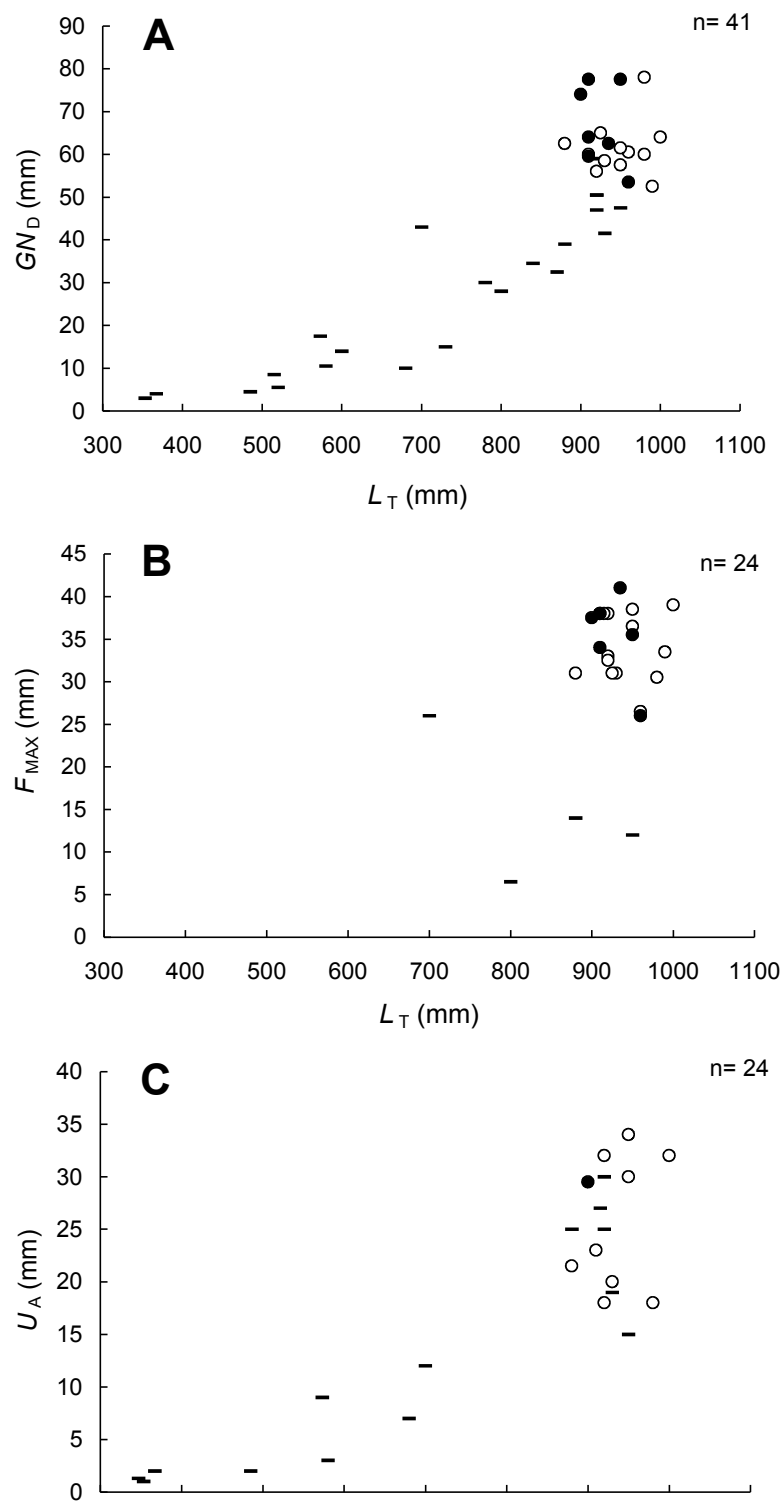


Figura 43. Relación entre el tamaño de las estructuras reproductivas y la longitud total en hembras de *Raja velezi*; A) relación entre el diámetro de la glándula nidamentaria y la L_T de las hembras; $GN_D = 2 \times 10^{-8} * L_T^{3.20}$, $r^2 = 0.88$; B) relación entre el diámetro del folículo ovárico más grande y la L_T ; C) relación entre el ancho del útero izquierdo y la L_T . $U_A = 1 \times 10^{-8} * L_T^{3.12}$, $r^2 = 0.85$. Hembras inmaduras (-), maduras (o), y hembras con cápsulas (●).

III.4. DISCUSIÓN

III.4.1. *Raja inornata*

Este trabajo es el primero que proporciona información detallada sobre la condición reproductiva de hembras y machos de *R. inornata*, que habitan las aguas del norte del Golfo de California. Las capturas de *R. inornata* estuvieron dominadas por individuos grandes de ambos sexos. El reducido número de rayas con tallas menores puede deberse a que los juveniles habiten fuera de las zonas de pesca de los barcos arrastreros de merluza o a la selectividad de los equipos de pesca. Las máximas tallas reportadas para esta especie en este estudio fueron de 690 y 585 mm de L_T , para hembras y machos, respectivamente. La máxima talla reportada para *R. inornata* es de 760 mm (Eschmeyer *et al*, 1984) y aunque los autores no señalan el sexo, es probable que corresponda a una hembra, ya que suelen alcanzar las mayores tallas. En los pocos registros mexicanos de *R. inornata* no se citan las tallas de los machos (Castro-Aguirre *et al.*, 1970).

III.4.1.1. Razón sexual y relación peso-talla

La razón sexual del número de hembras y machos no fue diferente de 1:1 en la mayoría de los meses del periodo de estudio. Solo en julio del 2003 las hembras sobrepasaron en número a los machos, aunque se examinaron 38 individuos (29 hembras y 9 machos). Desafortunadamente no fue posible realizar comparaciones entre estaciones del año en cuanto a la razón sexual de *R. inornata*, debido a que la prospección se limitó a los meses de otoño e invierno durante la temporada de pesca de la merluza en el norte del Golfo de California.

Braccini y Chiaramonte (2002a y 2002c) observaron que la razón sexual de *Psammobatis extenta* (Garman) cambió significativamente dependiendo de la época del año, y que las hembras adultas eran más abundantes durante los meses de verano. Ebert (2005) en un estudio exhaustivo sobre la biología reproductiva de las rayas del género *Bathyraja* que habitan las aguas orientales del

Mar de Bering, observó que la razón de sexos de 6 de las 8 especies fue de 1:1. Solo en *B. interrupta* y *B. parmifera* los machos fueron significativamente dominantes. Dolgov *et al.* (2005) hicieron un estudio sobre la captura incidental de rayas de la familia Rajidae, en la pesca de arrastre y de palangre de bacalao y abadejo en el Mar de Barents, Rusia y observaron que la proporción sexual de *Amblyraja radiata*, *Dipturus batis* L., *D. linteus*, y *Rajella fyllae*, fue de 1:1, con excepción de la raya ártica, *A. hyperborea*, en la cual los machos dominaron las capturas. La razón sexual observada en el presente estudio de *R. inornata*, concuerda con la reportada en los estudios citados anteriormente.

Walmsley-Hart *et al.* (1999) encontraron que las tasas de crecimiento de *Raja wallacei* y *R. pullopunctatus* difirieron entre sexos, lo cual consideraron un rasgo común en la familia Rajidae. Las hembras alcanzan un tamaño mayor que los machos, pero crecen más lentamente. Este es un patrón general observado en diversas especies de elasmobranquios, en los cuales las hembras alcanzan una mayor talla y peso corporal, pero la tasa de crecimiento es menor (Gallaher *et al.*, 2005a, Sulikowski *et al.*, 2005a, Matta y Gunderson, 2007) Las hembras de *R. inornata* presentaron en general una mayor talla y peso corporal que los machos. La relación peso-longitud fue diferente estadísticamente entre sexos. El coeficiente de la relación peso-longitud en las hembras fue 3.19 y en los machos fue 3.11. El crecimiento en hembras y machos de *R. inornata* fue de tipo alométrico. A partir de la talla de 500 mm las hembras empiezan a adquirir mayor masa corporal. Braccini y Chiaramonte (2002b) observaron que en *Psammobatis extenta* que habita las costas de Argentina, los machos presentaron un menor peso corporal que las hembras, a partir de 235 mm L_T . Para la misma especie, Martins *et al.* (2005) también encontraron que las hembras mostraron un crecimiento alométrico positivo y los machos un crecimiento de tipo isométrico, pero en las costas de Brasil. Estos patrones son similares a los observados en *R. inornata*.

Oddone *et al.* (en prensa) observaron una relación peso-longitud estadísticamente diferente entre sexos para *R. agassizi* del sureste de Brasil, con coeficientes alométricos inferiores a 3 (crecimiento alométrico negativo) para ambos sexos. Estos autores explican este patrón en función de la alimentación, más que la reproducción, porque esta especie se reproduce todo el año. En el caso de *R. inornata* es probable que las diferencias en las relaciones peso-talla de hembras y machos se debe más al papel reproductivo que juega cada uno de los sexos, que a diferencias en las dietas, puesto que los estómagos examinados de ambos sexos de *R. inornata* no mostraron diferencias cualitativas (datos del autor no publicados)

Como se discutió en el capítulo de Morfología y Dimorfismo Sexual, estas diferencias pueden deberse al papel reproductivo que juegan las hembras en *R. inornata*. En total, las rayas maduras constituyeron el 78.7% de la población muestreada.

III.4.1.2. Madurez sexual

El macho maduro más pequeño en talla fue de 445 mm L_T y el macho inmaduro más grande tuvo una talla de 512 mm L_T . La talla promedio de los machos maduros de *R. inornata* correspondió al 86% de la longitud del macho más grande. La hembra madura más pequeña midió 470 mm L_T , y la talla de la hembra inmadura más grande en la muestra fue de 550 mm L_T . Las hembras maduraron entre los 470 y 500 mm de L_T . La longitud total promedio de las hembras maduras correspondió al 81% de la talla de la hembra más grande. La maduración se caracterizó por un crecimiento gradual de la glándula nidamentaria a lo largo de varios meses hasta alcanzar un ancho máximo de 30 mm. En la etapa madura, los ovarios contenían folículos maduros de coloración amarilla, con un diámetro cercano a los 20 mm u úteros completamente desarrollados.

Los machos maduros presentaban testículos totalmente desarrollados y mixopterigios calcificados., los ovarios conteniendo folículos maduros de coloración amarilla, con un diámetro cercano a los 20 mm y úteros completamente desarrollados.

Zeiner y Wolf (1993) encontraron que en *Raja binoculata* Girard y *Raja rhina* (Jordan y Gilbert) el inicio de la madurez sexual en los machos correspondió a los 57-72% y 62% de la longitud total asintótica calculada, mientras que las hembras alcanzaban su madurez a los 82% y 66%, respectivamente. En *Psammobatis extenta*, la madurez sexual de machos y hembras se presenta a los 84% y 80% de la talla máxima (Braccini y Chiaramonte, 2002a). En ocho especies del género *Bathyraja*, Ebert (2005) observó que la madurez sexual se alcanzó a una talla igual o mayor al 80% de la máxima talla documentada. Holden (1974) señaló que la mayoría de los elasmobranquios maduraban entre los 60 y 90% de talla máxima. Cortés (2000) amplió el estudio e indicó que para los tiburones la talla de madurez sexual se alcanza al 75% de la talla máxima en ambos sexos. En *Raja inornata* la madurez sexual de hembras y machos correspondió al 81% y 86% de la longitud máxima observada (74 y 76% si se utiliza la talla de madurez del 50% de la población) resultados que coinciden con lo reportado para otras especies de Rajidos.

En su estudio sobre los rayas de la familia Rajidae que habitan las aguas del Japón, Ishiyama (1958) observó que la diferencia en talla entre sexos (longitudes promedios) no fue significativa, en las poblaciones nortañas, pero sí en las sureñas. En un estudio sobre las cuatro especies principales que sostienen la pesca de rayas en el Mar de Irlanda (*Raja brachyura*, *R. clavata*, *R. montagui* y *Leucoraja naevus*), Gallagher *et al.* (2005a) encontraron que con excepción de *L. naevus*, las hembras de estas especies maduraban a una talla mayor que los machos.

En las especies del género *Bathyraja*, Ebert (2005) encontró que la talla de madurez para ambos sexos fue aproximadamente la misma en 7 de las 8 especies estudiadas, solo *B. aleutica* maduro a tallas mayores que los machos. En *Atlantoraja cyclophora* del sur de Brasil, también se

observo un patrón similar, donde las hembras son más grandes y pesadas que los machos (Oddone y Vooren, 2004). Lo mismo se observo para *Atlantoraja castelnaui* y *Dipturus chilensis* de las aguas suroccidentales del Océano Atlántico (en la zona de pesca común de Argentina y Uruguay) (Oddone *et al.*, 2005).

Para el elenco de rayas que habita la región nororiental de los EE.UU. (de Maine a Virginia), Sosebbe (2005) observó que las tallas de primera madurez de hembras en *Leucoraja erinacea*, *L. ocellata*, y *Raja eglanteria*, fueron mayores a las de los machos, mientras que en *Malacoraja senta* y *Amblyraja radiata* los machos maduraron a tallas mayores. En el caso de *Dipturus laevis*, y *L. garmani* ambos sexos maduraron a tallas similares.

Las hembras de *R. inornata* que habitan el norte del Golfo de California maduran a una talla mayor (470-500 mm L_T) que los machos (450 mm L_T), lo cual concuerda con los resultados citados para otras especies de Rájidos.

III.4.1.3. Índices gonadosomático y hepatosomático

Aunque los promedios mensuales del I_{GS} calculados para hembras y machos de *R. inornata* son muy similares, a nivel individual las hembras presentaron los I_{GS} más altos. En especies de peces, el I_{GS} de hembras suele ser mayor que el de los machos, lo cual probablemente contribuye a que las hembras maduras pesen más cuando se comparan con los machos maduros de la misma talla y que esto se refleje en una pendiente más elevada en la relación peso-talla de ambos sexos (Braccini y Chiaramonte, 2002b). La similitud en los promedios del I_{GS} mensual entre ambos sexos puede deberse a que los machos y las hembras de *R. inornata* estén reproductivamente activos todo el año, es decir, con gónadas maduras (grandes) durante todo el año.

Los I_{GS} mensuales de las hembras y machos de *R. inornata* mostraron un patrón de variación estacional similar, observándose valores menores a principio del año y mayores en otoño. Los

valores de $I_{GS} > 3.0$ de hembras de *R. inornata* capturadas en diferentes meses del año pueden sugerir que se reproducen todo el año, aunque quizás el periodo de deposición de capsulas sea menos prolongado. Ebert (2003) menciona que en las costas de California, EE.UU. *R. inornata* deposita capsulas a lo largo de todo el año. En este estudio, no se capturaron hembras maduras en los meses de primavera y verano, lo cual no permite evaluar si esta especie se reproduce todo el año en el Golfo de California. Sin embargo, el patrón de crecimiento estacional de las glándulas nidamentarias y folículos ováricos, así como los valores de I_{GS} en hembras y machos, y la presencia de hembras con capsulas en desarrollo en las glándulas nidamentarias durante los meses de otoño. Sugirieron que la condición de las estructuras reproductivas accesorias, como la vesícula seminal y el epidídimo, pueden ser indicadores más exactos de la fertilización que el tradicional I_{GS} en especies que carecen de periodo de apareamiento breve. En el futuro, el análisis histológico de 100 muestras de testículos y glándulas nidamentarias de *R. inornata* colectadas en este estudio permitirá poder evaluar la relación entre el tamaño de los testículos y el periodo reproductivos en los machos, así como documentar la presencia de espermatozoides dentro de las glándulas nidamentarias (particularmente en los meses de septiembre y noviembre).

En su estudio histológico sobre el desarrollo gonadal de la raya *Dasyatis sabina* de las costas de Florida, EE.UU., Maruska *et al.* (1996) demostraron que en los machos el I_{GS} no esta correlacionado con el pico de producción de esperma o con el inicio del periodo de apareamiento en esta especie, sugiriendo que la condición de las estructuras reproductivas accesorias como la vesícula seminal y el epidídimo pueden ser indicadores más exactos de la fertilización, que el tradicional I_{GS} , en especies que carecen de un distintivo pero breve periodo de apareamiento. El posterior análisis histológico de alrededor de 100 muestras de testículos y glándulas nidamentarias de *R. inornata* colectadas durante el presente estudio permitirá poder corroborar la hipótesis de la posible relación entre el tamaño de los testículos y el periodo reproductivo en los machos así como

la presencia de espermatozoides dentro de las glándulas nidamentarias en los meses de septiembre-noviembre.

El I_{HS} calculado para *R. inornata* mostró un comportamiento estacional diferente entre hembras y machos. En las hembras, en enero, marzo y abril los valores fueron más altos, mientras que en los machos fue menor, para luego incrementarse en septiembre. En la última parte del año el I_{HS} de las hembras se mantuvo entre 1.5 y 2. Maruska *et al.* (1996) observaron que en *Dasyatis sabina* el ciclo anual de I_{HS} comenzó con un incremento en el peso del hígado en verano, justo antes del pico en los niveles del I_{GS} , seguido por una disminución en otoño e invierno, cuando inició el apareamiento. Braccini y Chiaramonte (2002b) observaron un incremento marcado del I_{HS} en *Psammobatis extenta* durante los meses fríos y una disminución en verano, lo cual es un patrón similar al observado en *R. inornata*. Estos autores también reportaron que las diferencias en el I_{HS} entre sexos fueron mayores en las rayas maduras que en los individuos inmaduros. En *R. inornata* los valores de I_{HS} para hembras y machos inmaduros no difirieron de los calculados para individuos maduros de ambos sexos, pero si fueron diferentes entre sexos, quizás debido a posibles diferencias en los requerimientos energéticos relacionados con la papel reproductivo de cada sexo.

En su estudio sobre *Rhinobatos annulatus*, Rossouw (1987) concluye que el hígado proporciona reservas de lípidos para las funciones metabólicas y que estos y sus derivados son una importante fuente de energía para el músculo. Además señala que el hígado también proporciona lípidos para la formación del vitelo del huevo fecundado. Esta puede ser la razón por la cual las hembras de *R. inornata* presenten valores del I_{HS} mayores a los machos.

III.4.1.4. Relación folículos ováricos – longitud total (fecundidad)

Determinar la curva de fertilidad a partir de muestreos de capsulas depositadas en especies ovíparas como los rajiformes resulta complejo, pues estas son depositadas en áreas que pueden ser inaccesibles para su colecta, como es el caso para *R. inornata*. Según Holden (1977), el número de folículos maduros está determinado por el tamaño de la cavidad corporal de las hembras maduras. Asimismo, Holden *et al.* (1971) demostraron que la tasa y periodos de depositación de huevos en *Raja clavata*, *R. brachyura* y *R. montagui* son dependientes de la temperatura del agua de mar.

Durante el estudio a bordo de embarcaciones arrastreras comerciales que operaron a profundidades mayores a los 100 m, no se encontraron capsulas con embriones depositadas en el sustrato. Caso contrario fueron las aglomeraciones de capsulas del pequeño tiburón, *Heterodontus mexicanus*, las cuales comúnmente se observaron como parte de las capturas de los arrastres. El número de hembras ovígeras examinado fue limitado, lo cual no me permitió evaluar si la fecundidad aumenta con la talla. Sin embargo, el número de los folículos más grandes observados en los ovarios parece incrementarse en función de la L_T , aunque el tamaño de muestra fue insuficiente para evaluar si había realmente una relación. Al parecer las hembras de *R. inornata* producen de 9 a 13 cápsulas por evento reproductivo. Este periodo puede durar de septiembre a enero, ya que se observaron los mayores diámetros en las glándulas nidamentarias, los folículos ováricos más grandes, los mayores valores del I_{GS} y el mayor número de hembras con capsulas en diferentes estadios de desarrollo. En septiembre y noviembre del 2003, se observaron los mayores promedios en los diámetros de los folículos ováricos así como el mayor porcentaje de hembras con folículos ováricos maduros (julio, 41.6%, septiembre 40%, y noviembre 38.4%).

Para las hembras de *Raja naevus* del Mar Céltico, Du Buit (1976) estimó una fecundidad relativa de 90 huevos por año y estimó que el 56% de las hembras adultas depositaron huevos durante cualquier época del año. Luer y Gilbert (1985) estimaron que el periodo de depositación de

huevos, para *Raja eglanteria*, en la costa occidental de Florida, EE.UU. comprende un intervalo de 77 a 94 días durante la parte final de la primavera. En el presente estudio se encontraron hembras con capsulas de *R. inornata* en diferentes meses del año, la mayor cantidad en septiembre y noviembre, pero el tamaño de muestra fue limitado. Esto sugiere que esta especie bien podría depositar capsulas todo el año con un incremento en otoño en el norte del Golfo de California.

III.4.1.5. Distribución batimétrica

La distribución batimétrica tanto de los individuos inmaduros como maduros de ambos sexos de *R. inornata* que fueron capturados durante el periodo de estudio, sugiere que no hay una segregación batimétrica de tipo reproductivo. Sin embargo, el número de hembras y machos inmaduros examinados fue reducido (27.9% y 18.9% del total, respectivamente). La proporción de individuos maduros e inmaduros para ambos sexos de *R. inornata* fue similar entre los estratos de profundidad de <100 m y 100-200 m. Las hembras ovígeras se capturaron principalmente entre el intervalo de profundidad de 100-120 m, lo cual podría sugerir que la actividad reproductiva de *R. inornata* pudiera estar relacionada con la profundidad.

La baja frecuencia relativa de neonatos y juveniles de *R. inornata* en las capturas del Golfo de California puede deberse a que los juveniles habiten fuera de las zonas de pesca tradicional o a la selectividad del equipo de pesca (Braccini y Chiaramonte, 2002b). Oddone y Vooren (2004) consideran que la ausencia de juveniles de *Atlantoraja cyclophora* en los arrastres de pesca en el sur de Brasil se debe a que presentan una baja susceptibilidad a la red de arrastre que se empleó para realizar los muestreos. Estos autores citan a Bigelow y Schroeder (1953) quienes afirman que los individuos de la familia Rajidae habitan parcialmente enterrados en el sedimento cuando se encuentran inactivos, por lo que al pasar la red de arrastre podrían no ser capturados. Oddone y Vooren (2004) consideran que los neonatos y juveniles de ambos sexos de *A. cyclophora* habitan en

el intervalo de profundidad de 100-300 m, pero que no son capturados debido a la ineficiencia del equipo de pesca para capturarlos. Estos autores señalan que los machos y hembras de los diferentes estadios de desarrollo de *A. cyclophora* poseen la misma distribución espacial y comparten el mismo hábitat a lo largo del año. La ausencia marcada de neonatos y juveniles tempranos así como de cápsulas de *R. inornata* en los arrastres realizados en profundidades entre 100 y 150 m, puede explicarse como una posible segregación batimétrica de tipo reproductiva o simplemente a que dichos grupos de rayas no se encuentran en la zona de pesca de la merluza.

III.4.1.6. Ciclo reproductivo

En el presente estudio se documentó que las hembras examinadas presentaron glándulas nidamentarias grandes, los folículos ováricos más grandes en diámetro y capsulas en formación en los meses de septiembre-noviembre del 2003. Se observó que el 16.7% de las hembras examinadas en el presente estudio presentaron capsulas ovígeras, las cuales fueron capturadas en los meses de febrero, julio, agosto, septiembre y noviembre del 2003 y en enero y abril del 2004,. Esto es una evidencia válida para afirmar que la depositación de las capsulas se lleva a cabo durante todo el año, como se ha documentado en las costas de California (Ebert, 2003). Además los índices gonadosomáticos y hepatosomáticos presentaron los mayores valores en el mismo periodo (septiembre-noviembre). Estos resultados sugieren que hay un periodo de actividad reproductiva en otoño, pero la presencia de folículos ováricos en diferentes etapas de desarrollo (vitelogenesis) en casi todos los meses muestreados puede ser indicativo de que las hembras y machos de *R. inornata* estén reproductivamente activos todo el año.

Como se puede observar en la Tabla XII, un ciclo reproductivo anual con un pico de actividad reproductiva se ha documentado en *Raja wallacei* (Walmsley-Hart *et al.*, 1999), *Leucoraja ocellata* (Sulikowski *et al.*, 2004), *Psammobatis rudis* (Mabragaña y Cousseau, 2004), y *P. extenta*

(Braccini y Chiaramonte, 2002c). Un ciclo similar se observó en *Rioraja agassizi* del Atlántico Suroccidental, que habita en los litorales de Brasil y Uruguay (Oddone *et al.*, 2007a). En especies como *Psammobatis rudis* (Mabragaña y Cousseau, 2004), *P. extenta* (Braccini y Chiaramonte, 2002a y 2002c), *Amblyraja radiata* (Sulikowski *et al.*, 2005a), *Leucoraja ocellata* (Sulikowski *et al.*, 2004) y *R. binoculata* (Zeiner y Wolf, 1993), las hembras depositan capsulas todo el año.

Oddone *et al.* (2007) concluyen que en los Rájidos la depositación de capsulas se realiza durante todo el año, formando las hembras capsulas hasta la senescencia, como lo demostraron en *R. agassizi*. Los resultados de los análisis reproductivos indican con que *R. inornata* en el Golfo de California posee un ciclo anual con un pico en la actividad reproductiva en otoño.

III.4.2. *Raja rhina* y *R. velezi*

III.4.2.1. Relaciones peso-longitud

En *R. rhina* y *R. velezi* se observaron diferencias significativas entre las curvas de peso-longitud de machos y hembras. Es común observar en los rájidos diferencias en el crecimiento entre sexos (Walsley-Hart *et al.* 1999), y las hembras de ambas especies fueron más grandes en talla y en peso, lo cual se reflejó en las curvas peso-longitud.

En *R. rhina* y *R. velezi* se observó un crecimiento alométrico. Zeiner y Wolf (1993) encontraron una relación peso-longitud significativamente curvilínea con una pendiente de 3.2 (crecimiento alométrico positivo), con base en 64 machos de *R. rhina* de las costas de California, EE.UU. Oddone y Vooren (2004) encontraron diferencias significativas en la relación peso-talla de los machos y hembras de *Atlantoraja* capturados en el sur de Brasil, pero no observaron variaciones entre épocas del año. No se ha reportado una relación peso-longitud para *R. velezi*. En este estudio, el coeficiente de crecimiento alométrico inferior a 3 pudiera ser causado por el hecho de que su ancho de disco es más pronunciado que en *R. rhina*.

Tabla XII. Datos morfométricos, reproductivos y de la duración del ciclo reproductivo en diversas especies de Rájidos que habitan diferentes regiones del mundo. (AD)¹= ancho del disco.

Especie	Región	Hembras			Machos			Duración ciclo reproductivo	Periodo depositación capsulas	Fuente
		Talla de 1ra madurez (mm)	Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla 50% de madurez (mm)	Talla de 1ra madurez (mm)	Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla del 50% de madurez (mm)			
<i>Raja wallacei</i>	Agulhas Bank, Sudáfrica (50-200 m)	350 (AD) ¹	297 (AD) ¹	400 (AD) ¹ (9 años)		338(AD) ¹	395 (AD) ¹ (9 años)	Huevos maduros todo el año en hembras	Marzo-Abril	Walmsley-Hart <i>et al.</i> 1999.
<i>Raja pullopunctata</i>	Agulhas Bank, Sudáfrica	650 (AD) ¹	658 (AD) ¹	681-700 AD) ¹		584 AD) ¹	641-660 AD) ¹			Walmsley-Hart <i>et al.</i> 1999.
<i>Psammobatis rudis</i>	Atlántico Suroccidental, costas argentinas		363	414	387-455 región norte; 448-466 región sur	387	428		Todo el año	Mabragaña y Cousseau, 2004)
<i>Psammobatis normani</i>	Atlántico Suroccidental, costas argentinas	345-455 región norte; 430-510 región sur	387	403	412-490 región norte; 445-560 región sur	412	443		Julio-Diciembre, región norte; Diciembre-Marzo, región sur.	Mabragaña y Cousseau, 2004.
<i>Rioraja agassizi</i>	Atlántico Suroccidental, Sureste de Brasil	400	390	401	320	330	323	Anual	Todo el año	Oddone <i>et al.</i> , 2007
<i>Psammobatis extenta</i>	Atlántico Suroccidental, costas argentinas	267	236	249	273	252	262	Anual	Todo el año	Braccini y Chiamonte, 2002b

Especie	Región	Talla de 1ra madurez (mm)	Hembras Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla 50% de madurez (mm)	Talla de 1ra madurez (mm)	Machos Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla del 50% de madurez (mm)	Duración ciclo reproductivo	Periodo deposición capsulas	Fuente
<i>Malacoraja senta</i>	Atlántico Noroccidental, Golfo de Maine, EE.UU.		508		550			Anual, sincrónico para hembras y machos		Sulikowski, <i>et al.</i> , 2007
<i>Amblyraja radiata</i>	Atlántico Noroccidental, Golfo de Maine, EE.UU.		820			800		Anual, sincrónico para hembras y machos	Todo el año excepto Junio y Septiembre	Sulikowski, <i>et al.</i> , 2005a
<i>Dipturus laevis</i>	Atlántico Noroccidental, Georges Bank, EE.UU.	1,240	1,140	1,124	1,030	1,030	1,124			Gedamke <i>et al.</i> , 2005.
<i>Atlantoraja castelnaui</i>	Atlántico Suroccidental, costa Uruguay- Argentina	1,120		1,120	930					Oddone <i>et al.</i> , 2005
<i>Dipturus chilensis</i>	Atlántico Suroccidental, costa Uruguay- Argentina	1,040		430	850					Oddone <i>et al.</i> , 2005
<i>Sympterygia bonapartii</i>	Atlántico Suroccidental, costa Uruguay- Argentina									Oddone y Velasco, 2004

Especie	Región	Hembras		Machos		Duración ciclo reproductivo	Periodo depositación capsulas	Fuente
		Talla de 1ra madurez (mm)	Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla 50% de madurez (mm)	Talla de 1ra madurez (mm)	Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla del 50% de madurez (mm)	
<i>Bathyraja albomaculata</i>	Atlántico Suroccidental, Islas Falkland,		290 (AD) ¹ (6 años)	400 (AD) ¹ (10 años)		350 (AD) ¹ (8 años)	460 (AD) ¹ (11 años)	Henderson, <i>et al.</i> , 2005
<i>Raja brachyura</i>	Atlántico Noroccidental, Mar de Irlanda			835.6 (5.5 años)			819.2 (4.6 años)	Gallagher, <i>et al.</i> , 2005a
<i>Raja clavata</i>	Atlántico Noroccidental, Mar de Irlanda			718 (6.1 años)			657 (6.1 años)	Gallagher, <i>et al.</i> , 2005a
<i>Raja montagui</i>	Atlántico Noroccidental, Mar de Irlanda	536.5		574 (4.1 años)			536.5 (3.4 años)	Gallagher, <i>et al.</i> , 2005a
<i>Raja naevus</i>	Atlántico Noroccidental, Mar de Irlanda			561 (4.2 años)			568 (4.7)	Gallagher, <i>et al.</i> , 2005a
<i>Leucoraja ocellata</i>	Atlántico Noroccidental, Golfo de Maine, EE.UU	735			750			Parcialmente anual con un pico reproductivo
<i>Atlantoraja cyclophora</i>	Atlántico Suroccidental, Sur de Brasil							Todo el año
<i>Raja rhina</i>	Costas de California, EE.UU.	700 (8 años)			615-740 (5 años)			Sulikowski, <i>et al.</i> , 2004.
								Oddone y Vooren, 2005. Zeiner y Wolf, 1993.

Especie	Región	Talla de 1ra madurez (mm)	Hembras Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla 50% de madurez (mm)	Talla de 1ra madurez (mm)	Machos Individuo maduro más pequeño (mm)	Talla del 50% de madurez (mm)	Duración ciclo reproductivo	Periodo deposición capsulas	Fuente
<i>Raja binoculata</i>	Costas de California, EE.UU.	1,300 (12 años)			1,000- 1,100 (10-11 años)				Todo el año	Zeiner y Wolf, 1993.
<i>R. rhina</i>	Norte del Golfo de California, México	825	825		670	670				Presente estudio
<i>R. velezi</i>	Norte del Golfo de California, México	880	880		640	640				Presente estudio
<i>Raja inornata</i>	Norte del Golfo de California, México	500	470	509	450	445	443	Parcialmente anual con un pico reproductivo en otoño	Aparentemente todo el año	Presente estudio

III.4.2.2. Madurez sexual

La razón de sexos en ambas especies fue 1:1 a diferencia de la calculada para *R. inornata*. Zeiner y Wolf (1993) también documentaron una razón sexual 1: 1 similar para *R. rhina* en California, EE.UU. En *Rioraja agassizi* del sureste de Brasil, Oddone *et al.*, (2007a) observaron una significativa diferencia en la razón de sexos anual (1:3.7, machos:hembras) En las especies del género *Bathyraja* que habitan la plataforma continental del este del Mar de Bering, Ebert (2005) observó una proporción sexual 1:1 en la mayoría de las especies. En tres especies del género *Atlantoraja* que habitan las aguas del sureste de Brasil, en el Atlántico Suroccidental, Oddone y Amorim (2007) encontraron una proporción sexual diferente a 1:1. A pesar del limitado tamaño de mi muestra, mis resultados sugieren que las hembras y de *R. rhina* y *R. velezi* habitan la misma zona y que no hay segregación por sexos no ocurra.

El macho maduro de *R. rhina* más pequeño tuvo una longitud total de 670 mm L_T , mientras que el macho inmaduro más grande midió lo mismo. El macho más grande tuvo 800 mm L_T . Si consideramos la talla máxima de 1,370 mm L_T reportada por Eschmeyer *et al.*, (1984), la talla de primera madurez corresponde al 49% de la longitud máxima. En *Raja velezi*, el macho maduro más pequeño midió 640 mm L_T y el macho inmaduro más grande fue de 630 mm L_T . La máxima talla registrada para un macho de esta especie fue de 910 mm L_T , lo cual es mucho mayor que la talla máxima de 756 mm L_T reportada por McEachran y Notarbartolo di Sciara (1995). La talla de primera madurez para los machos se estimó como 70.3% de la máxima talla documentada en el presente estudio.

La hembra madura más pequeña de *R. rhina* fue de 825 mm L_T , mientras que en *R. velezi* fue de 880 mm L_T . La hembra inmadura más grande fue de 730 mm L_T y 920 mm L_T en *R. rhina* y *R. velezi*, respectivamente. La talla máxima observada en hembras de ambas especies fue de 950 mm y 1,000 mm, L_T , respectivamente. Se calculó que la madurez sexual en las hembras de

R. rhina correspondió al 60% de la talla máxima reportada por Eschmeyer *et al.* (1984), que fue de 1,370 mm L_T , mientras que para *R. velezi* se estimó en 88%. En *R. rhina*, utilizando la máxima talla observada en el presente estudio para ambos sexos, la madurez sexual se alcanzaría en 88.7% de la máxima longitud y 83.7% en los machos. En su análisis de los patrones de vida y sus correlaciones con el tamaño del cuerpo, reproducción, edad y crecimiento en 230 poblaciones de tiburones, Cortés (2000) determinó que las hembras tienden a madurar más tarde y a ser más longevas que los machos, pero que en ambos sexos la madurez sexual la alcanzan aproximadamente al 75% de su máxima talla.

El intervalo de tallas de primera madurez expresadas como porcentaje de la L_T para *R. inornata*, *R. rhina* y *R. velezi* fue 70-88%. El porcentaje más bajo lo presentaron los machos de *R. velezi* y el más alto las hembras de correspondió a la hembras de *R. velezi*. Las tallas de madurez de las tres especies fueron consistentes con lo reportado para los elasmobranquios (60-90%, Holden, 1974).

Como en *R. inornata*, las hembras de *R. rhina* y *R. velezi* presentaron una simetría y paridad funcional en los ovarios. Esto es común en los Rájidos (Braccini y Chiaramonte, 2002a y 2002c, Oddone y Voren, 2005, Oddone *et al.*, 2007a). Aparentemente *R. rhina* presenta un rápido crecimiento de las glándulas nidamentarias cuando las hembras alcanzan la talla de 800 mm L_T , tamaño en el cual también se observaron los folículos ováricos más grandes. Los úteros también fueron más grandes a partir de esa talla. En las hembras de *R. velezi*, el patrón de crecimiento rápido de las glándulas nidamentarias y la presencia de los folículos ováricos más grandes en diámetro se observaron a partir de los 900 mm de L_T . El inicio de maduración o vitelogenesis de los folículos ováricos en *R. rhina* pudiera comenzar cuando los folículos alcanzan el diámetro de los 20 mm, que fueron identificados gracias al color amarillo crema que presentaron los oocitos. En *R. velezi* se observó que los primeros folículos ováricos vitelogénicos

presentaron 30 mm de diámetro. Es probable que la edad de primera madurez en las hembras sea mayor en *R. velezi* que en *R. rhina*.

En los machos de *R. rhina*, se observó un crecimiento rápido de los mixopterigios, glándulas del clasper y en el largo de los testículos a partir de los 650 mm de L_T . En *R. velezi* el crecimiento de las estructuras reproductivas se observa a partir de los 620 mm de L_T . Sin embargo, dado el reducido número de machos analizados en ambas especies, estas tallas deben tomarse con cautela.

Dado que solo se pudieron examinar 4 hembras con cápsulas ovígeras en *R. rhina* e igual número en *R. velezi* no fue posible hacer alguna inferencia sobre la estacionalidad del periodo de depositación de las capsulas. Los arrastres de profundidad dirigidos a la pesca de la merluza tampoco atraparon accidentalmente capsulas de *R. rhina* y *R. velezi*, por lo que probablemente las zonas de “depositación” se encuentran en áreas más someras (<100 m) o más profundas (>200 m). La ubicación de las zonas de “depositación” de capsulas debe ser un objetivo prioritario en la evaluación del estatus poblacional de estas especies. Determinar si estas zonas son delimitadas geográficamente o si comprenden áreas extensas.

III.4.2.3. Relación entre la profundidad de captura y la condición reproductiva

En *R. rhina*, los individuos más grandes y maduros se encontraron a mayores profundidades, aunque el tamaño de muestra fue reducido, lo que no permite hacer una generalización definitiva sobre una segregación batimétrica, aunque ésta es común en numerosas especies de Rájidos (McEachran y Miyake, 1990). En *R. velezi* no se observó este patrón. En los arrastres fueron capturados individuos maduros e inmaduros. Dado el bajo porcentaje de neonatos y juveniles capturados de ambas especies pudiera pensarse que habitan a diferentes profundidades o en diferentes zonas.

III.4.3. Impacto de la captura incidental en *Raja inornata*, *R. rhina* y *R. velezi*

La posible explotación comercial directa del elenco de especies de Rájidos que habitan en el Golfo de California no está exenta de riesgos. Aunque por lo general se les captura de forma incidental, los Rájidos están sujetos a una elevada mortalidad. Algunas especies han sido virtualmente extirpadas de regiones extensas (Stevens, *et al.* 2000), y al menos nueve especies de rayas han desaparecido de su distribución geográfica (Brander, 1981, Casey y Myers 1998, Dulvy y Reynolds, 2002).

Dulvy *et al.* (2000) consideran que las rayas son los peces explotados más vulnerables. Su vulnerabilidad es frecuentemente evaluada mediante el examen de tendencias de las capturas pesqueras, sin embargo, con la excepción del caso de Francia, estos datos generalmente no se tienen en nivel de especie. Las estadísticas de las capturas agrupadas de rayas tienden a exhibir tendencias estables en comparación a otras pesquerías de elasmobranquios. Dulvy, *et al.* (2000) examinaron dos series de tiempo de estudios especie-específicos en una pesquería de rayas relativamente estable del Atlántico Nororiental. Estos estudios revelaron la desaparición de dos especies de rayas, *Dipturus oxyrinchus* y *Rostroraja alba*, y confirmaron una disminución previamente documentada de la raya común (*D. batis*). De las cinco especies restantes, las tres más grandes habían disminuido (*Raja brachyura*, *R. clavata* y *R. microocellata*), mientras que las especies más pequeñas (*R. montagui* y *Leucoraja naevus*) contribuyeron a la estabilidad de las tendencias de las capturas agrupadas. También reportaron que las especies de rayas que más disminuyeron en cuanto al tamaño poblacional son las que tienen las tallas máximas >850 mm de L_T , mientras que las especies pequeñas aumentaron durante el periodo de estudio (1989-1997), independientemente de las diferencias en la mortalidad por pesca. Según estos autores, ya que existe traslapa en los hábitos alimentarios entre especies de rayas, el incremento en abundancia de las especies pequeñas puede ser ocasionado por una liberación competitiva. Una consecuencia

de este tipo de estabilidad es que la disminución en el tamaño poblacional no puede ser detectada sin datos específicos por especie, especialmente en los taxones que exhiben interacciones competitivas. Por esta razón Dulvy *et al.* (2000) afirman que la conservación de las rayas y otros elasmobranquios requiere de monitoreos a nivel de especie y en particular las especies grandes.

Según Hilborn y Walters (1992), la captura no selectiva de varios stocks con tasas de crecimiento y de madurez distintos podría conducir a cambios en la composición de las especies. Las diferentes especies no tendrían la misma mortalidad por pesca o la misma capacidad de respuesta a la presión por pesca. Cambios en la estructura de los elencos de Rájidos sujetos a intensos regímenes de pesca se han documentado en varias regiones del mundo, donde las especies con mayores tallas, una tardía madurez sexual y lentas tasas de crecimiento han sido extirpadas localmente o sus abundancias se han reducido de forma notable, siendo sustituidas por especies más pequeñas y con tasas de crecimiento más lentas (Walker y Heessen, 1996, Walker y Hislop, 1998, Casey y Myers, 1998, Jennings, *et al.* 1997, Jennings, *et al.*, 1999, Dulvy, *et al.*, 2000).

Dada la escasez de datos requeridos por los métodos de evaluación tradicional Dulvy y Reynolds (2002), exploraron el uso de correlaciones potenciales entre diferentes variables demográficas para detectar la posible vulnerabilidad de extinción de las especies. Esto con el objeto de enlistar aquellas especies más susceptibles para fines de su conservación. Siendo las rayas consideradas las especies de elasmobranquios más vulnerables estos autores recopilaron una base de datos del tamaño corporal y de sus rangos latitudinales y de profundidad de 230 especies de Rájidos del mundo. Encontraron que las especies que han desaparecido de partes sustanciales de sus rangos de distribución (“localmente extintas”) han presentado las tallas más grandes comparadas con las de otras especies de rayas, pero sus rangos latitudinales y de profundidad fueron similares. La correlación del tamaño del cuerpo puede ser debida a tasas de

mortalidad más altas y a correlaciones con parámetros de la historia de vida como es la edad de madurez. El tamaño corporal fue la única característica que identificó correctamente las extinciones locales conocidas, sugiriendo que es útil para identificar peces potencialmente vulnerables. Este enfoque provee un método simple y objetivo para priorizar especies de rayas para su manejo y conservación, el cual se puede complementar con los métodos directos que requieren de datos intensivos y series largas de tiempo.

El elenco de Rájidos que se captura en el Golfo de California esta constituido de dos especies grandes, *Raja rhina* y *R. velezi*, (talla máxima de 950 mm y 1,000 mm, L_T , respectivamente), dos especies de talla mediana (*R. inornata*, 690 mm L_T y *R. ecuatoriales*) y por una especie pequeña, *R. cortezensis* (425 mm L_T). En términos numéricos *R. inornata* fue la más abundante, seguida por *R. rhina* y *R. velezi*. Es probable que la abundancia de *R. cortezensis* sea mayor en el Golfo de California, pero dada la dificultad para identificarla correctamente es probable que sea confundida con *R. inornata*.

De incrementarse la explotación comercial de estas especies sin un control sobre el esfuerzo de pesca *R. rhina* y *R. velezi* podrían ser las especies más sensibles a una mortalidad por pesca alta. Las observaciones sobre reproducción de estas especies en el presente estudio no permiten estimar su potencial reproductivo, pero sus tallas de primera madurez altas (edades mayores) sugieren que es importante mantener un monitoreo cuidadoso de su estructura y dinámica poblacional. Además la extirpación de los individuos más grandes, y por ende, los más fecundos, podrían afectar la tasa de crecimiento poblacional, aunque Heppell *et al.* (1999) sugieren que para numerosas especies longevas, el crecimiento poblacional es más sensible a estadios de juveniles grandes-tardíos y adultos que a la superviviencia de estadios tempranos y a la fecundidad. En el caso de *R. inornata* y *Raja cortezensis*, estas especies dada su productividad biológica podrían ser menos susceptibles a una explotación comercial limitada.

CAPÍTULO IV

Edad y crecimiento de la raya de California, *Raja inornata* (Jordan y Gilbert, 1881), que habita en el norte del Golfo de California.

IV.1 INTRODUCCION

IV.1.1. Importancia de los estudios de edad y crecimiento en los elasmobranquios

Las capturas y desembarques mundiales de tiburones y rayas se ha incrementado de forma sostenida desde 1987. Para el año 2000 alcanzaron cerca de 760, 000 t, aunque las capturas totales pueden aproximarse a los 1.5 millones de t, debido a la falta de registros adecuados de las capturas de estas especies, muchas de las cuales se capturan incidentalmente en pesquerías masivas (Stevens, *et al.*, 2000). En numerosos países en desarrollo, particularmente en Latinoamérica, Asia y África, la presencia de una alta diversidad de tiburones y rayas en aguas territoriales han estimulado el desarrollo de pesquerías artesanales que emplean diversas embarcaciones menores y una gran variedad de equipos de pesca. Las pesquerías de elasmobranquios se caracterizan por carecer de registros fidedignos de captura y esfuerzo por especie o por grupos de especies, lo cual ha obstaculizado el poder llevar a cabo evaluaciones poblacionales (Bonfil, 1994). Aunado a la falta de registros históricos de los rendimientos de pesca de estos recursos, se carece de estudios científicos que sustenten planes de manejo pesquero adecuados. Esto ha estimulado a la comunidad científica a plantear trabajos de investigación enfocados a caracterizar las historias de vida de las especies principales sujetas a explotación comercial. Holden (1974) caracterizó a los elasmobranquios como un grupo de especies vulnerables a la pesca debido a su lento crecimiento. Madurez sexual tardía, bajo potencial reproductivo y por presentar periodos extensos de gestación. El estudio y caracterización de la historias de vida de tiburones y rayas representa un enfoque alternativo para

evaluar la vulnerabilidad de sus poblaciones a los regimenes de pesca intensiva, que ya han causado colapsos en algunas regiones del mundo (Cortés, 1997, Stevens *et al.*, 2000).

El patrón de crecimiento de un organismo es un componente clave de su historia de vida (Stearns, 1994). Las características más importantes que definen este patrón son: la edad de madurez sexual, la longevidad, la tasa de crecimiento, el tamaño corporal del adulto y la talla de nacimiento (Helfman *et al.* 1997). La importancia del crecimiento para la historia de vida de un organismo iteróparo y de fecundidad baja como los elasmobranquios es que la tasa de crecimiento determina el tiempo que el individuo pasará en la etapa juvenil antes de reproducirse, el lapso del tiempo durante el cual se reproducirá y el número de veces que se reproducirá. En conjunto con los parámetros reproductivos, los parámetros de crecimiento son modeladores de la estrategia reproductiva de un organismo (Helfman *et al.* 1997). Estos parámetros están sometidos a presiones de selección natural que varían de acuerdo a las condiciones de diferentes ambientes y situaciones (Stearns, 1994).

En el caso de los peces, la pesca tiene el potencial de ejercer presión selectiva sobre diferentes parámetros asociados a la historia de vida, como por ejemplo la tasa de crecimiento, edad de primera reproducción y longevidad . (Ricker, 1975, Cortés, 1997). Es importante conocer, las características de crecimiento, los procesos de madurez y la longevidad de estas especies con el fin de evaluar su estado poblacional, predecir como fluctuarán sus poblaciones en el tiempo y evaluar si la pesca conlleva a cambios en los parámetros que caracterizan su historia de vida (Ricker, 1975, Cailliet *et al.*, 1986). Datos de edad, longitud y peso son herramientas importantes para el desarrollo de modelos de evaluación estructurados por edades.

Las rayas espinosas se consideran como un grupo de elasmobranquios vulnerables a regimenes de pesca intensos y prolongados regimenes de pesca, debido a sus restrictivas historias de vida del punto de vista de su productividad biológica (Dulvy *et al.*, 2001, Frisk, *et al.*

2001, Frisk *et al.*, 2002, King y McFarlane, 2003). Por lo tanto, cualquier intento de explotación comercial dirigida sobre el elenco de especies de Rájidos que habitan el Golfo de California debe ser evaluado en función de la información que se recabe sobre las principales características de sus historias de vida, entre las que destacan las tasas de crecimiento y la edad de primera madurez.

IV.1.2. Métodos para la determinación de la edad en los elasmobranquios

Las estructuras que se utilizan para estimar la edad de los peces cartilaginosos incluyen vértebras, espinas, arcos neurales y aguijones caudales (Cailliet y Goldman, 2004). Los tiburones y rayas no poseen otolitos, la principal estructura que se emplea para la determinación de la edad en peces óseos (Campana, 2001).

Para determinar la edad, se utiliza las bandas o anillos concéntricos que se forman a través del tiempo de manera periódica y predecible. Ridewood (1921) fue el primer investigador que documentó la presencia de bandas concéntricas en las vértebras de peces condriktios. Las vértebras son la estructura más comúnmente utilizada en la determinación de la edad en tiburones y en los batoideos (Cailliet *et al.*, 1983, Cailliet y Goldman, 2004). Las vértebras de los elasmobranquios han sido procesadas de distintas formas para mejorar la capacidad de detección de los anillos de crecimiento. Por lo general, se han utilizado vértebras completas o secciones y cortes transversales finos. Los cortes son teñidos de distintas formas para resaltar los anillos. Las técnicas de tinción son diversas debido a que los resultados varían entre especies, lo cual hace necesario definir cuál tinción es la más adecuada (Schwartz, 1983). Para las espinas se sigue el mismo procedimiento que se emplea en las vértebras. Además de las técnicas de tinción empleadas para mejorar la visibilidad de los anillos de crecimiento, otras técnicas como la de microradiografías de rayos x, la espectrometría de rayos x y la microtopografía de rayos x han

brindado resultados satisfactorios en algunas especies de elasmobranquios (Cailliet y Goldman, 2004).

Recientemente, se descubrieron dos estructuras adicionales que no habían sido empleadas en los elasmobranquios: los arcos neurales de las vértebras, que al parecer también presentan depósitos periódicos de calcio, y los aguijones caudales de las rayas espinosas. McFarlane *et al.* (2002) intentaron emplear arcos neurales para estimar la edad en el tiburón de seis branquias, *Hexanchus griseus*, utilizando una técnica de tinción con nitrato de plata. La comparación de los estimados de edad de dos estructuras diferentes de un mismo individuo es una técnica común de verificación de las edades. Por ejemplo, en el caso de estimaciones de edad a partir de los aguijones caudales, Gallagher y Nolan (1999) las compararon con las obtenidas a través del análisis de vértebras para cuatro especies de Rájidos del Mar de Irlanda, y demostraron alta precisión en las edades estimadas a partir de ambas estructuras. Posteriormente Gallagher *et al.* (2005a y 2005b) profundizaron sobre el conocimiento de la estructura y los procesos de crecimiento de los aguijones caudales de las rayas.

Los estimados de edad, tasa de crecimiento y longevidad en los peces condriictios hacen el supuesto de que los anillos de crecimiento son un indicador preciso de la edad. Aunque esto es probable para la mayoría de las especies, pocos estudios han validado la periodicidad estacional en la depositación (formación) de las bandas de crecimiento en las vértebras de elasmobranquios. Menos aún son el número de trabajos que han logrado estimar la edad absoluta por medio de estudios exhaustivos de validación (Cailliet *et. al*, 1986, Cailliet, 1990, Campana, 2001).

La validación puede ser realizada por varios métodos, como el marcado químico de peces en su medio ambiente, a través de estudios de marcado y recaptura de individuos de edad previamente conocida y por medio de la datación de edad utilizando análisis de elementos radioactivos asociados a periodos de experimentación atómica, los dos últimos métodos también

han sido empleados para validar la edad absoluta (Goldman, 2004, Cailliet y Goldman, 2004). La combinación de diversos métodos en los estudios de edad y crecimiento probablemente es la forma más robusta para validar las estimaciones de la edad (Cailliet y Goldman, 2004). Estos autores señalan que es importante distinguir entre la validación de la edad absoluta de los individuos y la validación en la periodicidad de la formación de los anillos de crecimiento. Mientras que la validación de la frecuencia con que se forman los anillos debe confirmar si la marca considerada como anual debe formarse durante un año (Beamish y McFarlane, 1983, Cailliet, 1990 y Campana, 2001), la validación de la edad absoluta consiste en determinar el número de bandas de crecimiento (edad) que se forman en las estructuras duras de peces de edades previamente conocidas liberados al medio silvestre y recapturados posteriormente.

IV.1.3. Objetivos

Se pretende estimar la edad de individuos de la raya de California que se capturan en la región norte del Golfo de California empleando las vértebras de la cavidad torácica para evaluar la estructura de tallas de la fracción de la población sujeta a explotación y estimar la edad de primera madurez. Para esto, es necesario (1) confirmar que las estructuras periódicas de las vértebras de *R. inornata* refleje de forma confiable el crecimiento en talla de los individuos, (2) evaluar si las vértebras de *R. inornata* presentan bandas concéntricas opacas y translúcidas, (3) determinar si dichas bandas están presentes en individuos juveniles, pre-adultos y adultos de *R. inornat*; (4) validar si la formación de las bandas sigue un patrón estacional y/o anual característico y por último (5) estimar la edad de primera madurez para machos y hembras de esta especie.

IV.2 MATERIALES Y MÉTODOS

IV.2.1. Colecta de muestras

Las ejemplares de los cuales se obtuvieron las muestras fueron recolectados a partir de seis viajes de pesca comercial a bordo de la embarcación comercial de pesca de arrastre “ESCAMA VI”, cuyo puerto base fue Puerto Peñasco, Sonora (31° 20’ W; 113° 35’ N) y en un viaje de pesca en la embarcación camaronera “OVIEDO III”, cuyo puerto base fue San Felipe, Baja California (114° 49’ W; 31° 01’ N), realizados durante el periodo comprendido entre Marzo 2003 y Abril del 2004. El mayor número de individuos de *R. inornata* fueron colectados de las capturas del “ESCAMA VI”, embarcación que pescó en un intervalo de profundidad de 28-216 m, mientras que el “OVIEDO III” lo hizo en c. 28.8-216 m.

Se recolectaron vértebras de 253 individuos de la raya de California: 179 correspondieron a hembras y 74 a machos. Estos ejemplares provinieron de las capturas incidentales de la pesca de arrastre de la merluza, *Merluccius productus* en la región del norte del Golfo de California. En cada una de las rayas, se documentó la morfometría básica: longitud total (L_T), ancho de disco (A_D), peso entero (P) y sexo. A través de una incisión en la región media abdominal ventral de cada individuo, se removi6 el tracto digestivo, reproductivo y el hígado y se extrajo una sección de 10-15 vértebras. También se colectaron algunos agujones caudolaterales para examinarlos con el objeto de encontrar posibles bandas de crecimiento, como recientemente lo han observado Gallagher & Nolan (1999) y Gallagher *et al.* (2005b) en Rájidos.

Se extrajeron columnas vertebrales completas de algunos ejemplares de *R. inornata* con la finalidad de identificar en que región se encontraban las vértebras con los diámetros mayores (Fig. 48). A partir de dicho análisis, se determinó que las vértebras de mayor tamaño en diámetro se ubicaron en la región torácica de la columna vertebral, por cual se extrajo una sección que

incluyó a las vértebras identificadas del número 10 al 20, contadas a partir de la primera vértebra cervical.

IV.2.2. Limpieza, cortado, tinción y montado de vértebras

Las secciones vertebrales, previamente congeladas para su conservación, fueron descongeladas y secadas a la temperatura ambiente. Posteriormente se separaron de forma individual para poderles remover o quitar manualmente el tejido conectivo y los arcos hemal y neural. Debido a su pequeño tamaño, fue difícil remover la película de fascia de tejido conectivo del cuerpo vertebral, por lo cual inicialmente se remojaron en Lejía de marca comercial (“Cloralex”, hipoclorito de sodio, NaOCl) por un periodo de 3-5 minutos (Correia y Figueiredo, 1997, Goldman, 2004). La acción degradante de la lejía debilitó las vértebras por lo que se decidió emplear una solución de peróxido de hidrógeno comercial (“Agua oxigenada Lasa”, cuya composición es H_2O_2 , 3.18 g, equivalente a 10.5 vol. de oxígeno, 0.35 g de alcohol 96° GL, 0.05 g de acetanilida y 100 ml de agua desmineralizada), en la cual se sumergieron las vértebras por un periodo de 5 minutos. Posteriormente se lavaron en agua corriente por 30 minutos, se secaron a temperatura ambiente y se almacenaron en seco.

Antes de proceder a cortar las vértebras se midió el diámetro empleando un vernier digital con una precisión de 0.1 mm. Dado que las vértebras de la raya de California no son completamente concéntricas se midieron dos diámetros: el diámetro corto (D_C) y el diámetro largo (D_L). Con el fin de determinar si las vértebras reflejan fielmente el crecimiento en talla del individuo (i.e., si hay una alta correlación entre su diámetro y la talla) se llevo a cabo un análisis de regresión lineal entre la longitud total (L_T) y el diámetro de las vértebras. Debido al pequeño tamaño de las vértebras, se realizaron cortes sagitales (longitudinales) de 3 vértebras de cada individuo con el fin de observar el patrón de bandas opacas y de bandas translúcidas y en caso de

que alguna fuera a destruirse en el proceso del cortado (Cailliet y Goldman, 2004). Los cortes se realizaron con la ayuda de una cortadora de baja velocidad ISOMET (marca Buehler), empleando cuchillas de punta de diamante de 4 pulgadas y de 16 cm de diámetro (modelo M3D220-N75M99-1/8). El grosor de los cortes fue entre 0.3 y 0.4 mm dependiendo del tamaño de las vértebras. Con el objeto de mejorar el contraste entre las bandas opacas y translúcidas los cortes sagitales se tiñeron con dos técnicas: 1) con rojo de alizarina y 2) cristal de violeta al 0.01% (técnica de Schwartz, 1983). En el caso del rojo de alizarina (“alizarin red”, marca Baker Analyzed), se preparó una solución saturada de rojo de alizarina con hidróxido de sodio al 0.1% (con una razón de 1:9). El exceso de colorante se eliminó con agua corriente y cada vértebra se sumergió posteriormente en una solución de peróxido de hidrógeno al 3% por 24 h. En el caso del cristal de violeta (violeta cristal gram, catalogo VCR-1000, lote 105083, 3%) los cortes o segmentos vertebrales se tiñeron por un periodo de 36 h, revisando el proceso de tinción cada 12 h. El periodo de tinción varió dependiendo del tamaño del corte. Se modificó la técnica de Schwartz (1993) ampliando el periodo de tinción (en la técnica original comprendía de 10-15 minutos de exposición al colorante). En el presente estudio, este periodo se amplió hasta 1.5 días, debido a la reducida coloración que presentaron los cortes vertebrales de *R. inornata* en tiempos cortos. Una vez teñidos los cortes vertebrales, estos se montaron en portaobjetos mediante un medio de montaje elaborado a base de xileno, llamado *Cytoseal*. Los cortes montados se pulieron utilizando un papel de lija de agua de grano fino (1000-1500 um) hasta encontrar la mejor definición de las bandas de crecimiento.

Las secciones vertebrales se examinaron empleando un microscopio estereoscópico marca Olympus con luz transmitida. Las mediciones de los radios vertebrales se realizaron con la ayuda de una reglilla micrométrica (conversión de 0.3 mm).

IV.2.3. Determinación de la edad

En cada uno de los cortes vertebrales, se identificaron las siguientes estructuras: 1) cuerpo calcáreo” (“corpus calcareum”) (CC); 2) intermedialia (IN); 3) foco (FOC); 4) anillo hialino o translúcido (AH); 5) anillo opaco (AO), y 6) marca de nacimiento (MN) (Fig. 44). Se hizo el supuesto de que la marca de nacimiento corresponde al evento de la eclosión de la cápsula. La marca de nacimiento se observa como un cambio en el ángulo del cuerpo calcáreo con respecto a la intermedialia (Matta y Gunderson, 2007). La marca de nacimiento no fue incluida en la estimación de la edad. Según Goldman (2004) y Cailliet y Goldman (2004) los anillos translúcidos corresponden a bandas estrechas que representan crecimiento lento, por lo general asociado al invierno. Las bandas o anillos opacos corresponden a bandas anchas que reflejan un crecimiento rápido y que por lo general se forman en verano. Según estos autores en las secciones vertebrales de los elasmobranquios, cada par de bandas que se extiende desde el brazo del cuerpo calcáreo (CC), atravesando la intermedialia (INT) hasta llegar al otro brazo opuesto del CC, representa un ciclo de crecimiento anual. Este criterio se empleó para definir y contar los anillos de crecimiento de *R. inornata*. Las estimaciones de edad se generaron contando las bandas translúcidas en las secciones vertebrales. Cada banda translúcida acompañada por una banda opaca fue considerada como un año (Matta y Gunderson, 2007).

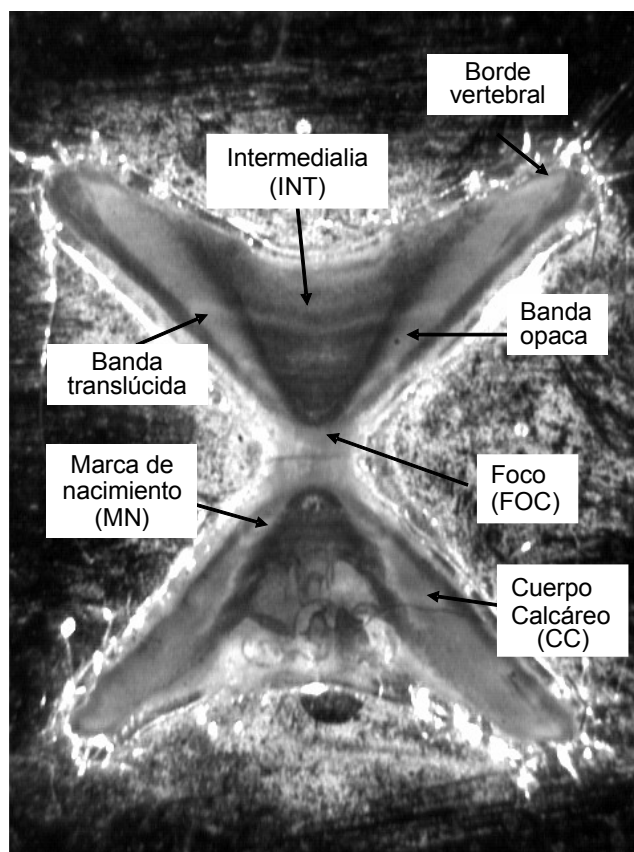


Figura 44. Corte transversal de un centro vertebral de un macho de 506 mm de L_T de *R. inornata*, mostrando las características morfológicas utilizadas para la determinación de la edad. Fotografía tomada bajo una magnificación de 13.25x.

IV.2.4. Desarrollo de protocolo de estimación de edad

Siguiendo la recomendación de Goldman (2004) de establecer un “protocolo de determinación de edad”, las secciones vertebrales fueron examinadas de forma preliminar con el fin de familiarizarse con el patrón de bandas de crecimiento presentes tanto en el cuerpo calcáreo así como en la intermedialia (Fig. 44). Esto permitió establecer el criterio para identificar las bandas hialinas y opacas. Las bandas hialinas fueron empleadas para realizar los conteos de anillos. Se procedió de igual forma para identificar la llamada “Marca de Nacimiento” (MN)

sobre los cuerpos calcáreos de los cortes sagitales. En el caso de *R. inornata*, un batoideo ovíparo, la MN esta asociada al evento de la eclosión del neonato de la cápsula previamente depositada en el sustrato. La MN por lo general se ubica por el “cambio de ángulo” que se observa en el cuerpo total de la vértebra o en la interface entre el CC y la INT, asociado a un anillo sobre el CC de los centros vertebrales cortados (Goldman, 2004) (Figura 44).

El segundo paso del protocolo fue evaluar la correspondencia entre los conteos de anillos de los lectores y estimar la precisión, así como probar la posible presencia de sesgos dentro y entre lectores después de que las determinaciones de edad hayan terminado (Goldman, 2004).

IV.2.5. Correspondencia de lecturas, precisión y sesgos

Tres lectores realizaron conteos de todos los cortes vertebrales de *R. inornata*. Cada uno de ellos realizó dos conteos independientes de las bandas hialinas sin contar con conocimiento previo de la talla, sexo o peso del ejemplar. Al contrastar los conteos de los lectores entre sí, en caso de discordancia se realizó una segunda lectura del centro vertebral de forma conjunta entre los lectores. En caso de persistir la falta de consenso se procedió a eliminar la muestra del estudio (Goldman, 2004). Se eliminaron 27 vértebras (secciones) por falta de acuerdo entre lectores.

IV.2.5.1. Pruebas estadísticas para comparar los conteos pares entre lectores

Se efectuó un análisis de regresión lineal simple entre los conteos de bandas del Lector 1 (eje de las abscisas) contra el Lector 2 (eje de las ordenadas), entre el Lector 1 y el Lector 3, y entre el Lector 2 contra el Lector 3, con el fin de detectar inconsistencias en las interpretaciones de las bandas o diferencias sistemáticas entre los Lectores (Campana, *et al.*, 1995). También se realizó una prueba pareada de “Student” entre las lecturas del Lector 1 y el Lector 2 y entre el

primero y el último lector. Por último, se condujo una prueba no paramétrica de pares iguales (empates de lecturas) de Wilcoxon con el mismo propósito (Campana, *et al.*, 1995).

Para comparar las estimaciones de edad entre los tres lectores, se elaboraron gráficas de diferencias de edades (“*age differences plots*”, Campana *et al.*, 1995), en las cuales se graficó la diferencia entre los conteos de los dos lectores (conteo del Lector 2 menos el conteo del Lector 1) como una función de la lectura del Lector 1. Estas gráficas sirven para identificar posibles diferencias sistemáticas entre los lectores en los conteos de las edades.

IV.2.5.2. Error promedio porcentual (*APE* por sus siglas en inglés)

Para evaluar la precisión en la determinación de la edad entre los lectores, se utilizó la técnica del Porcentaje de Error Promedio (denominado *APE* por sus siglas en inglés: *Average Percent Error*) propuesta por Beamish y Fournier (1981): donde N es el número de peces a los que se les determinó la edad; R es el número de veces que se determinó la edad. Sea X_{ij} la i -ésima lectura de edad del j -ésimo pez:

$$X_j = \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R X_{ij} \quad (6)$$

Donde: X_j es la edad promedio calculada para el j -ésimo pez

Luego

$$\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \quad (7)$$

La ecuación 2 es el error promedio en la lectura de la edad en el j -ésimo pez como fracción del promedio de los estimados de edad. Multiplicado por 100, se convierte en el porcentaje de error promedio para el j -ésimo pez

$$y \quad \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right] \quad (8)$$

Este índice del error promedio multiplicado por 100 es el índice del error promedio porcentual (*APE*). Cuanto más bajo el *APE*, más precisa es la estimación. Por lo tanto, el lector con el índice más bajo para un conjunto de determinaciones de edad en una o más especies podría ser considerado como más preciso (Beamish y Fournier, 1981).

IV.2.5.3. Coeficiente de variación (*CV*) e índice de precisión (*D*)

Chang (1982) propuso un índice alternativo partiendo del índice de Beamish y Fournier (1981) que proporciona una prueba estadística para la reproducibilidad de las lecturas entre los lectores. Específicamente Chang (1982) propuso que el coeficiente de variación (*CV*) puede ser empleado para probar estadísticamente la reproducibilidad de las lecturas entre los lectores. Dicho coeficiente es la desviación estándar dividida por el promedio y expresado en porcentaje. Puede ser obtenido reemplazando el promedio absoluto de la desviación del promedio aritmético de la edad en la ecuación (2) con la desviación estándar:

$$\text{Porque } CV \text{ es mayor que el } APE \text{ por } \frac{\left(\frac{\left(\sum X_{ij} - X_j \right)^2}{R(R-1)} \right)^{1/2}}{X_j}, \quad (9)$$

Los valores de V son siempre mayores que el APE . El error porcentual de cada observación que contribuye a la clase de edad promedio puede ser estimado por un índice de precisión (D), el cual se obtiene al dividir V entre $\sqrt{R}$. R es el número de veces que se determinó la edad (Sokal y Rohlf, 1969).

IV.2.5.4. Porcentaje de Acuerdo (Percent reader agreement, PA , por sus siglas en inglés)

Goldman (2004) propuso la siguiente técnica sencilla denominada “Porcentaje de Acuerdo” (PA) para estimar la precisión de las lecturas de un mismo lector y la de diferentes lectores:

$$PA = \left(\frac{LI}{LT} \right) \times 100 \quad (10)$$

Donde LI son el número total de lecturas iguales y LT el número total de lecturas realizadas para cada muestra. El PA se calculó 1) con las lecturas de un mismo lector y entre lectores utilizando todos los datos; 2) con las lecturas con concordancia de más o menos 1 año ($PA \pm 1$ año), 2 ($PA \pm 2$ años) y hasta 3 ($PA \pm 3$ años) dentro del mismo lector y entre lectores, 3) para cada lector y entre lectores con los datos ordenados por clases de tallas (con incrementos de 25 mm). Por último, se aplicó un análisis de regresión lineal para detectar sesgos entre lectores empleando como variables pareadas (X y Y) las lecturas de los distintos lectores (Campana *et al.* 1995). Se aplicó una prueba pareada de “Student” entre el lector 1 y 2, entre lector 1 y 3 y lector 2 y 3 para evaluar si habían diferencias significativas entre lectores.

IV.2.6. Análisis del borde del centro vertebral (Centrum Edge Analysis)

Se empleo un análisis del borde del centro vertebral para comparar la opacidad y la translucidad del borde de las vértebras de las rayas para identificar el patrón estacional en el crecimiento (Cailliet y Goldman, 2004). El borde de la vértebra fue categorizada empleando la clasificación propuesta por Yudin y Cailliet (1990): Grado 1 (*G1*), banda opaca formándose en el borde marginal de la vértebra, y Grado 2 (*G2*), banda estrecha translúcida en formación o ya formada sobre el borde marginal del centro vertebral.

Se empleó el análisis relativo de incremento marginal (“Relative Marginal Increment”, *RMI* por sus siglas en inglés, a veces también llamado Proporción o Tasa de Incremento Marginal, *MIR*, por sus siglas en inglés) para verificar la periodicidad temporal en la formación (depositación) de los anillos. El margen, o la distancia de crecimiento desde el último anillo hasta el borde del centro de crecimiento, fué dividido por el ancho del penúltimo anillo formado (Natanson *et al.*, 1995):

$$MIR = (RV - R_n) / (R_n - R_{n-1}) \quad (11)$$

Donde *MIR*= Proporción de Incremento Marginal; *RV*= radio vertebral; R_n = radio de la última banda de crecimiento completa y R_{n-1} = radio del penúltimo anillo completo (Fig. 45). Posteriormente los valores de *MIR* fueron agrupados por el mes de captura y el promedio mensual fue calculado y graficado contra el mes de captura. Para evaluar si habían diferencias en el *MIR* promedio entre meses se llevó a cabo un ANOVA no paramétrico de un factor (Kruskal-Wallis) (Cailliet *et al.*, 2006).

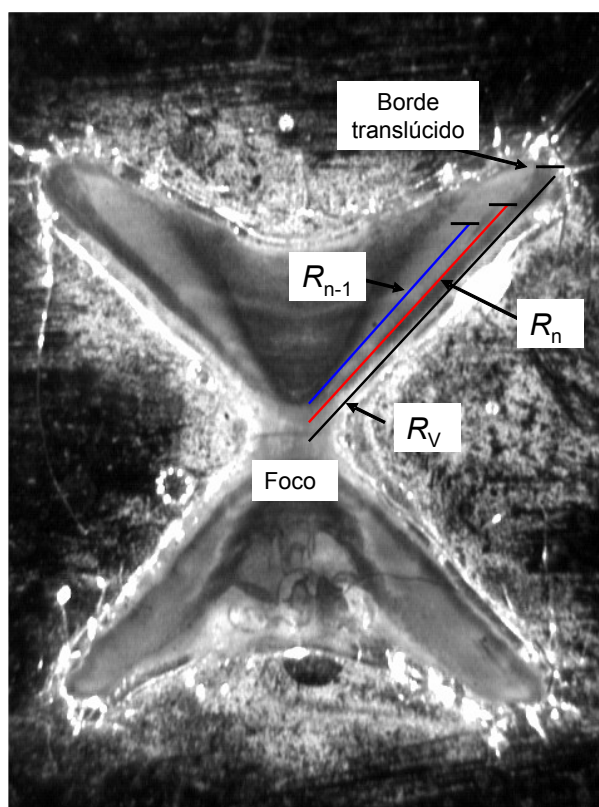


Figura 45. Representación esquemática del cálculo de la razón del incremento marginal de la vértebra (*MIR*) en *Raja inornata*; R_v = radio vertebral, R_n = distancia entre el foco y la última banda translúcida, R_{n-1} = distancia entre el foco y la penúltima banda translúcida. Fotografía con una magnificación de 13.25x.

IV.2.7. Modelos de crecimiento.

Para describir el crecimiento de *Raja inornata* se emplearon cuatro funciones de crecimiento que son comúnmente utilizadas para describir el crecimiento en los elasmobranquios. Esto con el objeto de encontrar el mejor ajuste estadístico a los datos de longitud y edad y la curva que mejor describa el crecimiento en esta especie. Las funciones fueron: 1) la función o modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938); 2) el modelo de crecimiento de von Bertalanffy que incorpora la talla de nacimiento (L_0) de Fabens (1965); 3) el

modelo de Gompertz que incorpora L_0 , y el 4) modelo logístico. Los parámetros de los modelos de crecimiento fueron estimados mediante la regresión no lineal de mínimos cuadrados, que utiliza el método de Gauss-Newton de la rutina SAS PROC NLIN (SAS, 1988) y la desarrollada para EXCEL por Haddon (2001). Para evaluar el modelo de crecimiento que mejor ajuste presento para los datos de edad y longitud de *R. inornata* se evaluó el coeficiente de múltiple determinación (r^2) y el error cuadrado medio (MSE , por sus siglas en inglés) (Cailliet *et al.*, 2006).

IV.2.7.1 Función de crecimiento de von Bertalanffy

La función de crecimiento de von Bertalanffy ($FCVB$) ha sido ampliamente utilizada desde su introducción en la ciencia pesquera por Beverton y Holt (1957). Este modelo también ha sido frecuentemente utilizado en los estudios de crecimiento de numerosas especies de elasmobranquios, incluyendo algunas especies de Rájidos (Cailliet, 1990, Cailliet y Goldman, 2004, Gallagher, *et al.* 2005a). Aunque ha recibido fuertes críticas por años, es la función de crecimiento más utilizada en la biología pesquera actual (Haddon, 2001). Este modelo mantiene su atractivo, en parte, porque esta basado en la premisa biológica de que el tamaño de un organismo en cualquier momento depende del resultado de dos fuerzas opositoras: el anabolismo y el catabolismo:

$$L_t = L_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)}\right) \quad (12)$$

Donde L_t es la longitud del individuo a la edad t ; L_∞ es la longitud promedio máxima asintótica que puede alcanzar la especie, K , es el coeficiente de crecimiento que determina que tan rápido se alcanza la máxima talla y t_0 es la edad hipotética a la cual la especie tiene una longitud igual a cero (von Bertalanffy, 1938). La curva de ajuste representa la tasa de

crecimiento promedio de la población (por ejemplo, el coeficiente de Brody “ K ” es descrito como la tasa promedio a la cual un organismo dentro de la población alcanza su máxima talla o tamaño a partir de su longitud de nacimiento) (Goldman, 2004). Con estos parámetros se estima la talla de nacimiento (L_0) mediante la ecuación :

$$L_0 = (1 - e^{-Kt_0}) \quad (13)$$

Esto permite calcular el valor estimado de L_0 con la talla de nacimiento reportada para *R. inornata* para evaluar si el modelo de von Bertalanffy representa adecuadamente el patrón de crecimiento de la especie (Goldman y Cailliet, 2004 y Cailliet *et al.*, 2006).

IV.2.7.2. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy incorporando la talla de nacimiento (Fabens, 1965)

Algunos investigadores sugieren que en lugar de t_0 se emplee un estimado de la longitud de nacimiento (L_0) en la ecuación de von Bertalanffy, ya que representa una caracterización más robusta del patrón de crecimiento (Carlson *et al.*, 2003). Este método fue inicialmente introducido por Fabens (1965). Esta modificación ha proporcionado estimaciones de parámetros más realistas para algunas especies cuando el tamaño de muestra es pequeño (Goosen y Smale, 1997), así como resultados extremadamente similares a los del modelo de von Bertalanffy cuando el tamaño de muestra es el adecuado (Carlson *et al.*, 2003). La ecuación de Fabens (1965) es:

$$L_t = L_\infty (1 - be^{-Kt}) = L_\infty - (L_\infty - L_0) e^{-Kt}, \quad (14)$$

$$b = (L_{\infty} - L_0) / L_{\infty} = e^{t_0} \quad (15)$$

donde L_0 es la longitud de nacimiento.

IV.2.7.3. Modelo de Gompertz

Otra curva empleada para describir el crecimiento en peces es de Gompertz:

$$W_t = W_0 e^{G(1 - e^{-gt})} \quad (16)$$

Donde W_t es el peso en el tiempo t , medido a partir del tiempo t_0 cuando el pez debe tener un peso de cero W_0 ; G es la tasa instantánea de crecimiento al tiempo t_0 y g describe la tasa de disminución de G . La función de crecimiento de Gompertz describe un crecimiento sigmoideal con una asíntota inferior y una superior, similar al del modelo logístico. La asíntota inferior no tiene valor en la descripción del crecimiento, por lo cual solo la información derivada del resto de la curva es utilizada (Ricker, 1975). La tasa instantánea de crecimiento del modelo de Gompertz es proporcional a la diferencia entre los logaritmos del ancho del disco o longitud asíntótica y el actual ancho de disco o longitud (Ricker, 1975). Este modelo de crecimiento también puede ser ajustado utilizando longitudes. Este modelo de crecimiento ha sido empleado con regularidad en las rayas y en rayas de aguijón (Mollet *et al.*, 2002) y puede ser un modelo más adecuado que el de von Bertalanffy para los elasmobranquios que nacen de huevo. Siguiendo a Mollet *et al.* (2002), el modelo es expresado siguiendo a como:

$$L_t = L_0 (e^{G(1 - e^{-kt})}) \quad (17)$$

Donde $G = \ln(L_{\infty} / L_0)$

L_0 es la talla de nacimiento, L_∞ es la talla máxima, k es el coeficiente de crecimiento y t es la edad.

IV.2.7.4. Modelo Logístico.

Este modelo de crecimiento define una curva de tipo sigmoideal similar al de Gompertz. El modelo que se usó es el propuesto por McFarlane y King (2006):

$$L_t = L_a (1/1 + ((L_a - L_0)/L_0) e^{-rt}) \quad (18)$$

Donde L_a es la longitud total asintótica, r el coeficiente de crecimiento logístico, y L_0 es la longitud total ajustada al momento del nacimiento.

IV.2.7.5. Comparación de curvas de crecimiento entre sexos

Para comparar si las curvas de crecimiento estimadas para hembras y machos de *R. inornata* son estadísticamente diferentes se empleo el método de Chen (1992) llamado “*Analisis de la Suma de Cuadrados Residuales*” o (ARSS por sus siglas en inglés) (Haddon, 2001):

$$F = \frac{\frac{RSS_p - \sum RSS_i}{DF_p - \sum DF_i}}{\frac{\sum RSS_i}{\sum DF_i}} = \frac{\frac{RSS_p - \sum RSS_i}{3.(K - 1)}}{\frac{\sum RSS_i}{N - 3.K}} \quad (19)$$

Donde F es el estadístico de Fisher, con $3 (K - 1)$ y $(N - 3 K)$ grados de libertad.

IV.3 RESULTADOS

IV.3.1 Mediciones morfométricas.

De las 253 secciones vertebrales de individuos de *R. inornata*, se emplearon 104 vértebras para la determinación de la edad, de las cuales 38 fueron de machos (intervalo de tallas de 256-585 mm; talla promedio de 478.4 ± 11.5 mm de longitud total, L_T), y de 66 de hembras (255-670 mm de L_T , talla promedio de 532.9 ± 9.3 mm L_T). En la Figura 46 se presentan los histogramas de frecuencias de las tallas mensuales de de *R. inornata* (hembras, machos y por sexos agregados) de la muestra examinada en el presente estudio. En todos meses del estudio, las muestras estuvieron dominadas por individuos maduros de ambos sexos. En noviembre del 2003 y marzo del 2004, se documentó la mayor presencia de rayas inferiores a los 400 mm de L_T .

En la Tabla XIII se presentan las estadísticas descriptivas por mes de muestreo de todos los individuos de *R. inornata* examinados en el presente estudio. La longitud total (L_T), el ancho de disco (A_D) y la masa corporal (P) presentaron una significativa correlación tanto en hembras como en machos, y también cuando se agruparon los datos de ambos sexos (todas las relaciones presentaron coeficientes de determinación superiores a 0.90). La Tabla XIV presenta las estadísticas descriptivas de las rayas utilizadas en las estimaciones de edad.

IV.3.2. Análisis vertebrales.

La examinación a simple vista de las vértebras torácicas de *R. inornata* extraídas para la determinación de edad y crecimiento demostró la existencia de bandas opacas y bandas translúcidas sobre los centros vertebrales. Los cortes longitudinales de las vertebrales corroboraron la presencia de bandas translúcidas y opacas que recorren la línea concéntrica hialina y una línea concéntrica opaca. Se interpretó como “banda” a una línea concéntrica hialina

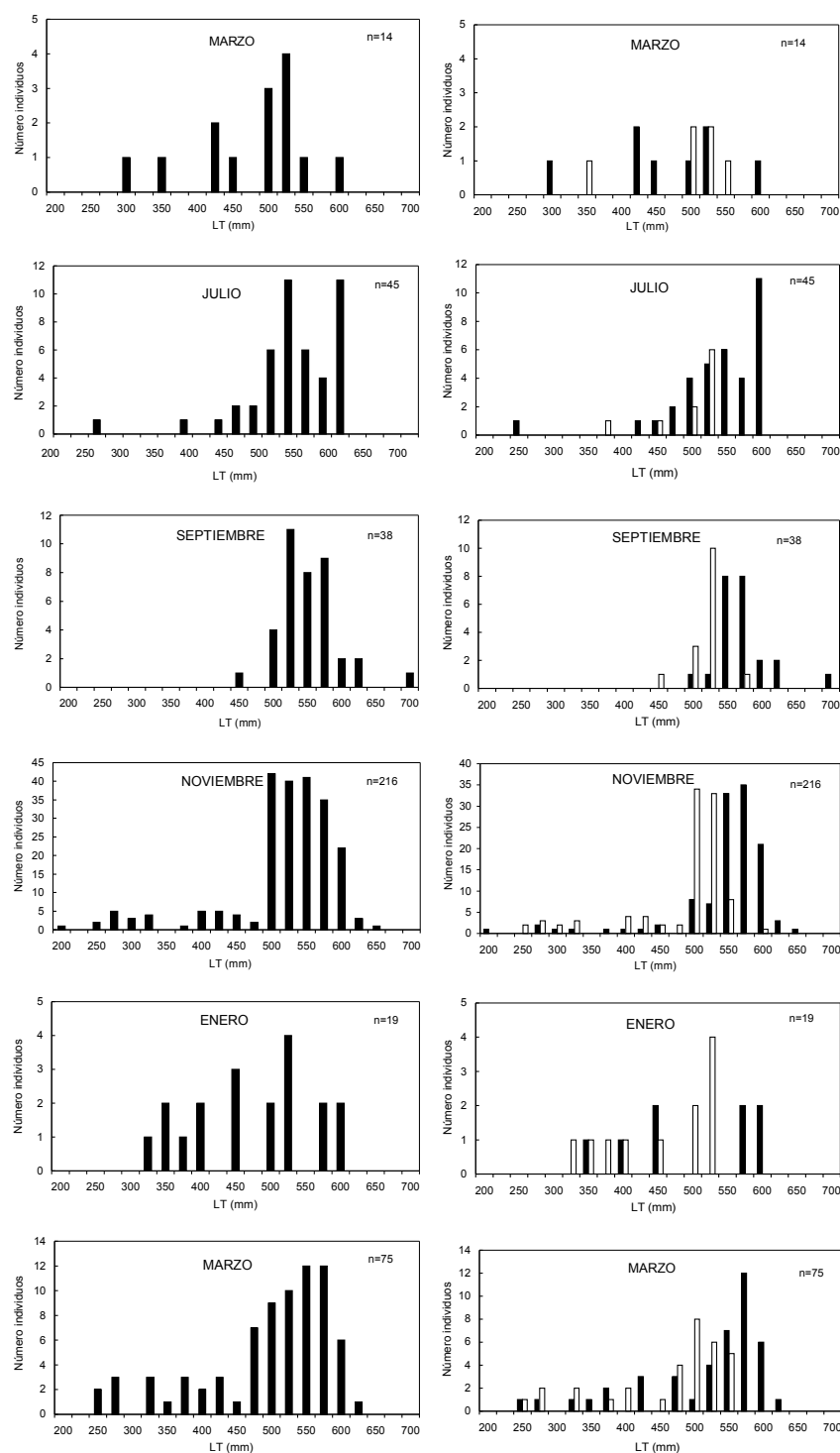


Figura 46. Frecuencia de tallas (mm) mensuales de *R. inornata* por sexos agregados (columna de histogramas de la izquierda, barras sólidas) y por sexos separados (hembras barras sólidas, machos barras abiertas) de las muestras recolectadas en el periodo comprendido marzo del 2003 – abril 2004.

Tabla XIII. Estadísticas descriptivas de las tallas de hembras, machos y sexos agregados de *R. inornata* por mes.

<i>Estadísticas</i>	<i>Marzo</i>	<i>Julio</i>	<i>Agosto</i>	<i>Septiembre</i>	<i>Noviembre</i>	<i>Enero</i>	<i>Marzo</i>	<i>Abril</i>
<i>descriptivas</i>	<i>2003</i>			<i>2004</i>				
<i>Hembras</i>								
Promedio $\pm$	457.12 $\pm$ 31.9	531.22 $\pm$ 12.18	546 $\pm$	560.69 $\pm$	534.21 $\pm$	442.77 $\pm$	506.39 $\pm$	307.33 $\pm$
EE* (mm)			7.02	8.19	7.30	55.11	14.23	40.81
Desviación	79.59	72.09	12.16	39.28	79.63	165.35	93.32	70.69
estándar								
Intervalo tallas	294-590	234-600	538-560	492-690	171-650	77-594	234-615	226-354
(mm)								
n	14	35	3	23	119	9	43	3
<i>Machos</i>								
Promedio $\pm$	476.66 $\pm$ 28.2	485.9 $\pm$ 16.47	502	502.66 $\pm$	473.75 $\pm$	413.08 $\pm$	454.03 $\pm$	486.5 $\pm$
EE* (mm)				6.22	7.68	35.11	15.60	6.5
Desviación	69.18	52.09		24.10	76.07	121.63	88.30	9.19
estándar								
Intervalo tallas	340-530	352-524	502	445-560	228-585	103-525	227-540	480-493
(mm)								
n	6	10	1	15	98	12	32	2
<i>Sexos</i>								
<i>agregados</i>								
Promedio $\pm$	465.5 $\pm$ 21.2	521.15 $\pm$ 10.47	535 $\pm$	537.78 $\pm$	506.90 $\pm$	425.80 $\pm$	484.05 $\pm$	379.0 $\pm$
EE* (mm)			12.06	7.18	5.66	30.31	10.88	49.29
Desviación	79.59	70.24	24.13	44.31	83.50	138.92	94.28	110.22
estándar								
Intervalo tallas	294-590	234-600	502-560	445-690	171-650	77-594	227-615	226-493
(mm)								
n	14	45	4	38	217	21	75	5

* EE: error estándar del promedio.

Tabla XIV. Estadísticas descriptivas de las tallas de hembras y machos de *R. inornata* utilizados en las estimaciones de edad.

<i>Estadísticos</i>	<i>Hembras</i>	<i>Machos</i>
<i>descriptivos</i>		
Número muestras	62	39
Promedio $\pm$ EE* (mm)	526.7 $\pm$ 10.7	483.7 $\pm$ 10.5
Moda	550	502
Mediana	555	502
Desv. estándar	84.5	66.1
Intervalo de tallas (mm)	250-670	270-585

* Error estándar del promedio.

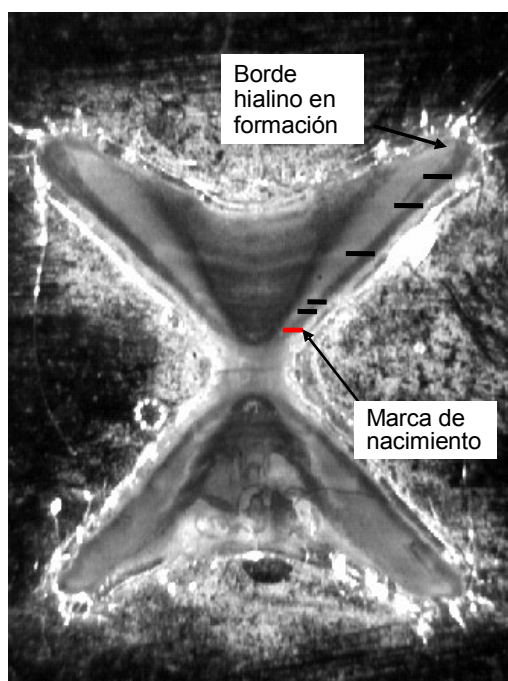


Figura 47. Sección transversal de una vértebra de un macho de *R. inornata* de 506 mm LT, capturado el 13 de septiembre del 2003, con una edad estimada de 5+ años. Fotografía con una magnificación de 13.25x.

mientras que una banda hialina y una opaca se interpretaron como un “anillo” (Fig. 47). En la mayoría de las secciones vertebrales, también se observaron varias líneas más estrechas o finas dentro de la banda hialina.

Las vértebras de *R. inornata* no son totalmente concéntricas, a diferencia de las vértebras de otros elasmobranquios, como los tiburones (Cailliet *et al.*, 1983). A partir de la extracción de las columnas vertebrales completas y la medición del diámetro vertebral (D_v) de cada una de las vértebras de 3 machos (476, 502 y 506 mm L_T) y una hembra (565 mm) se confirmó que las vértebras más grandes en diámetro eran precisamente las torácicas, entre la número 10 y la 20 (Fig. 48).

Considerando la forma irregular de las vértebras, se registraron dos diámetros, el “menor” y el “mayor”. Las dos evaluaciones lineales entre el diámetro vertebral (D_V) (mayor, $D_{V\text{mayor}}$ y menor, $D_{V\text{menor}}$) y la longitud total (L_T) de las rayas rindieron relaciones con un bajo coeficiente de determinación (r^2). Sin embargo, se rechazó la hipótesis nula de pendientes iguales a cero (L_T - $D_{V\text{mayor}}$, $F_{(1, 214)} = 93.69$, $P = 0.000$; L_T - $D_{V\text{menor}}$, $F_{(1, 214)} = 102.91$, $P = 0.000$), esto es,

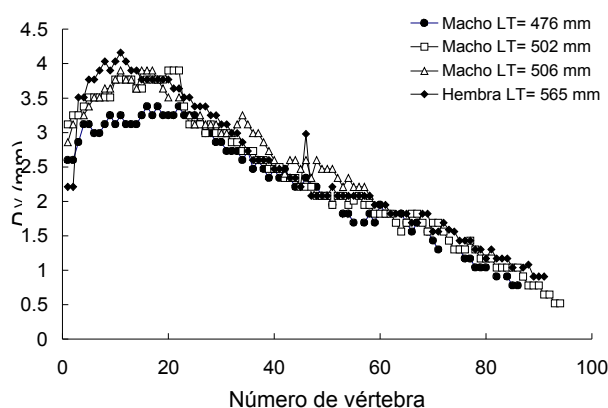


Figura 48. Diámetro “mayor” (D_V) en mm de cada una de las vértebras de la columna vertebral de cuatro individuos de *R. inornata*. La numeración de las vértebras inicio a partir de la primera vértebra cervical.

existe alguna relación entre el diámetro de la vértebra y la L_T (Fig. 49A). Los resultados del análisis de covarianza indicaron que no hubo una diferencia significativa entre la relación L_T - $D_{V\text{mayor}}$ y L_T - $D_{V\text{menor}}$ ($F_{(1, 428)} = 0.142$, $P = 0.706$). La relación lineal entre el radio vertebral (R_V) y la L_T de *R. inornata* fue significativa ($F_{(1, 67)} = 217.43$, $P < 0.000$, $F_{(1, 42)} = 39.455$, $P < 0.000$) para hembras y machos, respectivamente (Fig. 49B). El ANCOVA demostró que no existen diferencias significativas entre ambas relaciones ($F_{(113)} = 2.715$, $P = 0.102$), por lo que independientemente de la forma de la vértebra, esta guarda una relación lineal con respecto a la L_T .

IV.3.2.1. Correspondencia y precisión en las lecturas

IV.3.2.1.1. Análisis estadísticos para la evaluación de consistencia en las lecturas

Las gráficas de estimaciones de edades del Lector 1 y el Lector 2 así como la del Lector 1 vs el Lector 3, sugieren la presencia de diferencias sistematicas en el conteo de las bandas de crecimiento, siendo más pronunciadas entre el Lector 1 y el Lector 3. El Lector 1 esta sobrestimando sistemáticamente la edad (cuenta más bandas en las vértebras) (Fig. 50A y B).

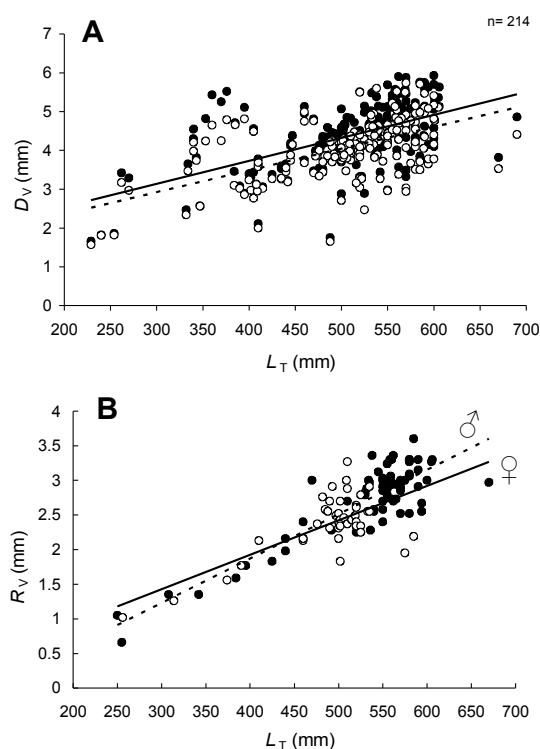


Figura 49. Relaciones entre las dimensiones de las vértebras y la longitud total de los individuos de *R. inornata*; A) regresión entre los diámetros mayor y menor y la L_T , $DV_{mayor} = 0.005 * L_T + 1.35$, $r^2 = 0.30$; $DV_{menor} = 0.005 * L_T + 1.24$, $r^2 = 0.32$. Símbología DV_{mayor} (●), DV_{menor} (○). B) Relación entre el radio vertebral (R_V) y la L_T de hembras y machos, hembras $R_V =$

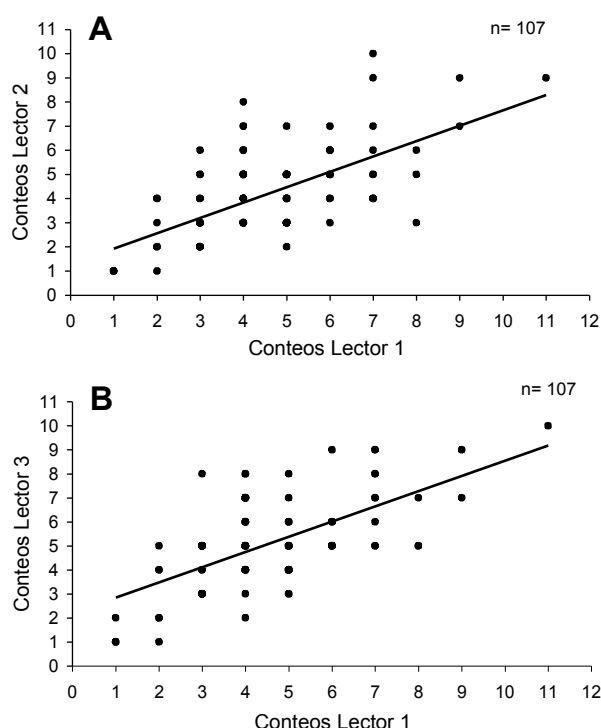


Figura 50. Gráficas de detección de sesgos en las lecturas de edad entre Lectores. A) Comparación de la estimación de edad del Lector 1 vs Lector 2, $y = 0.6375x + 1.28$, $r^2 = 0.39$; B) Comparación de la estimación de la edad entre Lector 1 y Lector 3, $y = 0.6326x + 2.21$, $r^2 = 0.37$.

$0.0064 * L_T - 0.68$, $r^2 = 0.76$, machos, $R_V = 0.005 * L_T - 0.05$, $r^2 = 0.48$. Simbología, hembras (●), machos (○).

La prueba de t para muestras pareadas entre el Lector 1 y el Lector 2, y entre el Lector 1 y el Lector 3, resultaron estadísticamente distintas ($t_{0.05(2), 106} = 2.38$, $P < 0.05$; $t_{0.05(2), 106} = 3.58$, $P < 0.05$). La prueba no paramétrica de Wilcoxon de dos muestras dependientes entre las dos parejas de Lectores también fueron significativamente diferentes ($T_{0.05(2), 107} = 927$, $P < 0.05$; $T_{0.05(2), 107} = 799$, $P < 0.05$). La comparación entre las lecturas del Lector 1 (el autor del estudio) con las de los dos Lectores restantes fueron distintas estadísticamente. En la Tabla XV se presentan los resultados de las pruebas estadísticas sobre los conteos de edad pareados entre lectores.

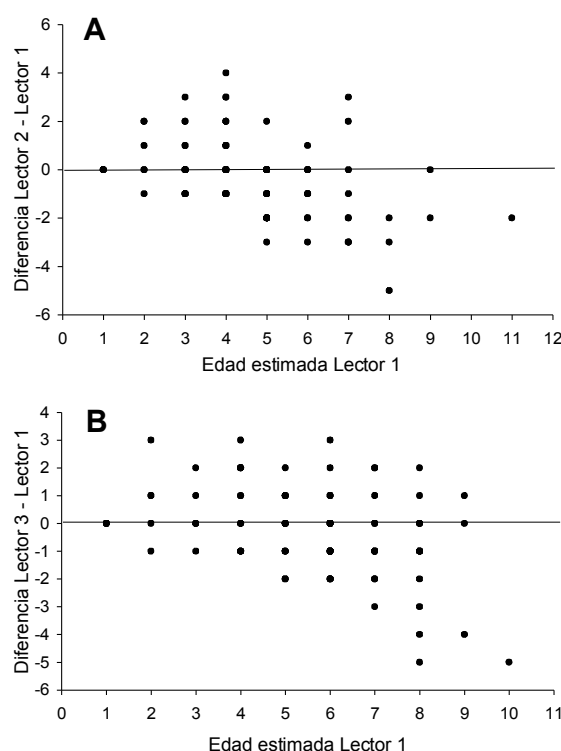


Figura 51. Diferencias (años) en los estimados de edad entre las lecturas de dos lectores. Cada punto representa una o más observaciones de un individuo. A) Diferencias en las estimaciones de edad entre el Lector 1 y el Lector 2; B) Diferencias en la determinación de edad entre el Lector 1 y el Lector 3.

IV.3.2.1.2. Índices de precisión de lecturas.

En la Tabla XVI se presentan los índices de precisión de *APE*, *CV* y *D* calculados con las estimaciones de edad de los tres lectores. Valores bajos de *APE* y del *CV* indican baja variabilidad en las estimaciones (lecturas) de edad, mientras que un valor alto de *D* implica mayor precisión o repetibilidad en las estimaciones de edad realizadas por los lectores. El lector que presentó el menor *APE* fue el tercero con, 8.18% y el que presento menos variabilidad en sus estimaciones de edad. Sin embargo el lector que tuvo mayor grado de repetibilidad (*D*) en sus estimaciones de edad fue el lector 1 (0.136).

El Porcentaje de Acuerdo (*PA*) entre lectores se enlista en la Tabla XVII. El lector que presento el mayor porcentaje de acuerdo en las tres estimaciones de edad fue el tercero con

Tabla XV. Pruebas estadísticas de comparación de las estimaciones de edad realizadas por diferentes lectores. Los términos del error corresponden al 95% del límite de confianza.

Estadísticos	Lector 2 <i>versus</i> Lector 1 n= 107	Lector 3 <i>versus</i> Lector 1 n= 107
<i>Regresión</i>		
Pendiente	0.637 ± 0.07	0.632 ± 0.07
<i>P</i>	<0.001	<0.001
Intercepto	1.28 ± 0.37	2.21 ± 0.38
<i>P</i>	<0.001	<0.001
<i>Prueba t para muestras pareadas</i>		
Diferencia promedio entre pares	0.35 ± 0.14	0.55 ± 0.15
<i>P</i>	0.019	<0.001
<i>Prueba de Wilcoxon</i>		
Intervalos positivos	23	48
Intervalos negativos	49	28
Empates	35	31
<i>P</i>	0.003	0.029

39.3%, seguido del segundo, con 32.7%. El mayor porcentaje de acuerdo en las estimaciones de edad se alcanzo con +/- 3 años de diferencia en el Lector 3 con 99.1%. La pareja de lectores que presento el mayor porcentaje de acuerdo en las lecturas fueron el Lector 1 y el Lector 2 (L1A *versus* L2A), para la primera ronda de lecturas (A), con 31.7, seguido por la pareja entre el Lector 1 y el Lector 3 (L1B *versus* L3B) para la segunda ronda de lecturas (B), con 30 (Tabla XVII). El *PA* se incremento notablemente (más del doble) al adicionar la diferencia de 1 año (*PA*+/- 1 año) en las lecturas).

El *PA* también se calculo por grupos de tallas de 25 mm cada una, a partir de los 250 mm hasta los 625 mm. Los mayores porcentajes de acuerdo en la primera lectura se generaron en las lecturas de las rayas con tallas < 450 mm (Tabla XVIII). Por arriba de esa talla no se presentaron *PA* de 100% incluso en lecturas con diferencias de 3 años (*PA* ± 3 años). Los valores de *PA* total para ± 0, ± 1 año, ± 2 años, ± 3 años, fueron 28.9, 62.6, 87.1 y 97.2 respectivamente

Tabla XVI. Valores de los índices de precisión *APE*, *CV* y *D* calculados para las lecturas realizadas en las vértebras de *R. inornata*.

	<i>APE</i>	<i>CV</i>	<i>D</i>
Lector 1	13.68	19.3	0.136
Lector 2	15.17	21.4	0.107
Lector 3	8.18	11.5	0.057

Tabla XVII. Porcentaje de acuerdo en las lecturas de crecimiento dentro de Lectores.

	<i>Lector 1</i>	<i>Lector 2</i>	<i>Lector 3</i>
<i>PA</i>	26.2	32.7	39.3
<i>PA</i> +/- 1 año	65.4	71.0	80.4
<i>PA</i> +/- 2 años	83.2	88.8	98.1
<i>PA</i> +/- 3 años	91.6	93.5	99.1

Para la segunda lectura de las vértebras el comportamiento fue similar, los mayores acuerdos entre Lectores se dieron en las tallas inferiores a los 450 mm (Tabla XX), sin embargo los índices del *PA* total fueron inferiores. De tal forma que la primer lectura fue la empleada para la determinación de la edad de *R. inornata*. La gráfica de sesgos de determinación de la edad entre las edades promedio estimadas por el Lector 2 y la edad estimada por el Lector 1 no demostraron sesgos apreciables en las edades tempranas, pero si en las edades mayores a los 5 años (Fig. 52A). En la misma gráfica pero entre el Lector 3 y el Lector 1, el patrón es inverso, un sesgo presente en las edades iniciales y una concordancia mayor en las intermedias (Fig. 52B).

Tabla XVIII. Porcentaje de acuerdo entre las tres parejas de Lectores.

	<i>L1A</i> vs	<i>L1A</i> vs	<i>L1B</i> vs	<i>L1B</i> vs	<i>L2A</i> vs	<i>L2B</i> vs
	<i>L2A</i>	<i>L3A</i>	<i>L2B</i>	<i>L3B</i>	<i>L3A</i>	<i>L3B</i>
<i>PA</i>	31.7	27.1	19.6	28	24.2	17.7

$PA \pm 1$ año	65.4	62.6	44.8	72	59.8	47.6
$PA \pm 2$ años	88.7	97.1	70	91.5	85.9	71.9
$PA \pm 3$ años	98.1	97.1	82.2	96.2	95.3	83.1

IV.3.2.2. Análisis del Incremento Marginal

Durante la examinación del borde vertebral de los cortes sagitales fue difícil distinguir con claridad el tipo de borde que presentaba, si era opaco o translúcido, porque en los bordes se observo restos de tejido conectivo teñidos intensamente por el Cristal de Violeta. Por esta razón no fue posible caracterizar con precisión el grado de formación de los bordes hialinos. Sin embargo se caracterizó si el borde era opaco (*G1*) o translúcido (*G2*). De los 101 cortes vertebrales que fueron caracterizados por su tipo de borde, el 78.2% correspondieron a bordes translúcidos. La gráfica del porcentaje mensual de los dos tipos de borde, mostraron que los denominados *G2* (los bordes hialinos) tuvieron una mayor representatividad en los meses de otoño e invierno (marzo 2003, y noviembre 2003-enero 2004) (Fig. 53). La cantidad de bordes opacos (*G1*) fue notablemente reducida, siendo noviembre el mes que más bordes opacos presento. En la Fig. 53 se incorpora también la razón del incremento marginal (*MIR*) mensual calculado solo para 7 meses del periodo de estudio para *R. inornata*, aunque en febrero del 2003 solo se obtuvieron datos de dos individuos. Los mayores valores de *MIR* se calcularon para los

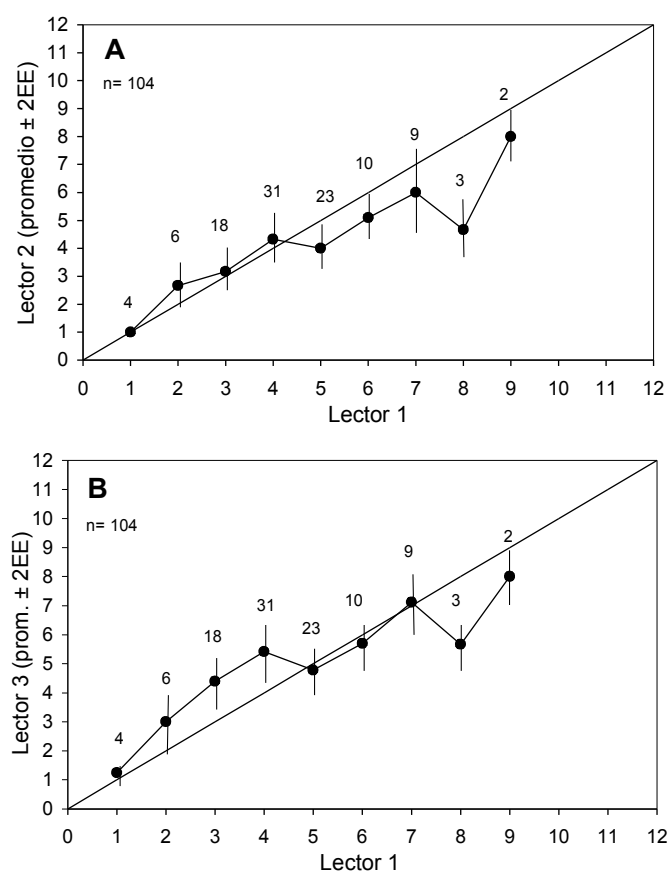


Figura 52. Gráficas de sesgos para la comparación de la determinación de la edad entre lectores. A) Comparación entre el promedio de las edades del Lector 2 y la edad del Lector 1; B) Comparación entre el promedio de las edades del Lector 3 y la edad del Lector 1. El tamaño de muestra se enlista arriba de cada promedio de edad, con barras de error que representan 2 veces el error estándar.

meses de enero 2004, marzo 2003 y noviembre 2003 (1.33, 0.98 y 0.95 respectivamente, los mismos meses en que se presentaron el mayor número de bordes hialinos (Fig. 53). El análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis corroboró las diferencias estadísticas entre los valores promedio por mes del *MIR* ($H_{(5,99)} = 13.89$, $P < 0.05$). En este análisis no se incluyó al mes de febrero, porque solo se obtuvieron mediciones del borde de 2 rayas. Los valores que contribuyeron a estas diferencias fueron los meses de marzo, noviembre del 2003 y marzo del 2004. Las comparaciones entre los valores mensuales del *MIR* que no fueron significativamente

Tabla XIX. Porcentaje de acuerdo (*PA*) entre intervalos de tallas de individuos de ambos sexos de *R. inornata* para la 1ra lectura

Intervalo de	No.	# Iguales	# Iguales	# Iguales	# Iguales	PA	PA ± 1	PA ± 2	PA ± 3
tallas (mm)	total de		± 1	± 2	± 3				
	lecturas								
250-275	12	8	10	12	-	66.7	83.3	100	-
275.1-300	-	-	-	-	-	-	-	-	-
300.1-325	6	2	4	5-	6	33.3	66.7	83.3-	100
325.1-350	6	1	4	-	6	16.7	66.7	-	100
350.1-375	3	3	-	-	-	100	-	-	-
375.1-400	9	7	9	-	-	77.8	100	-	-
400.1-425	6	4	6	-	-	66.7	100	-	-
425.1-450	6	6	-	-	-	100	--	-	-
450.1-475	9	-	5	8	9	-	56.6	88.9	100
475.1-500	39	12	24	35	36	30.8	61.5-	89.7	92.3
500.1-525	60	17	41	56	60	28.3	68.3	93.3	100
525.1-550	57	9	31	45	53	15.8	54.4	78.9	93
550.1-575	63	14	33	52	61	22.2	52.4	82.5	96.8
575.1-600	39	8	22	33	39	20.5	56.4	84.6	100
600.1-625	3	1	3-	-	-	33.3	-	100	-
n=	318	92		-					
PA						28.9	62.6	87.1	97.2

diferentes son los de julio-agosto, julio-septiembre, agosto-septiembre (Tabla XXI). El valor más alto del *MIR* en el mes de enero del 2004 sugiere que la formación de la banda hialina ocurre a finales del año, por lo que la formación de un anillo constituido por una banda opca y una translúcida puede ser anual.

Tabla XX. Porcentaje de acuerdo (*PA*) entre intervalos de tallas de individuos de ambos sexos de *R. inornata* para la 2da lectura.

Intervalo de	No.	# Iguales	# Iguales	# Iguales	# Iguales	PA	PA ± 1	PA ± 2	PA ± 3
tallas (mm)	total de		± 1	± 2	± 3				
	lecturas								
250-275	12	10	12	-	-	83.3	100	-	-
275.1-300	-			-	-		-	-	-
300.1-325	6	4	6	-	-	66.7	100	-	-
325.1-350	6	4	6	-	-	66.7	100	-	-
350.1-375	3	-	2	3	-	-	66.7	100	-
375.1-400	9	4	8	9	-	44.4	88.9	100	-
400.1-425	6	4	6	-	-	66.7	100	-	-

425.1-450	6	-	2	4	6	-	33.3	66.7	100
450.1-475	9	3	7	-	9	33.3	77.8	-	100
475.1-500	39	4	20	28	33	10.3	51.3	71.8	84.6
500.1-525	60	9	34	46	51	15	56.7	76.7	85.0
525.1-550	57	10	25	42	46	17.5	43.9	73.7	80.7
550.1-575	63	13	33	48	56	20.6	52.4	76.2	85.7
575.1-600	39	7	14	24	32	17.9	35.9	61.5	82.1
600.1-625	3	1	-	3	-	33.3	-	100	-
<i>n</i> =	318	73							
PA						22.9	55.3	76.7	86.8

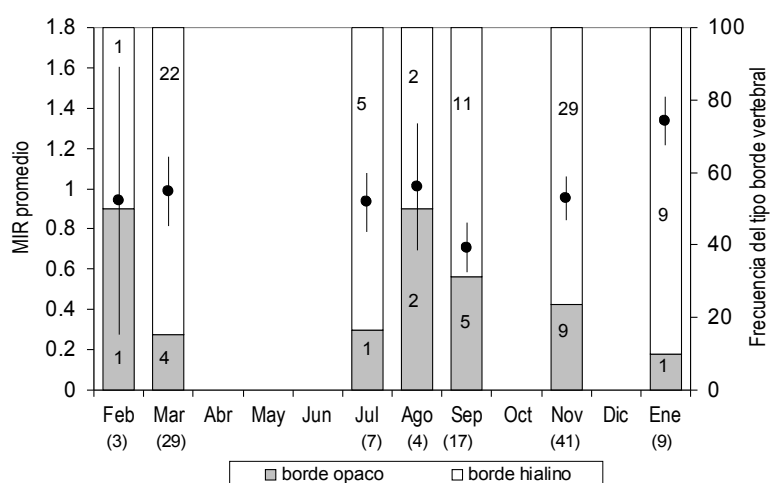


Figura 53. Variación mensual entre el tipo de bordes ($n = 101$) y el promedio mensual de la razón del incremento marginal (*MIR*, por sus siglas en inglés) ± 1 error estándar ($n = 110$) calculado para sexos agregados de la raya de California, *R. inornata*. Los valores dentro de las barras del histograma representan el número de muestras incluidas en la caracterización del tipo de borde. Los valores dentro de los paréntesis ubicados debajo del eje de la x, son el tamaño de muestra utilizado para el cálculo del *MIR* mensual.

Tabla XXI. Promedio mensual de la razón del incremento marginal (*MIR*) y su error estándar.

Meses	MIR promedio	Error estándar
Marzo-2003	0.72	0.09
Julio	0.84	0.19
Agosto	1.0	0.24
Septiembre	0.65	0.12
Noviembre	0.83	0.07
Enero-2004	1.33	0.16

IV.3.2.3. Modelos de crecimiento.

Las edades calculadas a partir de las lecturas de las bandas hialinas de crecimiento y las tallas promedio correspondientes (para hembras, machos y sexos agregados de *R. inornata*) se presentan en la Tabla XXII. Los datos de longitud a la edad X se ajustaron primero al modelo crecimiento de von Bertalanffy” (*FCVB*) empleando la rutina del paquete Simple Growth (Pisces Conservation LTD, 2005), con el cual se generaron valores iniciales para los tres parámetros de la *FCVB*: hembras: $L_{\infty} = 587.0$ mm, $k = 0.39$ y $t_0 = -1.7$; machos, $L_{\infty} = 546.6$ mm, $k = 0.44$ y $t_0 = -1.7$ y sexos combinados, $L_{\infty} = 576.3$ mm, $k = 0.40$ y $t_0 = -1.7$.

Posteriormente mediante la regresión no lineal de mínimos cuadrados se generaron los tres parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy: $L_{\infty} = 580.1$ mm, $k = 0.60/\text{año}$ y $t_0 = -0.86$. Para los machos, el ajuste del modelo generó los siguientes parámetros: $L_{\infty} = 537.9$ mm, $k = 0.59/\text{año}$ y $t_0 = -0.96$. Para los sexos agregados el ajuste generó los siguientes parámetros: $L_{\infty} = 567.2$ mm, $k = 0.57/\text{año}$ y $t_0 = -0.92$ (Tabla XXIII). Los seis modelos de crecimiento presentaron una bondad de ajuste significativa como se puede observar en los valores del estadístico F y de su probabilidad (Tabla XXIII). El modelo de crecimiento que tuvo la mejor bondad de ajuste fue el logístico, tanto para hembras, machos y sexos agregados, ya que tuvo los

valores de MSE menores y los mayores r^2 . Los valores de los parámetros estimados con el modelo logístico fueron: hembras, $L_{\infty} = 572.4$ mm, $k = 0.94/\text{año}$ y $t_0 = 0.42$; machos, $L_{\infty} = 526.1$ mm, $k = 0.95/\text{año}$ y $t_0 = 0.26$ (Tabla XXIII). Cuando se incorpora a la función de crecimiento de von Bertalanffy la talla de nacimiento de 200 mm de L_T en sustitución de la t_0 como lo recomiendan Goldman (2004) y Cailliet y Goldman (2004) y se “ancló” este valor en el modelo, para hembras se estimó $L_{\infty} = 578.8$ mm y una $k = 0.64/\text{año}$, y para los machos de $L_{\infty} = 534.9$ mm y una k similar de $0.64/\text{año}$. Al incorporar la estimación de L_0 al modelo de von

Tabla XXII. Longitud total promedio (L_T) por edad para *R. inornata*, para machos, hembras y sexos agregados. Los valores reportados son promedios $\pm$ el error estándar. Los valores dentro de los paréntesis representan el tamaño de muestra (número de rayas).

Edad	Machos L_T (mm)	Hembras L_T (mm)	Sexos agregados L_T (mm)
0	256.0 (1)	253.0 $\pm$ 1.52 (3)	253.7 $\pm$ 1.3 (4)
1	314.0 (1)	308.0 (1)	311.0 $\pm$ 3 (2)
2	433.8 $\pm$ 21.7 (5)	430.6 $\pm$ 36.7 (5)	432.2 $\pm$ 20.1 (10)
3	514.1 $\pm$ 6.6 (7)	541.7 $\pm$ 13.8 (23)	535.2 $\pm$ 10.8 (30)
4	502.2 $\pm$ 3 (16)	557.8 $\pm$ 3 (12)	523.0 $\pm$ 7.2 (28)
5	537.5 $\pm$ 13.5 (4)	565.9 $\pm$ 9.7 (8)	555.5 $\pm$ 9.2 (12)
6	506.0 $\pm$ 4 (2)	563.2 $\pm$ 8.2 (6)	548.8 $\pm$ 11.1 (8)
7	527.5 $\pm$ 7.5 (2)	560.6 $\pm$ 11.1 (5)	551.1 $\pm$ 9.9 (7)
8		570.0 $\pm$ 10.0 (2)	570.0 $\pm$ 14.1 (2)
9		555.0 (1)	555.0 (1)

Bertalanffy, las tallas de longitud infinita se redujeron y los coeficientes de crecimiento aumentaron.

En todos los modelos las hembras presentaron valores mayores de L_{∞} y los coeficientes de crecimiento (k) menores que los machos. La Figura 54 muestra las curvas de crecimiento para

hembras, para machos y para sexos agregados de los modelos de von Bertalanffy, von Bertalanffy con L_0 , Gompertz con L_0 y Logístico con L_0 .

Tomando en consideración que los parámetros de L_∞ que se calcularon para todos los modelos se encontraron por debajo de la longitud máxima observada para hembras y para machos en el presente estudio (690 mm y 585 mm L_T , respectivamente) se incorporó a los modelos como parámetro anclado la longitud máxima observada en sustitución de la L_∞ ajustada. Para la *FCVB*, en hembras se calculó una $k= 0.25$, y una $t_0= -2.21$, para los machos, $k= 0.37$ y $t_0 = -1.60$ y para sexos combinados, $k= 0.22$ y $t_0 = -2.62$. Sin embargo estos parámetros generan una talla de nacimiento teórica (L_0) de 295, 262 y 303.5 mm L_T , respectivamente. De igual forma los valores k disminuyeron en los modelos de Gompertz y Logístico. Lo anterior se debe a la relación inversa que existe entre la L_∞ y la k en los elasmobranquios (Pratt y Casey, 1990).

Para la comparación de las curvas de crecimiento entre hembras y machos se aplicó el análisis de la suma de residuales al cuadrado (*ARSS* por sus siglas en inglés) a los cuatro modelos de crecimiento (*FCVB* con 3 parámetros, *FCBV* con 2 parámetros, Gompertz con L_0 y Logístico). Los resultados indican que las curvas de hembras y machos fueron distintas en los cuatro modelos: *FCVB* con 3 parámetros: $F= 4.08$, $g.l.= 101$, $P< 0.008$; *FCVB* con 2 parámetros: $F= 4.30$, $g.l.= 101$, $P< 0.006$; Gompertz con $L_0 = F= 5.0$, $g.l.= 101$, $P< 0.002$ y Logístico con $L_0 : F= 5.74$, $g.l.= 101$, $P< 0.001$.

A partir de las tallas de madurez sexual determinadas en el presente estudio (hembras= 500 mm L_T y machos = 450 mm L_T , Capítulo 2) utilizando la *FCVBA* de 3 parámetros se calculó que la edad de primera madurez sexual en 2.6 y 1.5 años, respectivamente. Las tallas del 50% madurez de la población ($L_{T50\%}$) que se determinaron para las hembras (509 mm L_T) y para machos (443 mm L_T) correspondieron a edades de 2.4 y 1.6 años, respectivamente. Empleando los coeficientes de crecimiento que se calcularon a partir de los modelos con la L_∞ “anclada” con

el valor de la longitud máxima observada en hembras y machos en el presente estudio, se recalcularon las edades al 50% de madurez de la población (L_{T50}) en 3.1 años para las hembras y 2.4 años para los machos. En el caso de las tallas de 1ra madurez observadas, fueron: 2.9 años para las hembras y 2.4 para los machos.

Sobre la base de las lecturas vertebrales se estableció la estructura por edades de la muestra de individuos de *R. inornata* recolectados para la determinación de la edad y que son representativos de la estructura de tallas que se capturan por la pesca de arrastre de merluza en el norte del Golfo de California. Las frecuencias de edades más representativas en las hembras fueron las edades de 3, 4 y 5 años (34.8%, 18.2% y 12.1%, respectivamente) y en los machos, fueron edades de 2, 3, 4 y 5 años (13.2%, 18.4%, 42.1% y 10.5%, en ese orden)(Figura 55).

IV.4. DISCUSIÓN

IV.4.1. Procesamiento de las muestras vertebrales.

Las vértebras de *R. inornata* son estructuras sumamente pequeñas, presentaron un intervalo de diámetro 1.45-5.93 mm, con un promedio de 4.23 ± 0.06 mm, lo cual represento una complejidad técnica para el procesamiento y cortado de las secciones vertebrales empleadas para la determinación de la edad. La misma limpieza de las vértebras para eliminar los restos de tejido conectivo, principalmente remover la fascia, del centro vertebral resulto ser un procedimiento laborioso, dada la fragilidad que mostraró la estructura de la vértebra al hipoclorito de sodio. La tinción de los cuerpos enteros de las vértebras tanto con Cristal de Violeta como con Rojo de Alizarina, generaron resultados poco alentadores para la mejor visualización de las bandas de crecimiento, por lo que se procedió a realizar cortes transversales de las vértebras.

El Cristal de Violeta resulto ser el colorante con mejor definición para la observación de los patrones de bandas opacas y translúcidas presentes en las vértebras torácicas de la raya de

California. Dada su sencillez y su bajo costo, el Cristal de Violeta, represento la mejor opción de tinción para *R. inornata*.

Tabla XXIII. Parámetros de crecimiento y bondad de ajuste de los seis modelos de crecimiento ajustados a los datos de longitud- edad para hembras, machos y sexos combinados de la raya de California (*Raja inornata*). Los valores dentro de los paréntesis son los errores estándar. L_0 = talla de nacimiento; MSE = cuadrado del error promedio.

Modelo	Longitud asintótica (mm L_T)	Coefficiente de crecimiento (/año)	t_0^1 (años)	L_0^2 (mm L_T)	F	P	r^2	MSE
<i>Machos</i>								
- von Bertalanffy	537.9 (± 13.4)	0.59 (± 0.10)	-0.96 (± 0.26)	-	63.77	<0.001	0.99	845.3
- von Bertalanffy con talla de nacimiento	534.9 (± 11.6)	0.64 (± 0.08)	-	200	5367.94	<0.001	0.99	857.0
- Gompertz	531.2 (± 10.6)	0.76 (± 0.11)	-0.23 (± 0.19)	-	3828.52	<0.001	0.99	801.3
- Gompertz con talla de nacimiento	528.2 (± 9.0)	0.84 (± 0.08)	-	200	5678.09	<0.001	0.99	810.4
- Logístico	526.1 (± 8.8)	0.95 (± 0.13)	0.26 (± 0.16)	-	4007.26	<0.001	0.99	765.7
- Logístico con talla de nacimiento	523.2 (± 7.5)	1.0 (± 0.09)	-	200	5932.43	<0.001	0.99	775.7
<i>Hembras</i>								
- von Bertalanffy	580.1 (± 15.7)	0.60 (± 0.11)	-0.86 (± 0.23)	-	56.46	<0.001	0.99	2938.7
- von Bertalanffy con talla de nacimiento	578.8 (± 14.7)	0.64 (± 0.09)	-	200	3129.6	<0.001	0.98	2958.5
- Gompertz	575.8 (± 13.4)	0.75 (± 0.12)	-0.12 (± 0.19)	-	2162.47	<0.001	0.99	2855.9
- Gompertz con talla de nacimiento	574.4 (± 12.5)	0.82 (± 0.10)	-	200	3232.93	<0.001	0.99	2864.9
- Logístico	572.4 (± 11.9)	0.94 (± 0.13)	0.42 (± 0.18)	-	2220.07	<0.001	0.99	2782.5
- Logístico con talla de nacimiento	570.8 (± 11.0)	1.03 (± 0.10)	-	200	3324.10	<0.001	0.99	2787.0
<i>Sexos combinados</i>								
- von Bertalanffy	567.2 (± 12.5)	0.57 (± 0.08)	-0.92 (± 0.20)	-	88.42	<0.001	0.99	2466.3
- von Bertalanffy con talla de nacimiento	565.0 (± 11.5)	0.62 (± 0.07)	-	200	5544.31	<0.001	0.99	2496.6
- Gompertz	561.3 (± 10.4)	0.74 (± 0.09)	-0.17 (± 0.15)	-	3835.19	<0.001	0.99	2407.2
- Gompertz con talla de nacimiento	558.9 (± 9.48)	0.81 (± 0.07)	-	200	5697.0	<0.001	0.99	2430.3
- Logístico	556.6 (± 9.11)	0.93 (± 0.11)	0.36 (± 0.14)	-	3916.98	<0.001	0.99	2357.3
- Logístico con talla de nacimiento	554.1 (± 8.19)	1.04 (± 0.08)	-	200	5822.42	<0.001	0.99	2378.4

¹ t_0 es la edad teórica a la que la talla del individuo es cero en el modelo de von Bertalanffy, mientras que t_0 en el modelo logístico representa el tiempo en que la absoluta tasa de incremento en talla comienza a disminuir.

² L_0 es la talla de nacimiento y se definió a los 200 mm de L_T tomando como base el intervalo de tallas citado por Ebert (2003) de 150-250 mm L_T y las observaciones del presente estudio.

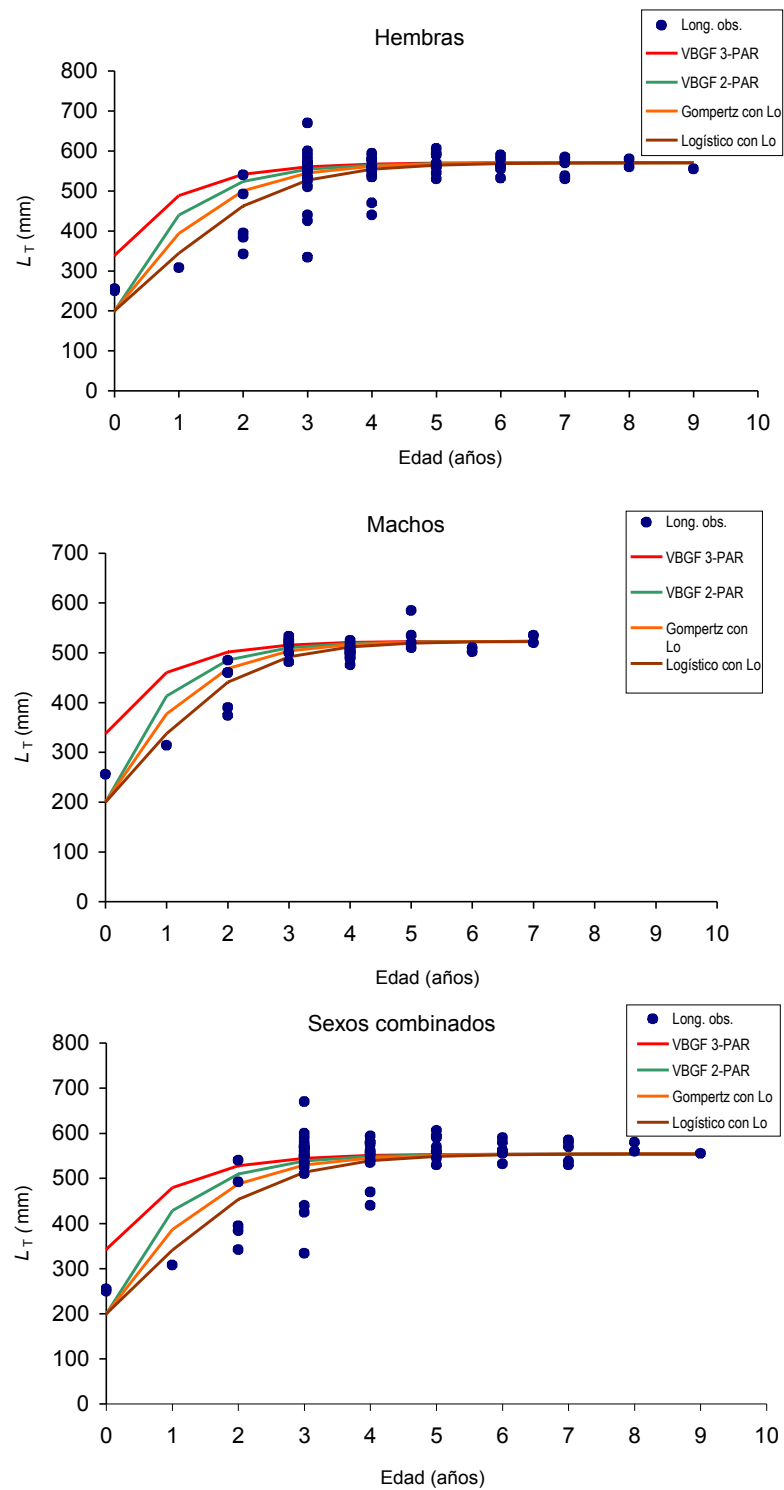


Figura 54. Curvas de crecimiento de cuatro modelos ajustadas a los datos de longitud-edad de *R. inornata*, para sexos individuales y combinados. Los parámetros de dichos modelos se encuentran enlistados en la Tabla XXIII.

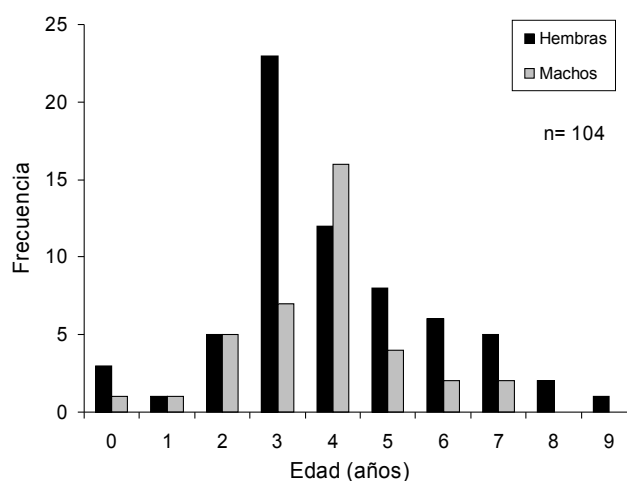


Figura 55. Estructura en edades estimadas de hembras y machos de *R. inornata* a partir de las lecturas de las bandas de crecimiento.

IV.4.2. Análisis vertebrales.

De las 66 muestras vertebrales empleadas para determinar la edad en hembras de la raya de California, el 84.8% lo constituyeron rayas maduras, mientras que para los machos, el 89.4% correspondió a individuos maduros sexualmente. Estos porcentajes de rayas maduras de ambos sexos, correspondieron a la estructura en tallas y estadios de desarrollo de la muestra total recolectada en el presente estudio (251 hembras, 72.1% maduras; 177 machos, 81% maduros). Los estadios tempranos, neonatos y juveniles de *R. inornata*, no estuvieron representados apropiadamente.

Las vértebras se obtuvieron de rayas capturadas por embarcaciones comerciales en siete meses, seis del 2003 y uno del 2004. No se obtuvieron muestras vertebrales en los meses de abril, mayo, junio, octubre y diciembre del 2003. Los meses de verano no están representados en la muestra examinada.

Las vértebras torácicas de *R. inornata* mostraron ser útiles para la determinación de la edad y crecimiento, a pesar de que la relación entre la longitud total y el radio de la vértebra no haya sido tan robusta como la que se ha observado en otras especies de rayas espinosas (skates). En los estudios de edad y crecimiento de *Leucoraja ocellata* del Atlántico Noroccidental, Sulikowski *et al.* (2003) determinaron un coeficiente de determinación de 0.92 para la relación entre el diámetro vertebral y la longitud del individuo. Para *Amblyraja radiata*, fue de $r^2 = 0.93$ (Sulikowski *et al.*, 2005a); para la relación entre el radio de vértebra y el tamaño de *Raja binoculata* y *R. rhina* de las aguas de la Columbia Británica se estimaron coeficientes de 0.98 y 0.94, respectivamente (McFarlane y King, 2006). Debido a la significativa variabilidad en las medidas de los diámetros vertebrales en las rayas de *R. inornata*, cuya relación con la L_T dio un r^2 inferior a 0.32, se calculó la relación entre el radio de la vértebra (R_V) y la L_T con el fin de evaluar la correspondencia entre el crecimiento del individuo y el crecimiento de la vértebra. El tamaño pequeño de las vértebras de *R. inornata* y su forma no totalmente concéntrica pueden sesgar en alguna proporción la relación lineal entre el R_V y la L_T . La medición del R_V en “brazos” de diferentes longitudes en las mismas vértebras pudo disminuir la relación entre ambas variables. Las especies en las cuales se citan valores significativos de r^2 se caracterizan por presentar longitudes superiores a los 1,000 mm de L_T (1 m), mientras que la raya de California no alcanza los 700 mm L_T en el Golfo de California. Como lo reportaron para sus especies objetivo los autores arriba citados, tampoco se encontraron diferencias significativas entre sexos en esta relación $R_V - L_T$, en *R. inornata*.

IV.4.2.1. Medidas de precisión.

Los análisis estadísticos empleados para la comparación de la correspondencia entre las lecturas de las bandas de crecimiento entre los 3 diferentes lectores (regresión lineal entre

lecturas, prueba pareada de t y la prueba pareada no paramétrica de Wilcoxon) sugieren divergencias en la interpretación de las bandas entre los lectores. Fueron mayores estas discrepancias cuando se compararon las lecturas del Lector 1 y el Lector 3. Es factible que la falta de experiencia en los tres lectores en la observación de bandas de crecimiento en vértebras tan pequeñas, y el limitado número de lecturas conjuntas que se realizaron, haya contribuido a esta relativamente baja repetibilidad entre las lecturas. También redujo el nivel de correspondencia el hecho de no haber eliminado de la muestra final aquellas secciones vertebrales que presentaron conteos diferentes hasta de 3 o más bandas. McFarlane y King (2006) reportaron en su estudio de edad de *R. binocularata* y *R. rhina* de las aguas de la Columbia Británica, que las comparaciones de las lecturas entre lectores, particularmente en la segunda ronda de lecturas para *R. binocularata*, la prueba de Wilcoxon indicó la presencia de sesgos sistemáticos en los conteos ($P= 0.04$). Esta discrepancia fue influenciada por 8 lecturas que habían resultado en la 1ra ronda de conteos con 8 a 13 bandas, mientras que en la segunda ronda, las lecturas resultaron de 12 a 18 bandas, es decir, se incrementaron. Cuando estos valores extremos fueron eliminados del análisis la prueba estadística ya no encontró diferencias significativas.

Los índices de *APE* y *CV* calculados para los conteos de cada uno de los lectores en *R. inornata*, con excepción del Lector 3, se ubicaron por arriba del 10% considerado como óptimo para los estudios de edad en tiburones, aunque en la mayoría de los estudios en elasmobranquios el *CV* excede el 10% (Campana, 2001). Walmsley-Hart *et al.*, (1999) reportaron en su estudio de edad y crecimiento de *Raja Wallacei* y *R. pullopunctata*, de aguas de Sudáfrica, valores de *APE* para la primera especie de 14.1 y 10.4% (hembras y machos, respectivamente) y para la segunda, 10.7% (machos) y 11.4% (hembras). McFarlane y King (2006) reportaron un *APE* para las lecturas de edad en *R. binocularata* y *R. rhina* de 4%. Zeiner y Wolf (1993) reportan un error

promedio de 5% y 4% para sus lecturas de vértebras de *R. binocularata* y *R. rhina* de las costas de Monterrey, California. Matta y Gunderson (2007) obtuvieron niveles de precisión altos en sus lecturas de vértebras de *Bathyrāja parmifera* ($APE= 8.08\%$ y $CV= 10.89\%$). Gallagher *et al.* (2005a), en su estudio sobre la edad, crecimiento y madurez de las rayas del Mar de Irlanda, reportaron CV s que van desde 5.5% en *R. clavata*, hasta 11.7% en *R. montagui*. Por lo anterior se consideran como aceptables los valores de APE , CV y D estimados para el presente estudio de *R. inornata*.

A pesar de que el APE y el CV son los métodos más empleados para evaluar la precisión entre las determinaciones de edad entre el mismo lector y entre lectores (Goldman, 2004), estos índices pueden no detectar ciertas diferencias, ya que el APE asume que la variabilidad entre las observaciones de los peces individuales puede ser promediada para todos los grupos de edad y dicha variabilidad expresada en términos relativos. Pero además el APE no genera valores que son independientes de los estimados de edad, tampoco detecta la presencia de sesgos sistemáticos y no distingue todas las posibles fuentes de variabilidad (Cailliet y Goldman, 2004). El APE bien puede servir para indicar que lector fue el que presentó menos variabilidad en sus lecturas, pero no si dichas lecturas fueron correctas.

La dificultad por interpretar las bandas de crecimiento en las vértebras de *R. inornata* nuevamente se reflejó en los valores del porcentaje de acuerdo (PA). Los conteos de los tres lectores presentaron un intervalo de PA 26.2 – 39.3, siendo el Lector 3 el que tuvo el mayor número de lecturas idénticas. Con un $PA \pm 1$ año, los porcentajes de lecturas iguales se incrementaron notablemente (65.4 – 80.4) en los tres lectores. La comparación de conteos entre parejas de lectores, también presentó un intervalo similar de valores bajos, 17.7 – 31.7, siendo la pareja entre el Lector 1 y el Lector 2 la que presentó un mayor porcentaje de lecturas iguales y la pareja compuesta entre el Lector 2 y el Lector 3, la de menor correspondencia. Con un $PA \pm 1$ año el

índice se incremento casi al doble (44.8 – 72). Es probable que la discrepancia entre lectores haya sido la identificación de la marca de nacimiento (MN) en los cortes transversales. El Lector 1, que es el autor de este trabajo, no incluyo a la MN en el conteo de las bandas translúcidas. Es factible que alguno de los Lectores adicionales si lo hayan hecho.

La estimación del *PA* por intervalos de clases de la muestra total (hembras y machos) permitió clarificar que los mayores acuerdos entre los lectores se dio en las vértebras provenientes de individuos inferiores a los 475 mm de L_T , aquellas que precisamente presentaban menor número de bandas (2-3). En dichas tallas, para la 1ra ronda de lecturas, el *PA* y el *PA* $\pm$ 1 año tuvo un intervalo de 33.3-100 y 56.6–100, respectivamente. En las rayas maduras (> 475 mm) los conteos similares entre lectores se reducen significativamente (*PA*, 15.8-33.3; *PA* $\pm$ 1 año, 52.4-68.3). El porcentaje de acuerdo se reduce en términos generales en la segunda ronda de lecturas. El 28.9% de las lecturas totales fueron totalmente idénticas, 62.6% de correspondencia con más menos 1 año y 87.1% para aquellas lecturas diferentes hasta en 2 años.

Para *R. binocularata*, Zeiner y Wolf (1993) reportaron porcentajes de acuerdo con 2 años de diferencia, para individuos pequeños, medianos y grandes, 95%, 100% y 90%, respectivamente. Para *R. rhina*, el 100% de los muestras presentaron conteos idénticos con *PA* $\pm$ 2 años. Pero Gburski *et al.* (2007) para las mismas especies que estudiaron Zeiner y Wolf (1993), pero provenientes del Golfo de Alaska, reportan un *PA* de 38% para *R. binocularata* y 14.3% para *R. rhina*, debido fundamentalmente a que el segundo lector sobrestimo sistemáticamente los conteos del lector principal en *R. binocularata* y subestimo los conteos del 1er Lector en *R. rhina*.

Las gráficas de sesgos en edad (age bias plot) que se construyeron entre las lecturas del Lector 1 *versus* Lector 2 y Lector 1 *versus* Lector 3, indican que en la primera comparación, existe una buena correspondencia en las lecturas inferiores a los 4 años. A partir de la edad 5 se

observaron divergencias relativas en los conteos de ambos lectores, aunque estas diferencias pudieran ser relativas porque no exceden el error estándar del promedio del Lector 2. En la segunda gráfica de sesgos en la edad si es evidente la presencia de diferencias sistemáticas en las lecturas del Lector 3 con respecto al Lector 1. Este lector sobrestima la edad del Lector 1. Por esta razón las lecturas del tercer lector no fueron empleadas en la determinación de la edad.

La dificultad por obtener una significativa precisión en las lecturas de edad en las vértebras de individuos adultos y más viejos se ha reportado en varios trabajos, debido a la constricción de los anillos cerca del borde vertebral, como lo citan Sulikowski *et al.* (2003), para *Amblyraja radiata* de las aguas del Golfo de Maine, Gburski *et al.* (2007) para *R. rhina* del Golfo de Alaska y Matta y Gunderson (2007) en *Bathyrāja parmifera*, que habita el Mar de Bering Oriental. Cailliet y Goldman (2004) sugieren que determinar la edad en animales viejos puede ser problemático debido a que las bandas de crecimiento se estrechan notablemente. Gburski *et al.* (2007) determinaron que los estimados de edad de *R. binocularata*, presentaron una mayor precisión entre lectores con un elevado porcentaje de acuerdo y un reducido coeficiente de variación, que los estimados de edad de *R. rhina*. Estos autores argumentaron que esta especie parece presentar los patrones de crecimiento más estrechos en comparación con *R. binocularata*, lo cual puede ser resultado de diferencias potenciales entre las dos especies en términos de preferencia batimétrica y eventos reproductivos (Gburski *et al.*, 2007).

IV.4.2.2. Análisis del Incremento Marginal.

La caracterización del borde vertebral y el análisis del incremento marginal en *R. inornata* no generaron evidencia concluyente para definir la periodicidad anual de la formación (depositación) de las bandas de crecimiento, pero si sugieren que se forma una banda translúcida

al final del año, y principios del siguiente. Un elevado porcentaje de vértebras recolectadas en los meses de otoño e invierno presentaron bordes hialinos.

La razón del incremento marginal (*MIR*) calculado para los 6 meses del año presentaron diferencias estadísticas y gráficamente se observa en el *MIR* una tendencia a incrementarse conforme se avanza en el año (2003). Estas evidencias. Este patrón es consistente con el patrón de formación de bandas más comúnmente observado en los elasmobranquios (Cailliet y Goldman, 2004), la formación de bandas opacas en los meses de verano y la formación de bandas translúcidas en invierno. En las rayas espinosas (skates) también se ha documentado este patrón estacional: Para la pequeña raya de la costa nororiental de los E.U., *Raja erinacea*, Waring (1984) examinó 100 muestras vertebrales, observó bandas translúcidas en los bordes marginales de las vértebras durante invierno, con algunas muestras de otoño presentando estrechas bandas hialinas sobre el borde. Las muestras recolectadas en primavera presentaron anchas bandas translúcidas en el borde o cerca de él, mientras que las bandas opacas se formaron en verano. Zeiner y Wolf (1993) observaron bandas opacas en verano y bandas translúcidas en invierno en vértebras de *R. binoculata*, aunque mencionan que se observaron algunos bordes hialinos a lo largo de todo el año. Para *R. rhina*, estos autores encontraron poca evidencia sobre la depositación estacional de las bandas de crecimiento.

Según Sulikowsky *et al.* (2003) calcularon el máximo incremento marginal en mayo, para *Leucoraja ocellata* del Golfo de Maine, y el mínimo incremento para julio, por lo que sugieren que una sola banda opaca puede formarse anualmente sobre la vértebra durante los meses de junio y julio. Para el *MIR* mensual estimado para *Amblyraja radiata*, de la misma región del Golfo de Maine, Sulikowski *et al.* (2003), observaron una tendencia a incrementarse alcanzando su máximo valor en julio, para posteriormente disminuir abruptamente en agosto. Este análisis

del incremento marginal, según estos autores, sostiene la probabilidad de que una sola banda opaca se forma anualmente durante agosto-septiembre.

Gallagher *et al.* (2005) en su estudio de edad y crecimiento de las principales rayas espinosas del Mar de Irlanda, mencionan que para cada especie (*R. brachyura*, *R. clavata*, *R. montagui*, y *Leucoraja naevus*) la formación de la banda opaca estuvo generalmente asociada a la fase de crecimiento de mitad del verano-otoño (junio-octubre). Se observó una transición entre bandas opacas a bandas translúcidas en el periodo de otoño- invierno (octubre-noviembre) y finalmente el desarrollo completo de las bandas hialinas se observó en primavera-inicios del verano (mayo-junio). Para *Bathyrāja parmifera*, Matta y Gunderson (2007) encontraron que las bandas translúcidas en el borde vertebral se observaron frecuentemente en los meses de enero y febrero, las bandas opacas estrechas entre junio y octubre y las bandas opacas completamente desarrolladas en noviembre-diciembre, lo que sugirió una progresión estacional en la formación de las bandas.

El cálculo de la razón del incremento marginal (*MIR*) en *R. inornata* a partir de una muestra vertebral dominada por individuos maduros de ambos sexos fue difícil, pues la distancia entre bandas opacas y hialinas se reduce en organismos adultos y viejos. En el presente estudio varios factores pudieron afectar en las mediciones precisas de las distancias entre las bandas translúcidas. Fue evidente que en numerosas secciones vertebrales de *R. inornata*, la longitud de los brazos de las vértebras (cuerpo calcáreo) fue asimétrica. En una misma vértebra los cuatro “brazos vertebrales” mostraron una extensión variable, por lo que se mezclaron mediciones del radio vertebral entre brazos cortos y brazos más grandes. Esto se debió probablemente a la naturaleza no totalmente concéntrica de las vértebras de *R. inornata*.

Otro factor importante en la notable variabilidad de los *MIR* individuales es el hecho de que se hayan mezclado en su análisis mensual individuos de diferentes tallas (edades), y de

diferentes estadios de desarrollo (preadultos y adultos). Campana (2001) identifica al análisis del incremento marginal (*MLA* por sus siglas en inglés) como uno de los métodos más difíciles y probablemente más abusados en la validación de la formación estacional de las bandas de crecimiento. Señala que el análisis debe de estar idealmente restringido a individuos de la misma clase o grupo de edad (cohorte). En el presente estudio se empleo para validar la formación estacional de las bandas el método empleado por Natanson *et al.* (1995), mediante el cual se calcula la razón del incremento marginal (*MIR*) a partir de las diferencias entre el radio vertebral y la banda que se esta formando dividida entre la diferencia entre la banda de la banda en formación y la penúltima banda ya formada. Según Wade Smith (com. per., 25 de octubre del 2007), la forma más apropiada y sencilla de calcular el *MIR* es utilizando la formula de Conrath *et al.* (2002), que divide el ancho del margen entre el ancho del par de bandas previo.

McFarlane y King mencionaron la dificultad de definir los anillos cercanos al foco en las vértebras de individuos adultos de la raya de hocico largo, *Raja rhina*, de las costas de la Columbia Británica, situación que resolvieron utilizando las distancias promedio entre el foco y el primer y segundo anillo de crecimiento documentadas en los cortes vertebrales en donde se pudieron definir claramente, para poder calcular la ubicación del tercer anillo de crecimiento. Por su parte Gburski *et al.* (2007) refieren sobre la dificultad de validar la depositación estacional de los anillos de crecimiento en las vértebras de la misma especie, pero de la región del Golfo de Alaska, debido a la constricción de los anillos en los animales viejos. Sin embargo un previo estudio sobre la misma especie (Thompson, 2006), donde si se pudo validar dicha estacionalidad y los resultados de otros estudios sobre edad y crecimiento en otras especies de rayas espinosas (Sulikowski *et al.*, 2003, Sulikowski *et al.*, 2005 y Matta y Gunderson, 2007), sugieren la formación anual de dichas bandas.

En su estudio de edad y crecimiento sobre diferentes especies de tiburones de hábitos costeros, semi-oceánicos, y de mar abierto (*Carcharhinus porosus*, *Isogomphodon oxyrinchus*, *C. signatus*, *Prionace glauca* y *C. longimanus*), Lessa *et al.* (2007) condujeron análisis sobre la razón del incremento marginal. Los resultados de estos análisis se apartaron del típico patrón sigmoidal que presenta el *MIR* a lo largo del año. En el caso de *I. oxyrinchus* los valores mensuales del *MIR* se calcularon alrededor del 0.5. Para *C. longimanus* el pico máximo del *MIR* se observó en julio, con un tamaño de muestra de 3 individuos. Los valores mensuales de *MIR* de *C. porosus* mostraron un pico máximo en el periodo julio-agosto y los valores más bajos en octubre. Para *C. signatus* se observaron valores inferiores en el *MIR* en el periodo febrero-abril, y en el resto del año valores entre los 0.4 y 0.5. Para el tiburón azul, se calcularon *MIR*'s mensuales con un intervalo de 0.3-0.5, con bordes vertebrales estrechos y grandes a lo largo de todo el año. Estos autores discuten tres factores que afectaron la variabilidad y la falta de consistencia en el cálculo de los promedios mensuales del *MIR*: 1) sesgos a causa de tamaños de muestra pequeños (*I. oxyrinchus* y *C. longimanus*); 2) sesgos a causa de periodos de recolecta extensos, que causan variabilidad en las marcas anuales que no se forman en el mismo momento como consecuencia de eventos del ciclo de vida (reproducción, migración, apareamiento, entre otros) (*C. porosus*); y 3) sesgos ocasionados por periodos de nacimiento demasiado extensos. Un periodo extenso de nacimientos puede conducir a una variación en el incremento marginal en la misma cohorte dado que los individuos nacen en diferentes fechas, incluso meses (*C. signatus*), (Santana y Lessa, 2004). En *R. inornata* el limitado tamaño de muestra generó variabilidad en el cálculo del *MIR* mensual. Y si en el Golfo de California esta especie se reproduce todo el año como sucede en las costas de California (Ebert, 2003) es probable que los individuos examinados para el cálculo mensual del *MIR* hayan pertenecido a diferentes cohortes de edad.

IV.4.2.3. Parámetros de crecimiento.

La totalidad de los individuos de *R. inornata* utilizados para la determinación de la edad provinieron de capturas comerciales de embarcaciones arrastreras dirigidas a la pesca de la merluza en los meses de otoño e invierno en el norte del Golfo de California. La mayor parte de las capturas de rayas espinosas estuvo constituida de individuos adultos de ambos sexos (más del 80%), por lo que los individuos de estadios juveniles estuvieron poco representados, situación que pudo generar un sesgo en la determinación de la edad de la población de la raya de California.

Las funciones de crecimiento de *FCVB* con 3 y 2 parámetros, Gompertz y el Logístico tuvieron un ajuste de bondad significativo a los datos de longitud-edad que se originaron de las lecturas de las bandas de crecimiento de *R. inornata*. Las hembras en todos los modelos de crecimiento presentaron los mayores valores en la longitud teórica infinita (L_{∞}) y los más bajos en el coeficiente de crecimiento (k) (Tabla XXIV). La máxima talla documentada en el presente estudio para una hembra fue de 690 mm de L_T y de 585 mm para los machos. Este patrón dimórfico en tallas y pesos entre hembras y machos se ha observado en numerosas especies de elasmobranquios, incluyendo las rayas (Pratt y Casey, 1990, Cortés, 2000 y Frisk *et al.* 2001). Como se explico en la capítulo de reproducción, las hembras de los Rájidos producen cápsulas ovígeras de un tamaño considerable, requieren de cuerpos con una mayor cavidad celómica, y por ende de cuerpos más grandes que los machos.

El modelo de crecimiento que estimo las longitudes asintóticas teóricas más grandes fue la *FCVB* con 3 parámetros, con 580.1 mm L_T para las hembras y 537.9 mm para los machos. Ninguno de los modelos estimo longitudes asintóticas similares o cercanas a las máximas tallas documentadas en el presente estudio. Eschmeyer *et al.*, (1984) cita como la máxima talla que puede alcanzar *R. inornata* en aguas de California, en 760 mm L_T . Dada la reducida

representatividad en las muestras vertebrales de individuos adultos de tallas > 600 mm, los modelos subestimaron la longitud asintótica de *R. inornata*. Esto también se reflejó en las tasas de crecimiento de los modelos de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico, ya que estos calcularon valores de k con un intervalo de 0.60-1.03 para hembras y de 0.59-1.0 en machos. Los estimados más bajos los produjo el modelo de *FCVB* con 3 parámetros.

En la revisión más reciente sobre los estudios de edad y crecimiento de peces cartilaginosos, Cailliet y Goldman (2004) documentaron que para las quimeras, los valores k tuvieron un intervalo de valores de 0.05-0.47, mientras que para los peces sierra, de 0.07-0.08. Para los peces guitarra, torpedos y las rayas de aguijón las k varían entre 0.2 y 0.5, mientras que para las rayas espinosas (skates), este fue de 0.05 y 0.5. De tal forma que los estimados preliminares del coeficiente de crecimiento para *Raja inornata*, se encuentran por el valor máximo de k publicado para alguna especie de raya. Esto se debe probablemente a la pobre representación en la muestra de individuos viejos. Cuando se incorpora la talla máxima observada para hembras y machos en las funciones de crecimiento, los valores k caen dentro del intervalo de 0.2 y 0.4. Es probable que la longevidad en esta especie este entre los 12 y los 15 años de edad.

Cuando se incorporó a los modelos la talla de nacimiento (L_0) en sustitución del parámetro no biológico del t_0 , las longitudes asintóticas (L_∞) disminuyeron y las tasas de crecimiento aumentaron. Aunque Cailliet y Goldman (2004) recomiendan emplear a la L_0 como un parámetro alternativo y con un mayor valor biológico en sustitución de la t_0 , en aquellos casos en que el tamaño de muestra es reducido. Aunque su uso en los estudios de edad y crecimiento en rayas es limitado, Matta y Gunderson (2007) incorporaron la talla de nacimiento en los modelos de von Bertalanffy y de Gompertz que emplearon para describir el crecimiento de la raya de Alaska, *Bathyraja parmifera*. Estos modelos calcularon L_0 muy similares a las

determinados de formas independiente, concluyendo que ambos modelos describieron de forma adecuada el crecimiento de los primeros años de esta especie. En el caso de *R. inornata* la L_0 , al parecer en los modelos explorados no contribuyó a describir el proceso de crecimiento de esta especie.

Aunque los resultados sobre la edad y crecimiento de *R. inornata* no son concluyentes si permiten definir de forma preliminar que esta especie crece de forma similar a las rayas espinosas de talla pequeña e intermedia, como *Raja clavata*, *R. microocelata*, *R. brachyura*, *Leucoraja ocellata* o *Dipturus laevis*, que alcanzan tallas máximas entre los 250 y los 600 mm de L_T . Los coeficientes de crecimiento de estas especies presentan un intervalo de 0.07 y 0.22, con una estimación de la edad de madurez entre los 5 y los 6 años (Tabla XXII. Las bandas de crecimiento opacas y translúcidas verdaderas están presentes en las vértebras de la raya de California, y las evidencias generadas en le presente estudio indican que pueden servir para determinar la edad relativa de esta especie.

Los resultados del análisis del incremento marginal brindan la expectativa de que la estacionalidad de la depositación de las bandas sea anual, como se ha observado en las especies de rayas espinosas que se han estudiado en la región y en otros océanos (Cailliet y Goldman, 2004, Sulikowski *et al.*, 2003). Este análisis debe ser re-evaluado contemplando únicamente individuos de edades medias a fin de definir con claridad los diámetros de las bandas. Si se logra obtener una mejor representación de las tallas pequeñas y de los individuos más viejos de la población de *R. inornata* en el Golfo de California es factible que los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico generen estimados del coeficiente de crecimiento mucho más reales, como se pudo observar al sustituir los valores de la longitud teórica asintótica por la máxima talla documentada.

Tabla XXIV. Resumen de estudios recientes de edad y crecimiento de algunas especies de Rajiformes realizados en diferente regiones del mundo, con particular énfasis en las especies que habitan el Pacífico Nororiental. (Tabla modificada a partir de la de Cailliet y Goldman, 2004).

Especie	Autor y fecha	Localidad	Sexo	L_{∞}	k	t_0	L_0	n	Edad de madurez	Edad máxima
									(T_{mad})	(T_{max})
<i>Dipturus batis</i>	DuBuit (1972)	Mar Celta	Ambos sexos	253.73 cm L_T	0.057	-1.629		82	11 años	50 años
<i>Dipturus innominatus</i>	Francis et al. (2001)	N. Zelanda	Hembras					50	13 años	24 años
	Francis et al. (2001)	N. Zelanda	Machos					46	(50%)	
<i>Dipturus nasutus</i>	Francis et al. (2001)	N. Zelanda	Ambos sexos	150.5 cm L_P	0.095	-1.06		98	8 años (50%)	24 años
	Francis et al. (2001)	N. Zelanda	Hembras					75	6 años (50%)	9 años
<i>Dipturus nasutus</i>	Francis et al. (2001)	N. Zelanda	Machos					59	4 años (50%)	
<i>Dipturus pullopunctata</i>	Francis et al. (2001)	N. Zelanda	Ambos sexos	91.3 cm L_P	0.16	-1.2		134		9 años
<i>Leucoraja naevus</i>	Walmsley-Hart et al. (1999)	Sudáfrica	Hembras	132.68 cm A_D	0.05	-2.2		51	≈ 5 años	14 años
	DuBuit (1972)	Mar Celta	Ambos sexos	91.64 cm L_T	0.019	-0.465		50	≈ 9 años	≈ 13-14
<i>Leucoraja ocellata</i>	Sulikowski et al. (2003)	Golfo de Maine, E.U.	Hembras	137.4 cm L_T	0.059	-1.609		121		años 18 años

Continuación Tabla XXIV.

Especie	Autor y fecha	Localidad	Sexo	L_{∞}	k	t_0	L_0	n	Edad de madurez	Edad máxima
									(T_{mad})	(T_{max})
<i>Leucoraja ocellata</i>	Sulikowski et al. (2003)	Golfo de Maine,	Machos	121.8 cm L_T	0.074	-1.418		88		18 años

<i>Leucoraja wallacei</i> <i>Raja rhina</i>	Walmsley-Hart et al. (1999)	E.U. Sudáfrica	Hembras	43.52 cm A_0	0.26	-0.21		74	7 años	12 años
	Zeiner y Wolf (1993)	California, E.U.	Hembras	106.9 cm L_T	0.16	-0.3		68	10-11 años	12 años
	Zeiner y Wolf (1993)	California, E.U.	Machos	96.7 cm L_T	0.25	-0.73		64	7 años	13 años
	Zeiner y Wolf (1993)	California, E.U.	Machos	40.54 cm A_0	0.27	-0.08		65	7 años	17 años
	Zeiner y Wolf (1993)	California, E.U.	Ambos sexos	42.19 cm A_0	0.26	-0.17		139	7 años	17 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Hembras	1372 mm L_T	0.06	-1.80		73	10 años	26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Machos	1315 mm L_T	0.07	-2.17		101	7 años	26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Ambos sexos	1338 mm L_T	0.07	-1.92		173	7-10 años	26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Hembras	1094 mm L_T	0.21	Logístico	223 mm	73	10 años	26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Machos	1094 mm L_T	0.20	Logístico	259 mm	101	7 años	26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Ambos sexos	1085 mm L_T	0.20	Logístico	242	174	7-10 años	26 años

Continuación Tabla XXIV.

Especie	Autor y fecha	Localidad	Sexo	L_∞	k	t_0	L_0	n	Edad de madurez (T_{mad})	Edad máxima (T_{max})
<i>Raja rhina</i>	Gburski et al. (2007)	Alaska	Hembras	234.1 cm L_T	0.03	-0.632		55		24 años
	Gburski et al. (2007)	Alaska	Machos	168.8 cm L_T	0.05	-1.671		48		25 años
	Gburski et al. (2007)	Alaska	Ambos sexos	203.8 cm L_T	0.04	-1.868		103		24-25 años

<i>Raja binoculata</i>	Zeiner y Wolf (1993)	California, E.U.	Hembras	167.9 cm A_D	0.37	Logístico		68	10-12 años	12 años
	Zeiner y Wolf (1993)	California, E.U.	Machos	139.3 cm A_D	0.43	Logístico		103	7-8 años	11 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Hembras	2935 mm L_T	0.04	-1.60		125	8 años (50%)	26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Machos	2330 mm L_T	0.05	-2.10		117	6 años (50%)	26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Ambos sexos	2934 mm L_T	0.04	-2.01		242		26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Hembras	1885 mm L_T	0.20	Logístico	298 mm	125		26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Machos	1630 mm L_T	0.20	Logístico	336 mm	117		26 años
	McFarlane y King (2006)	British Columbia	Ambos sexos	1854 mm L_T	0.19	Logístico	327 mm	242		26 años
	Gburski et al. (2007)	Alaska	Hembras	247.5 cm L_T	0.07	-1.07		57		14 años
	Gburski et al. (2007)	Alaska	Machos	153.3 cm L_T	0.15	-0.63		43		15 años

Continuación Tabla XXIV.

Espece	Autor y fecha	Localidad	Sexo	L_∞	k	t_0	L_0	n	Edad de madurez (T_{mad})	Edad máxima (T_{max})
<i>Raja binoculata</i>	Gburski et al. (2007)	Alaska	Ambos sexos	189.6 cm L_T	0.11	-0.83		100		14-15 años
<i>Bathyraja parmifera</i>	Matta y Gunderson (2007)	Mar de Bering	Hembras	144.62 cm L_T	0.08	-1.75	20.4 cm	231	9.7 años	17 años
	Matta y Gunderson (2007)	Mar de Bering	Machos	126.29 cm L_T	0.12	-1.39	19.3 cm	200	8.9 años	15 años
	Matta y Gunderson (2007)	Mar de Bering	Ambos sexos	135.39 cm L_T	0.10	-1.60	20 cm	431		15-17 años

	Matta y Gunderson (2007)	Mar de Bering	Hembras	120.51 cm L_T	0.19	Gompertz	22.5 cm	231	9.7 años
	Matta y Gunderson (2007)	Mar de Bering	Machos	111.26 cm L_T	0.23	Gompertz	21.9 cm	200	8.9 años
<i>Raja brachyura</i>	Matta y Gunderson (2007)	Mar de Bering	Ambos sexos	115.99 cm L_T	0.21	Gompertz	22.5 cm	431	
	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Hembras	154.7 cm L_T	0.12	-0.92		141	
<i>Raja clavata</i>	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Machos	145.8 cm L_T	0.14	-0.84		127	
	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Hembras	139.5 cm L_T	0.09	-0.92		93	
	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Machos	106.5 cm L_T	0.13	-1.74		165	

Continuación Tabla XXIV.

Espece	Autor y fecha	Localidad	Sexo	L_∞	k	t_0	L_0	n	Edad de madurez (T_{mad})	Edad máxima (T_{max})
<i>Raja montagui</i>	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Hembras	78.43 cm L_T	0.25	--0.96		194		
<i>Raja naevus</i>	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Machos	72.40 cm L_T	0.30	--0.92		274		
	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Hembras	83.92 cm L_T	0.19	-0.15		209		
	Gallagher et al. (2005)	Mar de Irlanda	Machos	74.57 cm L_T	0.29	-0.99		351		

Por tal motivo los resultados de este análisis de edad y crecimiento deben considerarse con precaución para su uso en los análisis poblacionales y en el manejo pesquero de este grupo de especies.

V. DISCUSION GENERAL

El presente trabajo permitió corroborar la presencia de un elenco de especies de la familia Rajidae que habitan en aguas no someras del Golfo de California y que desde hace algunos años están sujetas a una explotación comercial no cuantificada. Se identificaron al menos cinco especies, que se pueden agrupar en dos categorías, rayas espinosas grandes, compuestas por *R. rhina* (promedio 683.78 ± 21.1 mm L_T) y *R. velezi* (promedio 764.07 ± 21.1 mm L_T), y el grupo de rayas espinosas pequeñas, formado por *R. inornata* (498.28 ± 4.6 mm L_T), *R. cortezensis* (357.22 ± 19.1 mm L_T) y *R. equatorialis*. Estas especies a pesar de conocerse su presencia en el Golfo de California desde la década de los años setenta (Castro-Aguirre *et al.*, 1970) no existe hoy en día información sobre su distribución geográfica, estructuras de tallas, época de reproducción y otros parámetros biológicos. Es su pesca incidental la que estimula indagar sobre su biología.

El estudio de la morfología externa de *Raja inornata*, la especie más abundante en términos numéricos en el presente estudio, permitió conocer las características diagnósticas que la separan de otras especies, particularmente de *R. cortezensis*, que es muy similar en apariencia y que durante los primeros muestreos fue difícil de poder separar de *R. inornata*, incluso se llegó a pensar que dada la ausencia de reportes de hembras de *R. cortezensis* y el fuerte dimorfismo sexual que presentan estas especies, que los machos de *R. cortezensis* eran una sinonimia de *R. inornata*, como se cuestionó por muchos años con los machos de la raya mariposa *G. crebripuntata*, que se consideraban una sinonimia de *Gymnura marmorata*, y que recientemente fue confirmada como una especie válida

(Bizzarro, *et al.*, 2007). En el presente estudio por vez primera se examinaron 2 hembras de *R. cortezensis*. El análisis morfométrico comparativo entre estas dos especies permitió definir que dos variables del cartílago rostral (longitud preorbital y la longitud preoral) son las que hicieron posible la separación confiable de estas especies. El manejo y procesamiento de las capturas a bordo de las embarcaciones arrastreras no hacen distinción entre las especies de Rígidos, por lo que sus capturas se agruparon en la categoría de “mantas coreanas” o en la categoría general de “mantas”. La carencia actual de un registro de las capturas de las rayas espinosas, tanto de los productores, como de las autoridades pesqueras, dificultan poder evaluar el impacto que la pesca pudiera estar ejerciendo sobre cada una de estas especies, y si fuera el caso de que alguna de ellas ya estuviera siendo impactada negativamente, el manejo genérico de su producción podría estar ocultando dicho fenómeno, como ha sucedido en otras pesquerías multiespecíficas de rayas (Dulvy, *et al.*, 2000).

El estudio sobre la morfología externa de *R. inornata* permitió documentar el fuerte dimorfismo sexual que presenta, y que aparentemente esta ligado a la estrategia reproductiva de las hembras de producir grandes huevos contenidos en capsulas coriáceas, que son depositados en el sustrato marino. De tal forma que la selección natural favoreció que las hembras alcancen mayores tamaños particularmente en la cavidad abdominal, que los machos. Los limitados datos morfométricos de individuos juveniles de ambos sexos que se recolectaron en el presente estudio, junto con la examinación de la forma de los dientes de las mandíbulas, sugieren que el dimorfismo sexual en *R. inornata* se dispara cuando se alcanzan tallas cercanas a la madurez sexual, como lo explica Badyaev (2002). Si morfológicamente son similares los estadios tempranos de ambos sexos de *R. inornata*, y por ende su crecimiento y probablemente sus requerimientos ecológicos (alimentación, refugio, temperatura, entre otros), es factible que habiten juntos en zonas específicas del norte del Golfo de California (zonas de nacimiento y de crecimiento), diferentes a donde habitan

los individuos adultos, puesto que la pesca en el 2003 y 2004 incidió en rayas maduras realizando arrastres para la captura de merluza a profundidades de 100-250 m. Stewar Springer en 1967 ya documentaba la existencia de una segregación espacial por talla y estadios en los tiburones.

Por lo que respecta a los parámetros reproductivos que se determinaron para hembras y machos de *R. inornata*, se observó que las hembras alcanzaron la madurez sexual a una talla superior al de los machos, como se ha observado en otras especies de Rajiformes (Zeiner y Wolf, 1993, Oddone y Vooren, 2004, y Gallagher *et al.*, 2005a). El papel reproductivo que juegan las hembras es esencial en la dinámica poblacional de las especies de los elasmobranquios, ya que ellas invierten una considerable cantidad de energía, primero en el proceso de crecimiento y madurez de sus órganos reproductivos, y segundo, para producir grandes crías cuyas probabilidades de sobrevivir en el medio externo son mayores. La producción de grandes crías autosuficientes permite que la mortalidad natural por depredación se reduzca y la tasa de reclutamiento de estos ejemplares a las poblaciones adultas no sea afectada por la variabilidad ambiental como sucede con los huevecillos y las larvas de los peces óseos (Walker, 1998).

La fecundidad relativa por periodo reproductivo y anual (número de huevos producidos) así como el crecimiento o desarrollo embrionario (periodo de gestación) de *R. inornata* no pudieron ser estimados en el presente estudio. La notable ausencia en los arrastres de las cápsulas de la raya de California y de *R. rhina* y *R. velezi*, sugieren que las “áreas de depositación” de huevos no coincidieron con las áreas de arrastre. Todas las cápsulas examinadas de *R. inornata* en el presente estudio se obtuvieron del interior de hembras. Solo una cápsula con un embrión en formación fue recolectada durante el estudio en el mes de enero del 2004. La ausencia de hembras con capsulas en su interior con embriones en desarrollo, corrobora que el proceso de formación de las cápsulas y la depositación del huevo en ellas, y su liberación al medio se realiza en un periodo corto de tiempo,

probablemente de algunos días. El número de folículos grandes en los ovarios, los cuales fueron observados, medidos y contados, solo permitió estimar un número de huevos para un notable periodo reproductivo (septiembre-noviembre), pero si *Raja inornata* produce huevos todo el año como lo menciona Ebert (2003) para las costas de California, es probable que esta especie produzca de entre 40 y 100 huevos al año, lo que la ubicaría como una especie de alta productividad biológica dentro del grupo de los batoideos y de los elasmobranquios en general. No fue factible por lo mismo realizar estimados de la mortalidad natural que sufren las cápsulas de *R. inornata* en el norte del GDC, pero considero que esta pudiera ser significativa si la especie se reproduce durante todo el año con un pico reproductivo en otoño. Los pocos estudios de depredación sobre cápsulas de rayas espinosas, señala que los principales depredadores son los gasterópodos (Cox y Koob, 1993).

Lucifora y García (2004) realizaron un análisis sumamente interesante sobre las implicaciones de la depredación en los huevos de las rayas espinosas en sus historias de vida. Considerando que la mayoría de las especies de rayas presentan un intervalo de tallas de 300-1,200 mm de máxima longitud total (Dulvy y Reynolds, 2002), estos autores compilando los resultados de los estudios sobre depredación de huevos de rayas realizados hasta el 2002, estiman una tasa promedio de depredación sobre los huevos del 24% (para todas las especies estudiadas hasta ahora) que la aplican a un intervalo de fecundidades documentadas en rayas, para determinar que sobreviven a la depredación un total de entre 36 y 114 huevos por hembra cada año. Lo cual sustenta la noción de que *R. inornata* presenta un productividad biológica importante aún si sus cápsulas sufrieran importantes pérdidas por depredación de invertebrados en el Golfo de California.

En el caso de *R. rhina* y *R. velezi*, las tallas preliminares de primera madurez también mayores en las hembras que en los machos, pero superiores ambas a las determinadas a *R. inornata*. Es evidente que estas dos especies representan las especies más grandes del elenco de rayas

espinosas del norte del GDC. Una proporción estimada de 4 a 1 en las capturas entre *R. inornata* y *R. rhina* y *R. velezi*, podría inferir que estas dos especies habitan a un mayor profundidad de los 200 m en la región. Tampoco fue posible inferir sobre su el periodo reproductivo y el periodo de gestación de sus huevos dentro de las cápsulas.

La estimación de la edad en la raya de California resultó ser difícil, aunque la presencia de bandas concéntricas opacas y translúcidas en las vértebras de *R. inornata* confirmo su uso como estructura que refleja el crecimiento corporal de la especie. Aunque la variabilidad y sesgo en las lecturas entre los tres lectores estuvo por encima del índice óptimo de precisión, estas proporcionaron estimaciones de edad razonables si se comparan con las obtenidas para otras especies de rayas de características morfológicas similares (Cailliet y Goldman, 2004). Los valores de los índices de precisión en las lecturas fueron probablemente influenciados por la falta de experiencia en la interpretación de bandas de crecimiento en Rajiformes, particularmente en los lectores 2 y 3, quienes realizaron dos lecturas únicamente.

El caracterización del borde marginal y el cálculo de la razón del incremento marginal en las vértebras de *R. inornata* fue aparentemente infructuoso para poder validar de forma confiable la formación estacional de las bandas opacas y hialinas, particularmente en las vértebras de los animales más grandes o viejos de la muestra. En estas rayas adultas se presento una notable variabilidad en la estimación del *MIR*, pero al recalcularlo por intervalo de tallas para los sexos combinados, el *MIR* presentó un patrón más coherente a los calculados para otras especies de rayas. De hecho el *MIR* calculado en el presente estudio sugiere la formación de una banda hialina anual al final del año.

Esta patrón de bandas ha sido observado en los centros vertebrales de al menos 67 especies de elasmobranquios, incluyendo 7 especies de rayas espinosas (Cailliet y Goldman, 2004). Estos

patrones ha sido validados en 17 especies de elasmobranquios, y verificados en otras 37 especies (Cailliet y Goldman, 2004). Esto hace suponer que no hay razón aparente para que *R. inornata* siguiera una patrón distinto, aunque la falta de un mejor tamaño de muestra por mes y más representativo para los meses cálidos del año, aconsejan tomar con precaución esta afirmación. Aunque en el análisis vertebral los anillos de crecimiento alcanzaron los 9 años, en rayas inferiores a los 600 mm de L_T , es probable que la longevidad de esta especie este ligeramente por arriba de los 10 años, dado que en la muestra poblacional se observó una hembra de hasta 690 mm L_T , aún por debajo de la talla máxima citada por Ebert (2003) para *R. inornata* en aguas de California, de 760 mm L_T .

Los modelos de crecimiento de von Bertalanffy de 2 y 3 parámetros y los de Gompertz y el Logístico, se ajustaron perfectamente a los datos de talla-longitud de *R. inornata*, sin embargo la ausencia de vértebras de individuos por arriba de los 600 mm L_T ocasiono que se calcularan coeficientes de crecimiento superiores a los esperados en los Rajidos, 0.2-0.3 (Cailliet y Goldman, 2004) y el calculo de longitudes asintóticas inferiores a las tallas máximas documentadas para ambos sexos en el presente trabajo. Tales cálculos de k fueron poco razonables del punto de vista biológico. Solo cuando se ajustaron las curvas empleando la talla máxima observada en hembras y machos, los modelos calcularon coeficientes más apropiados para las características de crecimiento de *R. inornata*. Las curvas de crecimiento resultaron ser dimórficas entre los sexos lo que concuerda con el fuerte dimorfismo sexual que presentan machos y hembras de *R. inornata*. Las curvas de crecimiento calculadas para esta especie sin duda subestiman las edades de 1ra madurez estimadas para las hembras y machos de la raya de California subestiman. El estudio de edad y crecimiento que se realizó en *R. inornata* debe ser mejorado buscando una mejor representatividad de las edades

juveniles y más viejas de la población, además de obtener muestras vertebrales en los meses cálidos del año.

La finalidad de este trabajo fue determinar y conocer importantes parámetros biológicos de la historia de vida de la raya de California, que permitan evaluar y predecir su respuesta poblacional a la explotación comercial indirecta no cuantificada a la que esta sometida junto con otras especies del mismo grupo (Rájidos) y en el caso probable de que se desarrolle una pesquería directa sobre estas especies, como sucede en varias regiones del mundo. La falta de datos de captura y esfuerzo oficiales para este grupo particular de rayas, impide poder emplear modelos tradicionales de evaluación de poblaciones pesqueras (Máximo Rendimiento Sostenible).

Dada relación entre el crecimiento de un individuo y su reproducción (que tan rápido comenzará a reproducirse el individuo), los parámetros de crecimiento son modeladores de la estrategia reproductiva de dicho organismo. Estos parámetros están sometidos a presiones de selección natural que varían de acuerdo a las condiciones de distintos ambientes y situaciones (Stearns, 1994). Adams (1980) ya trataba de interpretar las historias de vida de los peces de importancia comercial a la luz de la teoría de selección denominada r/K postulada por MacArthur y Wilson (1967) y que íntimamente ligada al modelo logístico de crecimiento poblacional cuyos parámetros son precisamente “ r ” y “ K ”. Compilando datos de historias de vida de un número importante de peces (mortalidad natural, peso asintótico teórico o su equivalente en longitud, el coeficiente de crecimiento del modelo de crecimiento de von Bertalanffy, y la edad máxima), y empleando matrices de correlación, Adams encontró que las pesquerías basadas en especies consideradas “ K ” tendrían un alto rendimiento por recluta, pero habría muy pocos peces en la población y serían más susceptibles de ser sobreexplotadas, en cambio las pesquerías basadas en

especies “*r*” serían del tipo de explosión y fracaso (“*boom and bust*”), con grandes volúmenes de captura en un periodo corto de tiempo para luego agotarse y colapsarse.

Hoenig y Gruber (1990) se plantean la pregunta de que si es factible identificar aspectos de las historias de vida que estén fuertemente ligados a la capacidad de las especies de resistir una explotación. Evaluando aspectos particulares de las historias de vida de un número importante de especies de elasmobranquios como talla máxima, dimorfismo sexual, tasas de crecimiento, metabolismo, desarrollo, reproducción, migración y dispersión entre otros, concluyen que parámetros como la tasa mortalidad natural, la edad de madurez y la fecundidad, junto con la tasa intrínseca de incremento poblacional, son índices esenciales para definir la capacidad de resistencia de un elasmobranquio.

Walker (1998) se replanteó la pregunta hecha por Holden en 1973, sobre si se pueden desarrollar pesquerías sustentables a largo plazo en los elasmobranquios a la luz de la disminución de las tasas de capturas de pesquerías de tiburones industriales, artesanales y recreacionales que han sucedido en los últimos 40 años. Empleando estudios recientes y el resultado de la aplicación de técnicas de modelaje para recrear las respuestas denso-dependientes a los efectos de la disminución de las poblaciones (stocks) que indican que las poblaciones de tiburones pueden ser explotadas de forma sustentable, y si son cuidadosamente manejadas, estas pueden ser pesquerías sumamente estables. Walker (1998) define a las especies grandes de tiburones, como *Galeorhinus galeus*, *Carcharhinus plumbeus* y *Carcharodon carcharias* y numerosas especies de cazones espinosos, como especies de baja productividad biológica, mientras que especies como *Mustelus antarcticus*, *Rhizoprionodon terraenovae*, *Sphyrna tiburo* y *Prionace glauca*, como especies que poseen mayor productividad.

En ese mismo año Smith *et al.* (1998) analizaron la capacidad de reconstrucción poblacional de 26 especies de tiburones del Océano Pacífico. Hallaron que esta capacidad de reconstrucción poblacional está negativamente correlacionada con la edad de madurez sexual, y que entre las especies mayores de 200 cm de L_T , la mayor capacidad de reconstrucción se encuentra en las especies oceánicas.

Cortés en su destacado estudio titulado “*Life history patterns and correlations in sharks*” del año 2000, encuentra significativas correlaciones entre diversos parámetros biológicos analizando para ellos 230 poblaciones de tiburones de 164 especies distintas, entre las que destacan que la talla de los adultos y la talla de madurez exhiben un fuerte correlación positiva, estimando que la madurez sexual ocurre aproximadamente al 75% de la máxima talla de ambos sexos.

Recientemente varios autores ha sugerido que el tamaño de las especies de elasmobranquios posee una profunda influencia sobre el nivel de explotación sustentable. Estos trabajos correlacionan la máxima talla de las especies con la reducción de sus poblaciones (Walker y Hislop, 1998, Dulvy *et al.*, 2000, Stevens *et al.*, 2000), el tamaño de las especies y sus historias de vida con la potencial poblacional de disminución (Frisk *et al.*, 2001). Usando la tasa potencial de crecimiento poblacional (r'), Jennings *et al.* (1999) conectaron las estrategias de las historias de vida a la capacidad de resistencia de las poblaciones a la presión por pesca en el Mar del Norte. Estos autores proporcionaron evidencias de que las especies más grandes, que maduran más tarde, y de lento crecimiento son mucho más susceptibles a disminuciones poblacionales cuando son explotadas. Frisk *et al.* (2001) calcularon la tasa potencial de crecimiento poblacional (r') para los elasmobranquios como grupo y encontraron una asociación entre el aumento de la talla corporal con una disminución de r' .

Por otra parte Frisk *et al.* (2002) analizaron los datos disponibles de las historias de vida de tres especies de rayas del Atlántico Occidental: *Leucoraja erinacea*, *L. ocellata* y *Dipturus laevis* para determinar su tasa de crecimiento poblacional y su susceptibilidad de disminución poblacional bajo un régimen de explotación comercial. Las características poblacionales de estas especies fueron estimadas a partir de matrices estructuradas por edades. Las tasas intrínsecas de crecimiento poblacional para *L. erinacea*, *L. ocellata* y *D. laevis* fueron: 0.21, 0.13 y 0.20, respectivamente. Los análisis de elasticidad indicaron que la supervivencia de los juveniles contribuyen más al crecimiento poblacional en *L. erinacea* y *L. ocellata*, mientras que para *D. laevis* fue la supervivencia de los adultos. Estos autores encontraron que en ausencia de mortalidad por pesca la elasticidad de la reproducción fue baja para todas las especies, sin embargo, a niveles elevados de explotación la contribución de la fecundidad en el crecimiento de la población, aumenta. Según Frisk *et al.* (2001) la relación entre edad de madurez sexual y la esperanza de vida es logarítmica en los elasmobranquios, sugiriendo que las especies de rayas más longevas pasan la mayor parte de su vida como adultos maduros. Esto lleva a la hipótesis de que múltiples años reproductivos, o la supervivencia en los adultos, son de mayor importancia para *D. laevis* que para las otras dos especies.

Considerando los argumentos anteriores, y analizando los parámetros biológicos estimados para la raya de California, *R. inornata*, como relación talla-peso, talla de nacimiento (inferida, no observada), talla de primera madurez para ambos sexos, máxima longitud observada, la fecundidad estimada (inferida), y los parámetros de crecimiento de los modelos aplicados, puede considerarse a esta especie como una raya relativamente productiva del punto de vista biológico, cuya estrategia de vida está sustentada en un rápido crecimiento que le confiere una madurez sexual relativamente temprana, si se le compara con otras especies de elasmobranquios. Posteriormente su etapa de

madurez la dedicara a producir un número importante de huevos durante su vida reproductivamente activa. Estas características demográficas de *R. inornata* permiten con cierta confiabilidad poder contestar la pregunta inicial que se planteó en el presente estudio, ¿Es posible explotar de forma sustentable los Rájidos que habitan el Golfo de California? Para el caso de la raya de California la respuesta es, si puede ser explotada del punto de vista comercial, pero bajo un estricto mecanismo de monitoreo de los parámetros demográficos con la finalidad de observar posibles fluctuaciones en ellos, que pudieran indicar una disminución a causa de la pesca.

En cambio, la situación puede ser completamente distinta, para *R. rhina* y *R. velezi* dadas sus mayores tallas de madurez sexual y por ende, edades de primera madurez, y su longevidad de al menos más de 20 años, lo que las hace ser susceptibles a la pesca. Si estas especies comparten el mismo hábitat con *R. inornata*, es probable que una fracción importante de los individuos más longevos (más grandes) de *R. rhina* y *R. velezi*, hayan sido ya removidos por la pesca de arrastre, más cuando las aletas pectorales de estas especies eran particularmente valiosas para la empresa que las explotaba y comercializaba a Corea del Sur. Si es así *R. inornata* favoreciéndose de una mayor disponibilidad de alimento pudiera estar ocupando dicho espacio, y su población se encuentra en expansión. Una segunda hipótesis consideraría que *R. rhina* y *R. velezi* habitan en un mayor gradiente de profundidad (> 250 m) en el norte del Golfo de California y la mayor parte de su población no ha sido impactada por la pesca de arrastre de la merluza.

Si el sector pesquero del Golfo de California plantea la posibilidad de desarrollar una pesquería de arrastre profundo para la captura de estas especies, los estudios sobre las historias de vida de estas especies son esenciales para poder predecir la posible respuesta poblacional. Además con el reciente planteamiento de varios grupos de investigación que inciden en la región, de la necesidad de desarrollar un plan de manejo ecosistémico para el Golfo de California, el

conocimiento de los parámetros biológicos de este grupo de peces batoideos es necesario para conocer la estructura y función de las comunidades que se ubican por arriba de los 100 m de profundidad.

VI. CONCLUSIONES.

En el norte del Golfo de California habita un elenco de especies de batoideos Rajiformes constituido por la raya de California, *Raja inornata* (California skate) (Jordan y Gilbert, 1881); la raya chillona, *Raja velezi* (rasptail skate)(Chirichigno, 1973); la raya hocicona, *Raja rhina* (longnose skate) (Jordan y Gilbert, 1880), la raya de Ecuador, *Raja equatorialis*, (ecuatorial skate) (Jordan y Bollman, 1890); y la raya de Cortéz, *Raja cortezensis* (Cortez skate). Estas especies son capturadas de forma incidental durante las operaciones de arrastre de pesca de la merluza, que se realiza a profundidades entre los 100 y los 230 m. Durante el un periodo corto 1999-2003 los desembarques de *R. rhina*, *R. velezi* y *R. inornata* fueron exportadas a Corea del Sur.

A partir de 7 viajes de pesca de arrastre que se realizaron entre febrero del 2003 y abril del 2004, se determinó que *R. inornata* fue la especie de Rájido más abundante en términos numéricos.

El análisis alométrico de 26 variables morfométricas, y la examinación de la forma de los dientes de las mandíbulas superiores e inferiores de hembras y machos, determinó la presencia de un marcado dimorfismo sexual en los individuos adultos de *R. inornata*.

El análisis discriminante entre las variables morfométricas de *R. inornata* y *R. cortezensis* permitido determinar que los caracteres más útiles que permiten identificar y separar correctamente a estas dos especies, fueron la distancia del morro al ancho más grande del disco, las longitudes pectoral anterior, posterior pectoral, preorbital, prenatal, preoral, y las distancias entre las primera y

la quinta aberturas branquiales y la distancia entre la cloaca y la punta distal de la aleta caudal, son características diagnósticas

Por lo que respecta a la biología reproductiva de *R. inornata*, el crecimiento de las estructuras reproductivas internas en las hembras, ovarios, folículos ováricos, y glándulas nidamentarias, y en machos, la longitud de los mixopterigios, testículos y de las glándulas del clasper, permitieron estimar confiablemente las tallas de madurez sexual para cada sexo.

La hembras de *R. inornata* presentaron una talla de madurez sexual mayor (500 mm de L_T) al de los machos (450 mm de L_T). La talla teórica del 50% de madurez (L_{T50}) para los machos se calculo en 443 mm L_T , y en 509 mm L_T para las hembras. Los machos de la raya hocicona, *R. rhina*, maduran aproximadamente a los 700 mm L_T y en el caso de las hembras entre los 820 y 825 mm L_T . Las tallas de madurez sexual estimadas para raya chillona, *R. velezi*: fueron: machos, 650 mm L_T y hembras, 900 mm L_T .

Los datos reproductivos de *R. inornata* proporcionaron cierta evidencia que el ciclo reproductivo es anual con un pico reproductivo en otoño, el cual puede durar de septiembre a enero, periodo en que se observaron los mayores diámetros en las glándulas nidamentarias, los folículos ováricos más grandes, los mayores valores del índice gonadosomático y el mayor número de hembras con capsulas en diferentes estadios de desarrollo

El número promedio de folículos grandes observados en las ovarios de hembras maduras fue 11.2 ± 0.39 con un intervalo de 4-20. Aparentemente las hembras de *R. inornata* producen entre 9 y 13 cápsulas por periodo reproductivo.

La distribución batimétrica tanto de los individuos inmaduros como maduros de ambos sexos de *R. inornata* que fueron capturados durante el periodo de estudio, sugiere que no hay una segregación batimétrica de tipo reproductivo.

La caracterización del borde marginal de las vértebras torácicas y el análisis mensual de la razón del incremento marginal (*MIR*) sugieren la formación anual de una banda opaca y una banda translúcida en *R. inornata*.

Los datos de talla –edad de *R. inornata* generaron los parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy para hembras: $L_{\infty} = 580.1$, $k = 0.60/\text{año}$ y $t_0 = -0.86$. Para los machos, $L_{\infty} = 537.9$, $k = 0.59/\text{año}$ y $t_0 = -0.96$ y para los sexos agregados, $L_{\infty} = 567.2$, $k = 0.57/\text{año}$ y $t_0 = -0.92$. Los diferentes modelos de crecimiento presentaron una significativa bondad de ajuste a los datos de talla-edad.

Comparando los parámetros de crecimiento calculados a partir de los modelos de crecimiento para ambos sexos de la raya de California, las presentaron las mayores longitudes asintóticas teóricas y mayores coeficientes de crecimiento. La edad de primera madurez para las hembras de *R. inornata* se estimó en 2.9 años y 2.4 para los machos.

Las características demográficas de *R. inornata* permiten poder caracterizarla como una especie especialmente productiva del punto de vista biológico, dentro del grupo de rayas espinosas y de los elasmobranquios en especial. Esta historia de vida le permitiría resistir una moderada explotación comercial en el Golfo de California. No así para las rayas *R. rhina* y *R. velezi*, especies que presentan parámetros biológicos que las hacen ser altamente susceptibles a la pesca.

VIII. LITERATURA CONSULTADA.

- Adams, P. B. 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fishery Bulletin*, 78:1-11.
- Agnew, D. J., Nolan, C. P. & Pompert, J. 1999. Management of the Falkland Islands skate and ray fishery, p. 268-284. *En: Case studies of the management of elasmobranch fisheries* (Shotton, R., ed.). FAO Fisheries Technical Paper 378.
- Aguiar A. A., Gallo, V., y J. L. Valentin. 2004. Using the size independent discriminant analysis to distinguish the species of *Myliobatis* Cuvier (Batoidea: Myliobatidae) from Brazil. *Zootaxa* 464: 1-7.
- Álvarez-Borrego, S. 2003. Physical oceanography, p. 41-59. *En: A new island biogeography of the Sea of Cortés* (Case, T.J., Cody, M.L., y Ezcurra, E., eds.). Oxford University Press: New York, NY.
- Álvarez-Borrego, S., y R. Lara-Lara, 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California, p. 555-567. *En: The Gulf of California and Peninsular Province of the Californias*. J.P. Dauphin and B.R. Simoneit (eds.). American Association of Petroleum Geologists Memoir 47.
- Álvarez-Borrego, S., Rivera, J.A., Gaxiola-Castro, G., Acosta-Ruiz, M.J. and Schwartzlose, R.S. 1978. Nutrients en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 5: 21-36.
- Anderson, E. D. 1990. Fishery models as applied to elasmobranch fisheries, p. 473-484. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. (H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, eds.), *National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service* 90.
- Angelier, J., B. Colleta, L. Chorowicz, L. Ortlieb, y C. Rangin. 1981. Fault tectonics of the Baja California peninsula and the opening of the Sea of Cortez, Mexico, *Journal of Structural Geology*, 3 (4): 347-357.

- Aurioles-Gamboa, D. 1993. Biodiversidad y situación actual de los mamíferos marinos en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Vol. Esp. 44: 397-412.
- Badyaev, A. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspectiva on the evolution of sexual size dimorphism. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 17: 369-378.
- Bass, A. J. 1973. Análisis and description of variation in the proporcional dimensions of Scyliorhinid, Carcharhinid and Sphyrnid sharks. *South African Association for Marine Biological Research. Oceanographic Research Institute Investigational Report* 32: 1-28.
- Beamish, R. J. y D. A. Fournier, 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38:982-983.
- Beamish, R. J. y G. McFarlane. 1983. The forgotten requirement for validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112: 735-743.
- Beverton, R. J. H., y S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Min. Agric. Fish., *Fish. Invest.* (Ser. 2) 19, 533 p.
- Bigelow, H. B. y W. C. Schroeder. 1953. Sawfishes, guitarfishes, skates, rays, chimaeroids. En: *Fishes of the Western North Atlantic. Memoirs of the Sears Foundation of Marine Research* 1 (2): 1-588.
- Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Márquez-Farias, J. F., y Hueter, R. E. 2007. Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fisheries Research* 84: 137-146
- Bizzarro, J. J., Smith, W. D., Hueter, R. E., Tyminski, J., Márquez-Farias, J. F., Castillo-Géniz, J. L., Cailliet, G. M. y Villavicencio-Garayzar, C. 2007. The Status of Shark and Ray Fishery Resources in the Gula of California: Applied Research to improve Management and Conservation. A report to the David and Lucile Packard Foundation. 237 p.
- Bone, Q.; y B. L., Roberts. 1969. The density of elasmobranchs. *Journal of Marine Biology Association United Kingdom*. 49: 913-937.

- Bonfil, R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*, 341. 119 p.
- Braccini, J. M. y G. E. Chiaramonte 2002a. Biología de la raya *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) (Batoidea: Rajidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 179-188.
- Braccini, J. M. y Chiaramonte, G. E. 2002b. Intraspecific variation in the external morphology of the sand skate. *Journal of Fish Biology* 61, 959-972. doi:10.1006/JFBI.2002.2111.
- Braccini, J. M. y G. E., Chiaramonte 2002c. Reproductive biology of *Psammobatis extenta*. *Journal of Fish Biology* 61, 272-288. doi:10.1006/jfbi.2002.2048
- Brander, K. 1981. Dissappearance of common skate *Raia batis* from Irish Sea. *Nature*, 290: 48-49.
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwest Atlantic, p. 17-28. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, (eds.), National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service 90.
- Bray, N.A., y J. M., Robles. 1991. Physical oceanography of the Gulf of California, p. 511-533. *En: The Gulf of California and Peninsular Province of the Californias*. J.P. Dauphin and B.R. Simoneit, (eds.), American Association of Petroleum Geologists Memoir 47.
- Brusca, R.C., Findley, L.T., Hastings, P.A., Hendrickx, M.E., Cosio, J.T., y A. M., van der Heiden. 2005. Macrofaunal diversity in the Gulf of California, p. 179-202. *En: Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico* (Carton, J.L., Ceballos, G., and Felger, R.S., eds.). Oxford University Press: New York, NY.
- Bruton, M. N. 1990. Trends in the life-history styles in vertebrates: an introduction to the second ALHS volume. *Environmental Biology of Fishes* 28: 7-16.
- Cailliet, G. M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review, p 157-165. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*, W. S. Pratt, Jr., S. H. Gruber, y T. Taniuchi, (eds.), NOAA Technical Report 90.

- Cailliet, G. M. y Goldman, K. J. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes, p 399-447. En: Carrier J., Musick, J.A., Heithaus M. R. (eds). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, Boca Raton, FL.
- Cailliet, G. M., L. K. Martin, D. Kusher, P. Wolf y B. A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. NOAA Tech. Rep. NMFS, 8:157-165.
- Cailliet, G. M., R. L. Radke, y B. A. Welden. 1986. Elasmobranch age determination and verification: a review, p. 345-359. En: *Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes*, T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi, y K. Matsuura (eds), Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Cailliet, G. M., Smith, W.D., Moillet, H.F. y K. J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes*, 77: 211-228.
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision, and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59: 197-242.
- Campana, S. E., M. C. Annand, y J. I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124: 131-138.
- California Department of Fish and Game 2001. California's Living Marine Resources: A Status Report 2001. California Department of Fish and Game, The Resources Agency. W. S. Leet, C. M. Dewees, R. Klingbeil & Larson, E. J. (eds.). 594 p.
- California Department of Fish and Game. 2007. Final 2005 California Commercial Landings:<\\www.dfg.ca.gov/marine/landings05/table7.pdf> [Consulta: 20 de agosto del 2007].
- Carrier, J. C., Pratt, H. L., Jr., y J. I. Castro. 2004. Reproductive biology of elasmobranchs, p. 269-286. En: *Biology of sharks and their relatives*. Carrier, J.C., Musick, J.A. y M.R. Heithaus (eds.), CRC Press, Boca Raton, Estados Unidos de Norteamérica.

- Carlander, K. D. 1969. *Handbook of fresh fishery biology*. Volume 1. Iowa Univ. Press, Ames.
- Carleton, D. A., Carpenter, D. A. y P.J. Weber. 1990. Mechanisms of interannual variability of the Southwest United States summer rainfall maximum. *Journal of Climate* 3: 999-1015.
- Carlson, J. K., E. Cortés, y D. Bethea. 2003. Life history and population dynamics of the finnetooh shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 101: 281-292.
- Casey, J. M. & Myers, R. A. 1998. Near extinction of a large, widely distributed fish. *Science*, 281: 690-691.
- Castillo-Geniz, J. L. 1992. Diagnóstico de la Pesquería de Tiburón de México. Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Pesca, México, D.F. 76 pp.
- Castillo-Géniz, J. L., Márquez-Farías, J. F., Rodríguez de la Cruz, M. C., Cortés, E., y A. Cid del Prado. 1998. The Mexican artisanal fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. *Marine and Freshwater Research* 49: 611-620.
- Castro, J. I., P. M. Bubucis, y N.A. Overstrom. 1988. The reproductive biology of the chaindogfish, *Scyliorhinus retifer*. *Copeia*: 740-746.
- Castro-Aguirre, J. L., Arvizu, M. J., y Páez, J. B. 1970. Contribución al conocimiento de los peces del Golfo de California. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Tomo XXXI, 107-181.
- Castro-Aguirre, J. L. y H. P. Espinosa. 1996. Listados Faunísticos de México. VII. Catálogo Sistemático de las Rayas y Especies Afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideiomorpha). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 pp.
- Cerna, J. y C. Oyarzún. 1998. Talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial en merluza común, *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848) del área de la pesquería industrial de la zona de Talcahuano, Chile. *Invest. Mar.*, Valparaíso, 26: 31-40.

- Clark, E. y K. von Schmidt. 1965. Sharks of the central Gulf Coast of Florida. *Bulletin of Marine Science*, 15: 13-83
- Compagno, L. J. V. 1990. Shark exploitation and conservation, p. 391-414. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*, H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, (eds.), National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service 90.
- Compagno, L. J. V. 1999 Checklist of living elasmobranchs, p 471-498. *En: Sharks, Skates and Rays*. W.C. Hamlett, Ed., Johns Hopkins University Press, Baltimore..
- Compagno, L. J. V. 2005. Checklist of Living Chondrichthyes, p. 503-548 *En: Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, batoids, and chimaeras*, W.C. Hamlett. (Ed.),. Series Reproductive Biology and Phylogeny, University of Queensland, Science Publishers.
- Compagno, L. J. V., Ebert, D. A. y P. D. Cowley. 1991. Distribution of offshore demersal cartilaginous fishes (Class Chondrichthyes) off the west coast of southern Africa, with notes on their systematics. *South African Journal of Marine Science* 11: 43–139.
- Conrath C.L., Gelsleichter, J., y J. A. Musick. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100: 674-682.
- Correia, J. P. y I. M. Figueiredo. 1997. A modified decalcification technique for enhancing growth bands in deep-coned vertebrae of elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* 50: 225-230.
- Cortés, E. 1997. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research* 39: 199-208.
- Cortés, E. 2000. Life-history patterns and correlations in sharks. *Rev. Fish. Sci.* 8:299-344.
- Cousseau, M. B., Figueroa, D. E. y J. M. Díaz de Astarloa. 2000. Clave de identificación de las rayas del litoral marítimo de la Argentina y Uruguay (Chondrichthyes, Familia Rajidae). *Mar de la Plata Publicaciones Especiales INIDEP*.

- Cox, D. L., y T. J. Koob. 1993. Predation on elasmobranch eggs. *Environmental Biology of Fishes* 38: 117-125.
- Cross, J. N. 1988. Aspects of the biology of two scyliorhinid sharks, *Apristurus brunneus* and *Parmaturus xaniurus*, from the upper continental slope off southern California. *Fishery Bulletin*, 86 (4):691-702.
- Chang, W. Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 1208-1210.
- Chen, C. T., Leu, T. C. y S-J, Joung. 1988. Notes on Reproduction in the Scalloped Hammerhead, *Sphyrna lewini*, in Northeastern Taiwan Waters. *Fishery Bulletin*, 86(2): 389-393.
- Chen, Y., Jackson, D.A., y H.H. Harvey. 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1228-1235.
- Chirichigno, N. 1973. Nuevas especies de peces de los géneros *Mustelus* (Fam. Triakidae), *Raja* (Familia Rajidae) y *Schedophilus* (Fam. Centrolophidae). Informe Instituto del Mar del Perú-Callao 42:1-40.
- Daiber, F. C. 1960. A technique for age determination in the skate, *Raja eglanteria*. *Copeia* (3): 258-260.
- Dodd, J. M. 1983. Reproduction in cartilaginous fishes (Chondrichthyes), p. 31-95. *En: Fish Physiology Vol. IXA*, W. A. Hoar, D. J. Randall y E. M. Donaldson (eds.), New York: Academia Press
- Dolgov, A. V., Grekov, A. A., Shestopal, I. P., y K. M. Sokolov. 2005. By-catch of skates in trawl and long-line fisheries in the Barents Sea. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 357-366.
- DuBuit, M. H. 1972. Age et croissance de *Raja batis* et de *Raja naevus* en Mer Celtique. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 37: 261-265.

- Du Buit, M. H. 1976. The ovarian cycle of the cuckoo ray, *Raja naevus* (Muller and Henle), in the Celtic Sea. *Journal of Fish Biology*, 8: 199-207.
- Dulvy, N. K., y J. D., Reynolds. 1997. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, Vol. 264, Number 1386: 1309-1315. Doi 10.1098/rspb.1997.0181.
- Dulvy, N. K., Metcalfe, J. D., Glanville, J., Pawson, M. G. y. J. D. Reynolds. 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conservation Biology*, 14 (1): 283-293.
- Dulvy, N. K. y J. D., Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology*, 16: 440-450.
- Ebert, D. A. 2003. Sharks, rays and chimeras of California. University of California Press, Berkeley, California. 284 p.
- Ebert, D. A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *Journal of Fish Biology* 66: 618-649. doi:10.1111/j.1095-8649.2005.00628.x.
- Ebert, D. A. y L. J. V. Compagno. 2007. Biodiversity and systematics of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes* 80: 111-124.
- Enriquez-Andrade, R., Anaya-Reyba, G., Barrera-Guevara, J.C., Carvajal-Moreno, M. A., Martínez-Delgado, M. E., Vaca-Rodríguez, J., y C. Valdés-Casillas. 2005. An analysis of critical areas for biodiversity conservation in the Gulf of California region. *Ocean and Coastal Management* 48, 31-50.
- Eschmeyer, W. N., E. S. Herald y H. Hammann. 1984. *A field guide to Pacific coast fishes of North America from the Gulf of Alaska to Baja California*. Houghton Mifflin Co., Boston, Massachusetts.
- Fabens, A. J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* 29: 265-289.

- FAO. 2007. FAO Fisheries and Aquaculture Department Summary Tables of Fisheries Statistics, Yearbooks of Fisheries Statistics, Capture Production 2004, <ftp://ftp.fao.org/fi/stat/summary/summ_04/default.htm> [Consulta: 20 de agosto del 2007].
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and Process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review Ecology Systematics* 28: 659-87.
- Feduccia, A. y B. H., Slaughter. 1974. Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible role in differential niche utilization. *Evolution* 28: 164-168.
- Feldheim, K.A., S. H. Gruber, y M. V. Ashley. 2001. Multiple paternity of a lemon shark litter (Chondrichthyes: Carcharhinidae). *Copeia*: 781-786.
- Francis, M. P., Maolagáin, y J. D. Stevens. 2001. Age, growth, and sexual maturity of two New Zealand endemic skates, *Dipturus nasutus* and *D. innominatus*. *N.Z. J. Mar. Freshwater Res.* 35: 831-842.
- Frisk, M. G., Miller, T. J. 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 Sciences*, 58: 969-981.
- Frisk, M. G., Miller, T. J. y M. J. Fogarty. 2002. The population dynamics of 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.
- Gallagher, M. y C. P. Nolan. 1999. A novel method for the estimation of age and growth in rajids using caudal thorns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 1590-1599.
- Gallagher, M., C. P. Nolan, y F. Jeal. 2005a. Age, growth and maturity of the commercial ray species from the Irish Sea. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35: 47-66.
- Gallagher, M., C. P. Nolan, y F. Jeal. 2005b. The structure and growth processes of caudal thorns. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, Vol. 35: 125-129.

- Gastil, G., J. Minch, y R.P. Phillips. 1983. The Geology and Ages of Islands, p. 13-25. *En: Island Biogeography in the Sea of Cortez*, J. Case and M.L. Cody (eds.), University of California Press, Los Angeles.
- Garman, S. M. 1913. The Plagiostomia (sharks, skates and rays). *Memoirs of Harvard Museum of Comparative Zoologie*, 36: 1-528.
- Gburski, C. M., S. K. Gaichas y D. K. Kimura. 2007. Age and growth of big skate (*Raja binoculata*) and longnose skate (*R. rhina*) in the Gulf of Alaska. *Environmental biology of fishes*, Volume 80, Numbers 2-3/octubre de 2007 (version electrónica): 337-349.
- Gedamke, T., DuPaul, W. D., y J. A. Musick. 2005. Observations on the life history of the barndoor skate, *Dipturus laevis*, on Georges Bank (Western North Atlantic), *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, Vol. 35: 67-78.
- Girard, M. y M. H., Du Buit. 1999. Reproductive biology of two deep-water sharks from British Isles, *Centroscymsus coelolepis* and *Centrophorus squamosus* (Chondrichthyes: Squalidae). *Journal of Marine Biology Association United Kingdom*, 79:923-931.
- Goldman, K. 2004. Age and growth of elasmobranch fishes, p. 97-132. *En: Elasmobranch fisheries management techniques*, J. A. Musick, J.A. y R. Bonfil, R. (eds.). Asia Pacific Economic Cooperation Fisheries Working Group y IUCN Shark Specialist Group.
- Goosen, A. J. J., y M. J. Smale. 1997. A preliminary study of the age and growth of the smoothhound shark *Mustelus mustelus* (Triakidae). *S. Afr. J. Mar. Sci.* 18:85-91.
- Gordon, I. 1993. Pre-copulatory behaviour of captive sandtiger sharks, *Carcharias taurus*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 159-164.
- Gould, S.J. 1965. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*. 41: 587-640.
- Gould, J. L. y C. G. Gould. 1997. *Sexual selection: mate choice and courtship in nature*. Scientific American Library, Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 277 p.

- Gutiérrez, G., y J. I. González. 1999. Predicciones de mareas de 1990: estaciones mareográficas del CICESE, Informe Técnico OC-89-01. CICESE, Ensenada.
- Haddon, M. 2001. Modelling and quantitative methods in fisheries. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, 406 p.
- Hamlett, W. C. 1999. Male reproductive system, 444-470. *En: The Biology of Elasmobranchs Fishes: Sharks, Skates and Rays*, W. C. Hamlett (ed.), The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Hamlett, W. C. y T. J., Koob. 1999. Female reproductive system, p 398-443. *En: The Biology of Elasmobranchs Fishes: Sharks, Skates and Rays*, W. C. Hamlett (ed.), The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Hastings, P.A. 2000. Biogeography of the tropical eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *J. Linn. Soc. Lond. Zool.* 128: 319-335.
- Helfman, G. S., B. B. Collette y D. E. Facey. 1997. *The Diversity of Fishes*. Blackwell Science, Malden, Estados Unidos. 528 p.
- Henderson, A. C., Arkhipkin, A. I. y J. N., Chtcherbich. 2005. Distribution, growth and reproduction of the white-spotted skate *Bathyraja albomaculata* (Norman, 1937) around the Falkland Islands. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35: 79-87.
- Hilborn, J. M. y C. J., Walters. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, London, U.K. p. 570.
- Hobson, M. A. 1930. A note on the formation of the egg case of the skate. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 16: 577-581.
- Hoenig, J. M. y S. H., Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management, 1-16. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. (H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, eds.), National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service 90.

- Holden, M. J. 1973. Are long-term sustainable fisheries for elasmobranchs possible?. p. 360-367. *En: Fish Stocks and Recruitmen*". Rapports et Procès-Verbaux des Réunions Conseil International Pour l'Exploration de la Mer, 64.
- Holden, M. J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions, p. 117-137. *En: Sea Fisheries Research*, Harden-Jones, F. R. (ed.), Elek Science, London.
- Holden, M. J. 1975. The fecundity of *Raja clavata* in British waters. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 36 (2): 110-118.
- Holden, M. J. 1977. Elasmobranchs, p. 187-215. *En: Fish Population Dynamics*, G.A. Gulland (ed.), Wiley, London.
- Holden, M. J., Rout, D. W., y C. N., Humphreys. 1971. The Rate of egg laying by three species of ray. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 33: 335-339.
- Hubbs, C. L. y R. Ishiyama. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skates (Rajidae). *Copeia*, 483-491.
- Ishihara, H. 1987. Revision of the Western North Pacific Species of the Genus *Raja*. *Japanese Journal of Ichthyology*. Vol. 34 (3): 241-285.
- Ishihara, H. 1990. The skates and rays of the Western North Pacific: An overview of their fisheries, utilization, and classification, p. 485-497. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. (H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, eds.), National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service 90.
- Ishihara, H. y R. Ishiyama. 1985. Two New North Pacific Skates (Rajidae) and a Revised Key to *Bathyraja* in the Area. *Japanese Journal of Ichthyology*. 32(2): 143-179.
- Ishiyama, R. 1958. Studies on the rajid fishes (Rajidae) found in the waters around Japan. *Journal of the Shimonoseki University, College of Fisheries*, 7(2/3): 193-394, pls. 1-3.

- Ishiyama, R. 1967. Fauna Japonica. Rajidae (Pisces). *Biogeogr. Soc. Japan*, Tokyo, vi+84 pp., 32 pls.
- Jennings, S., Reynolds, J. D., y S. C. Mills. 1997. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 333-339.
- Jennings, S., Greenstreet, S. P. R. y J. D., Reynolds. 1999. Structural change in a exploited fish community: a consequence of differential fishing effect on species with contrasting life histories. *Journal of Animal Ecology*, 68: 617-627.
- Jordan, S.D. y C. H. Bollman. 1890. Descriptions of new species of fishes collected at the Galápagos Islands and along the coast of the United States of Colombia, 1877-88. *Proceedings of the United States National Museum* 12: 149-183.
- Jordan, S.D. y C. H. Gilbert. 1880. Description of a new species of ray, *Raja rhina*, from the coast of California. *Proceedings of the United States National Museum* 3: 251-253.
- Jordan, S. D. y C. H. Gilbert. 1881. Description of a new species of ray (*raia stellulata*) from Monterrey, California. *Proceedings of the United States National Museum*, Vol. IV. 27:133-135.
- Kahru, M., Marinote, S. G., Lluch-Cota, S. E., Páres-Sierra, A., y G. Mitchell. 2004. Ocean color variability in the Gulf of California: scales from the El Niño-La Niña cycle to tides. *Deep Sea Research II* 51: 139-146.
- Kajiura, M. S. y T. C., Tricas. 1996. Seasonal dynamics of dental dimorphism in the atlantic stingray *Dasyatis Sabina*. *The Journal of Experimental Biology* (199): 2297-2306.
- King, J. R. y G. A. McFarlane. 2003. Marine fish life history strategies: applications to fishery management. *Fishery Management and Ecology* 10: 249-264.
- Klimley, A. P. 1980. Observation in courtship and copulation in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Copeia*: 878-882.

- Koob, T. J., P. Tsang, y I. P. Callard. 1986. Plasma estradiol, testosterone, and progesterone levels during ovulatory cycle of little skate, *Raja erinacea*. *Biology of Reproduction*. (35): 267-275.
- Kuhnz, L. A., Bizzarro, J. J., Chaney, L. y D. A. Ebert. 2006. In situ video observations of deep-living skates and rays in the central and eastern North Pacific. 22nd Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, abstract.
- Lavín, M.F., Durazo, R., Palacios, E., Argote, M.L., and Carrillo, L. 1997. Lagrangian observations of the circulation in the northern Gulf of California. *J. Physical Oceanogr.* 27: 2298-2305.
- Leible, M. D. 1988. Revisión de métodos para estudios taxonómicos de rayas (Rajiformes, Rajidae). *Gayana Zoologica* 52, 15-93.
- Lessa, R., Marcante-Santana, F., y P. Duarte-Neto. 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. *Environmental Biology of Fishes* 77: 309-315.
- Lluch-Belda, D., Magallón, F. J., y R. A., Schwartzlose. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: possible causes. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 27, 136-140.
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Aureoles-Gamboa, D., Bautista-Romero, J. J., Brusca, R. C., Duarte-Cervantes, R., Cortés-Altamirano, R., Del Monte-Luna, Pablo, Esquivel-Herrear, A., Fernández, G., Hendrickx, M. E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., López-Martínez, J., Marinote, S. G., Nevárez-Martínez, M. O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Sierra-Parés, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C. A., Schwartzlose, R. A., y Sierra-Beltrán, A.P. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, 73: 1-26.
- Lombardi, J. 1998. *Comparative Vertebral Reproduction*, Kluwer Academic Publishers, Boston, Estados Unidos de Norteamérica, 469 p.
- Lucifora, L. O. 2003. Ecología y Conservación de los Grandes Tiburones Costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata. 406 p.

- Lucifora, L. O., y V. B., García. 2004. Gastropod predation on egg cases of skates (Chondrichthyes, Rajidae) in the southwestern Atlantic: quantification and life history implications. *Marine Biology* 145: 917-922.
- Luer, C. A. y P. W., Gilbert. 1985. Matin behavior, egg deposition, incubation period, and hatching in the clearnose skate, *Raja eglanteria*. *Environmental Biology of Fishes*, Vol. 13, No. 3, pp. 161-171.
- Mabragaña, E. & Cousseau, M. B. (2004). Reproductive biology of two sympatric skates in the south-west Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. *Journal of Fish Biology* 65: 559-573.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. 203 p.
- MacLeod, N. y P. L. Forey. 2002. Introduction: morphology, shape, and phylogenetics, p. 1-7. *En: Morphology, Shape and Phylogeny*, MacLeod, P. y P. L. Forey (eds.). *Systematics Association Special Volume Series 64*.
- Maluf, L. Y. 1983. Physical Oceanography, p. 26-45. *En: Island Biogeography in the Sea of Cortez*, T.J. Case and M.L. Cody (eds.), University of California Press, Los Angeles.
- Mann, K. H., y J. R. N., Lazier. 1996. *Dynamics of marine ecosystems*. Biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Science: Oxford, England. 394 p.
- Marinone, S.G. 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *J. Geophysical Res.* 108(C10): 23.1-23.27.
- Márquez-Farías, J. F. 2002. The artisanal ray fishery in the Gulf of California: Development, Fisheries Research and Management Issues. *Shark News* 14, July 2002. <http://www.ufl.edu/fish/Organizations/SSG/sharknews/sn14>.
- Márquez-Farías, J. F., y M. del P., Blanco-Parra. 2006. Las rayas del Golfo de California, p. 303-337. *En: Sustentabilidad y Pesca Responsable en México: Evaluación y Manejo*. Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA.

- Martin, L. y G. D. Zorzi. 1993. Status and review of the California skate fishery, p. 39-52. En: *Conservation Biology of Elasmobranchs*. S. Branstetter (ed.). NOAA Tech. Rep. NMFS 115.
- Martins, I.A., Martins, C. L. y M. H. de A. Leme. 2005. Biological parameters and population structure of *Psammobatis extenta* in Ubatuba region, north coast of the State of São Paulo, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 1113-1118
- McFarlane, G. A., King, J. R. y M. W. Saunders. 2002. Preliminary study on the use of neural arches in the age determination of bluntnose sixgill sharks (*Hexanchus griseus*). *Fishery Bulletin*, 100: 861-864.
- MacLeod, N. y P. L. Forey. 2002 Introduction: morphology, shape, and phylogenetics, p. 1-7. En: *Morphology, Shape and Phylogeny. Systematics*, Association Special Volume Series 64. MacLeod, P. and P. L. Forey (Eds.).
- McFarlane, G. A. y J. R. King. 2006. Age and growth of big skate (*Raja binoculata*) and longnose skate (*Raja rhina*) in British Columbia waters. *Fisheries Research* 78: 169-178.
- Mamuris, Z., Apostolidis, A. P., Panagiotaki, P., Theodorou, A. J. y C., Triantaphyllidis. 1998. Morphological variation between red Mollet populations in Greece. *Journal of Fish Biology* 52, 107-117.
- Maruska K. P., E. G. Cowie, y T. C. Tricas. 1996. Periodic gonadal activity and protracted mating in elasmobranch fishes. *Journal of Experimental Zoology*. 276: 219-232.
- Matta, M. E. y D. R. Gunderson. 2007. Age, growth, maturity, and mortality of the Alaska skate, *Bathyraja parmifera*, in the eastern Bering Sea. *Environmental Biology of Fishes* 80 (2-3): 309-323.
- McEachran, J. D. 1976. Reply to: Sexual dimorphism in skates (Rajidae). *Evolution* 31: 218-220.
- McEachran, J. D. 1977. Variation in *Raja garmani* and the status of *Raja lentiginosa* (Pisces: Rajidae). *Bulletin of Marine Science*, 27(3): 423-439.

- McEachran, J. D. y J. A., Musick. 1975. Distribution and relative abundance of seven species of skates (Pisces: Rajidae) which occur between Nova Scotia and Cape Hatteras. *Fishery Bulletin* 73: 110–136.
- McEachran, J. D. y L. J. V. Compagno. (1979). A further description of *Gurgesiella furvescens* with comments on the interrelationships of Gurgesiellidae and Pseudorajidae (Pisces: Rajoidei), *Buletin Marine Science*, 29:530-553.
- McEachran, J. D. y M. Stehmann. 1984. A new species of skate, *Neoraja carolinensis*, from off the southeastern United States (Elasmobranchii: Rajoidei). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 97, 724-735.
- McEachran, J. D. y T. Miyake. 1984. Comments on the skates of the tropical eastern pacific: one new species and three new records (Elasmobranchii: Rajiformes). *Proccedings of. The Biological Society of Washington*. 97 (4): 773-787.
- McEachran, J. D. y R. E. Matheson, Jr. 1985. Polychromatism and Polymorphism in *Breviraja spinosa* (Elasmobranquii, Rajiformes), with Description of Three New Species. *Copeia*: 1035-1052.
- McEachran, J. D. y T. Miyake. 1988. A new species of skate from the Gulf of California (Chondrichthyes, Rajoidei). *Copeia*: 877-886.
- McEachran, J. D., Seret, B. y T. Miyake. 1989. Morphological variation within *Raja miraletus* and Status of *R. ocellifera* (Chondrichthyes, Rajoidei). *Copeia*: 629-641.
- McEachran, J. D. y T. Miyake. 1990. Zoogeography and Bathymetry of Skates (Chondrichthyes, Rajoidei), p. 305-326. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. (H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, eds.), National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service 90.
- McEachran, J. D. y K. A., Dunn. 1998. Phylogenetic analysis of skates, a morphologically conservative clade of elasmobranchs (Chondrichthyes, Rajidae). *Copeia* (2): 271-290.

- McEachran, J. D. y G. Notarbartolo di Sciara. 1995. Peces Batoideos, p. 647-1200. *En: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. y Niem, V. H. (Eds.). Volumen II. Vertebrados – Parte 1. Roma, FAO, Vol. II.
- McEachran, J. D. y N., Aschliman. 2004. Phylogeny of Batoidea, p. 78-113. *En: Biology of Sharks and Their Relatives*. Carrier, J. C., Musick, J. A. & Heithaus, M. R. (eds.), Boca Raton, Florida.
- McGarigal, K., Cushman, S. y S., Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, New York. 283 pag.
- Mollet, H. F., Cliff, G., Pratt, H. L. Jr., y J. D. Stevens. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fishery Bulletin* 98: 299-318.
- Mollet, H. F., Ezcurra, J. M., y J. B. O. Sullivan. 2002. Captive biology of the pelagic stingray *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832). *Marine and Freshwater Research*, 53: 531-541.
- Natanson, L. J. 1993. Effect of temperature on the band deposition in the little skate, *Raja erinacea*. *Copeia* (1): 199-206.
- Natanson, L., y G. Cailliet. 1986. Reproduction and development of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. *Copeia*, 4: 987-994.
- Natanson, L. J., J. G. Casey, y N. E. Kohler. 1995. Age and growth estimates for the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin*. 193:116-126
- Nevárez-Martínez, M. O. 1990. Producción de huevos de la sardine monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*) en el Golfo de California: una evaluación y crítica. Tesis de Maestría, CICESE, Ensenada, México.
- Parsons, G. R. 1983. The reproductive biology of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson). *Fishery Bulletin*, 81:61-73.

Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press. 329 p.

Pisces Conservation LTD. 2005. Simply Growth. Pisces@irchouse.demon.co.uk, www.pisces-conservation.com.

Powles, P. M. y S.M. Warlem. 1988. Estimation of hatch periods for yellow perch, based on otolith reading from juveniles (age-0). *Trans. Amer. Fish. Soc.* 5:60-67.

Prasad, R. R. 1948. Observations on the nidamental glands of *Hydrolagus colliei*, *Raja rhina* and *Platyrrhinoidis triseriatus*. *Copeia*, No. 1: 54-57.

Pratt, H. L., Jr., 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fishery Bulletin*, U.S. 77:445-470.

Pratt, H. L., Jr., 1993. The storage of spermatozoa in the oviducal glands of Western North Atlantic sharks. *Environmental Biology of Fishes*, 38: 139-149.

Pratt, H. L. Jr., y J. G. Casey. 1990. Shark reproductive strategies as a limiting factor in directed fisheries, with a review of Holden's method of estimating growth-parameters, p. 97-109. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. (H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, eds.), National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service 90.

Oddone, M. C. y G. Velasco. 2004. Size at maturity of the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae) in the SW Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 293-296.

Oddone, M. C. y C. M. Vooren. 2004. Distribution, abundance and morphometry of *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903)(Elasmobranchii:Rajidae) in southern Brazil, Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 2 (3): 137-144.

Oddone, M. C. y C. M. Vooren. 2005. Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) off southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1095-1103.

- Oddone, M. C. & Amorim, A. F. 2007. Length-weight relationships, condition and population structure of the genus *Atlantoraja* (Elasmobranchii, Rajidae, Arhynchobatidae) in Southeastern Brazilian waters, SW Atlantic Ocean. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 38: 43-52.
- Oddone, M. C., Paesch, L. y W. Norbis. 2005. Size at first sexual maturity of two species of rajoid skates, genera *Atlantoraja* and *Dipturus* (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae), from the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 70-72.
- Oddone, M. C., Amorim, A. F., Mancini, P. L., Norbis, W. y G., Velasco. 2007a. The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841)(Chondrichthyes: Rajidae) in southeastern Brazil, SW Atlantic Ocean. *Sciencia Marina* 71 (3): 593-604.
- Oddone, M. C., Amorim, A. F., Mancini, P. L. y W. Norbis. 2007b. Size composition, monthly condition factor and morphometrics for fishery-dependent samples of *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes: Rajidae), off Santos, Southeast Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5 (3): 415-424.
- Olsen, A. M. 1954. The biology, migration, and growth rate of the school shark, *Galeorhinus australis* (MacLeavy; Carcharhinidae) in south-eastern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 5: 353-410.
- Parsons, G. R. 1982. The reproductive biology of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Fishery Bulletin*, U.S, 81: 61-73.
- Parsons, G. R. y H. J., Grier. 1992. Seasonal changes in shark testicular structure and spermatogenesis. *Journal of Experimental Zoology*, 261: 173-184.
- Piercy, A. P., Gelsleichter, J., y F. F. Snelson. 2005. Morphological changes in the clasper gland of the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*, associated with the seasonal reproductive cycle. *Journal of Morphology*, 267:109-114.
- Prasad, R. R. 1948. Observations on the nidamental glands of *Hydrolagus coliei*, *Raja rhina* and *Platyrrhinoidis triseriatus*. *Copeia* (1): 54-57.

- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fis. Res. Board Can.* 191: 1-382.
- Ridewood, W.G. 1921. On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. *Physiol. Trans. R. Soc. Ser. B. Biol.* 210: 311-407.
- Roden, G.E. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California, p. 30-58. *En: Marine geology of the Gulf of California: a symposium* (Van Andel, T.H., and Shor, G.G. Jr., eds.). American Association of Petroleum Geologists Memoir 3.
- Rossouw, G. J. 1987. Function of the liver and hepatic lipids of the lesser sand shark, *Rhinobatos annulatus* (Muller & Henle). *Comparative Biochemical Physiology B*, 86: 785-790.
- Sáez, S. y J. Lamilla. 2004. Sexual homodonty in *Bathyraja griseocauda* (Norma 1937) from the Southern Eastern Pacific (Chile) (Chondrichthyes, Rajidae: Arhynchobatidae). *Journal of Applied Ichthyology* 20, 189-193.
- SAGARPA. 2007. Anuario Estadístico de Pesca 2003. <www.siap.sagarpa.gob.mx/integra/Pesquero/AnPes2003.pdf>. [Consulta: 20 de agosto del 2007].
- Salinas-Zavala, C. A., Lluch-Belda, D., Hernández-Vázquez, S., y D. B., Lluch-Cota. 1998. La aridez en el noroeste de México: un análisis de su variabilidad espacial y temporal. *Atmósfera* 11: 29-44.
- Salvador, V., Balbuena J. A. y J. A. Raga. 1996. Contribution to the taxonomy of the family Campulidae Odhner, 1926 (Digenea) by means of a morphometric multivariate analysis. *Systematic Parasitology* 33: 13-22.
- Santana, F. M. y R. Lessa. 2004. Age determination and growth of the night shark (*Carcharhinus signatus*) off the northeastern Brazilian coast. *Fishery Bulletin* 102: 156-167.
- SAS Institute, Inc. 1988. SAS/STAT, release 6.03 edition. SAS Institute, Inc., Cary, NC.

- Schwartz, F. J. 1983. Shark ageing methods and age estimation of scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, and dusky, *Carcharhinus obscurus*, sharks based on vertebral ring counts, p. 167-174. En: *Proceedings of the International Workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes and sharks*. E. D. Prince y L. M. Pulos (eds.). NOAA Technical Report NMFS 8, Miami, Florida.
- Schwing, F.B., Murphree, T., deWitt, L., y P. M., Green. 2002. The evolution of oceanic and Atmospheric anomalies in the northeast Pacific during the El Niño and La Niña events of 1995-2001. *Prog. Oceanog.* 54: 459-491.
- SePesca. 1990. Anuario estadístico de Pesca 1988. México: Secretaría de Pesca. Dirección General de Programación e Informática, México.
- Shea, B. T. 1985. Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *Journal of Zoology*, London 206: 367-390.
- Siqueiros-Beltrones, D. A. 1990. Morphometric analysis of sharks of the genus *Carcharhinus* Blainville, 1816: *C. limbatus* (Valenciennes, 1841) and *C. brevipinna* (Müller & Henle, 1841) from Mexican waters. *Scientia Marina* 54: 349-358.
- Simpson, J. H., A.J. Souza, y M.F. Lavín. 1994. Tidal mixing in the Gulf of California, p. 169-182. En: *Mixing and Transport in the Environment*, K.J. Beven, P.C. Chatwin, y J.H. Millbank (eds.) John Wiley, New York.
- Smith, S. E. , Au, D. W., y C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 of Pacific sharks. *Mar. Freshwaters Res.*, 49: 663-678.
- Snelson, F. F., Willams-Hooper, S. E., y T. H., Schmid 1989. Biology of the bluntnose stingray, *Dasyatis sayi*, in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science*, 45: 15-25.
- Springer, S. 1967. Social organization of shark populations, p. 149-174. En: *Sharks, skates and rays* (Gilbert, P. W., Mathewson, R. F. y Rall, D. P., eds), Baltimore, John Hopkins Press.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1969. *Biometry*. 1st ed. W. H. Freeman and Company, San Francisco. 776 p.

- Sosebee, K. A. 2005. Maturity of Skates in Northeast United States Waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 141-153.
- Soto-Mardones, L., Marinone, S.G., y Parés-Sierra, A. 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 25(1): 1-30.
- StatSoft. 1998. *STATISTICA* for Windows (Volumen I & III), (2nd. Edition). StatSoft, Inc.
- Stearns, S. C. 1994. The Evolution of the Life Histories. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos, 249 p.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K. y P. A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476-494.
- Sulikowski, J. A., Morin, M. D., Suk, S. H. y W. Huntting Howell. 2003. Age and growth estimates of the winter skate (*Leucoraja ocellata*) in the western Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*, 101: 405-413.
- Sulikowski, J. A., Tsang, P. C. W., y W. H., Huntting. 2004. An annual cycle of steroid hormone concentrations and gonad development in the winter skate, *Leucoraja ocellata*, from the western Gulf of Maine. *Marine Biology*, 144: 845-853.
- Sulikowski, J. A., Kneebone, J., Jurek, J., Danley, P. D., W. Huntting Howell y P. C. W. Tsang. 2005a. Age and growth estimates of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*, 103: 161-168.
- Sulikowski, J. A., Kneebone, J., Elzey, S., Jurek, J., Danley, P. D., Huntting W. H., y P. C. W., Tsang. 2005b. The reproductive cycle of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*. 103: 536-543.
- Sulikowski, J. A., Elzey, S., Kneebone, J., Jurek, J., Huntting, W. H., y P. C. W. Tsang. 2007. The reproductive cycle of the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. *Marine and Freshwater Research*, 58: 98-103.

- Tanaka, S., Yoshihisa, S., Hioki, S., Hidenao, A., Nishi, G., Yano, K., y K., Suzuki. 1990. The reproductive biology of the frilled shark, *Chlamydoselachus anguineus*, from Suruga Bay, Japan. *Japanese Journal of Ichthyology*, 37: 273-291.
- Taniuchi, T. 1990. The role of elasmobranchs in Japanese fisheries, p. 415-426. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. (H.L. Pratt, Jr., S.H. Gruber, and T. Taniuchi, eds.), *National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report, National Marine Fisheries Service* 90.
- Templeman, W. 1944. The life-history of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) and the vitamin A values of dogfish liver oil. Nfld. Gov., Dep. Nat. Resour., *Fisheries Research Bulletin*. 15:1-100.
- Teshima, K. 1981. Studies on the reproduction of the Japanese smooth dogfishes, *Mustelus manazo* and *Mustelus griseus*. *Journal of Shimonoseki University of Fisheries*, 29:113-199.
- Thompson, J. E. 2006. Age, growth and maturity of the longnose skate (*Raja rhina*) on the US West coast and sensitivity to fishing impacts. Unpublished MS Thesis. Oregon State University, Corvallis, OR, 147 pp.
- Tregenza, T. 2000. Evolutionary dynamic sperm. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 85-86.
- Tricas, T. y E. M. Le Feuvre. 1985. Mating in the reef white-tip shark *Triaenodon obesus*. *Marine Biology*, 84: 233-237.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Human Biology*, 10:181-213.
- Wakeford, R. C. y D. J., Agnew. 2004. Management of the Falkland Islands multispecies ray fishery: Is species-specific management required? *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 35: 309-324.
- Walker, P. A. y H. J. L., Heessen. 1996. Long-term changes in ray populations in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 1085-1093.

- Walker, P. A. y J. R. G., Hislop. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the presente day. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 392-402.
- Walker, T. I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research*, 49: 553-572.
- Walker, T. I. 2004. Chapter 13. Management measures. p. 285-321. *En: Technical Manual for the Management of Elasmobranchs*, J. A. Musick & R. Bonfil (eds.), Asia Pacific Economic Cooperation Secretariat, Singapore.
- Walker, T. I. 2005. Reproduction in fisheries science, p. 81-127. *En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras*. (Ed. W. C. Hamlett.), Science Publishers Inc., Enfield, New Hampshire, Estados Unidos de Norteamérica.
- Walmsley-Hart, S. A., Saber, W. H. H. y C. D., Buxton. 1999. The biology of the skates *Raja Wallacei* and *R. pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the Agulhas Bank, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 21: 165-179.
- Waring, G. T. 1984. Age, growth, and mortality of the little skate off the Northeast Coast of the United States. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 314-321.
- Wourms, J. P. 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *American Zoologist*, 17: 379-410.
- Yudin, K. G., y G. M. Cailliet. 1990. Age and growth of the gray smoothhound, *Mustelus californicus*, and the brown smoothhound, *M. henlei*, sharks from central California. *Copeia* 1990: 191-204.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*, 4th edn. New Jersey, Prentice Hall. 718 p.
- Zeiner, S. J. y P., Wolf. 1993. Growth characteristics and estimates of age at maturity of two species of skates (*Raja binoculata* and *Raja rhina*) from Monterey Bay, California, p. 87-99. *En: Conservation Biology of Elasmobranch* (Branstetter, S., ed.) NOAA Technical Report, NMFS 115.

Zeitzschel, B. 1969. Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.* 3:201-207.