



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**BIOLOGÍA DEL PEZ GUITARRA *Rhinobatos*
productus (Ayres, 1856), EN BAJA
CALIFORNIA SUR, MÉXICO.**

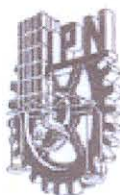
TESIS

QUE PARA OBTENER EL RADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA:

CAROLINE ANNE DOWNTON HOFFMANN

LA PAZ, B. C. S., MEXICO. ENERO DE 2007.



SIP-14

INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO****ACTA DE REVISION DE TESIS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 10:00 horas del día 7 del mes de Diciembre del 2006 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

**"BIOLOGÍA DEL PEZ GUITARRA *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856),
EN BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"**

Presentada por el alumno:

DOWNTON

Apellido paterno

HOFFMANN

materno

CAROLINE ANNE

nombre(s)

Con registro:

A	0	2	0	1	0	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

PRÉSIDENTE

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CARDENAS

SECRETARIO

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

SEGUNDO VOCAL

DR. OSCAR SUGA NISHIZAKI

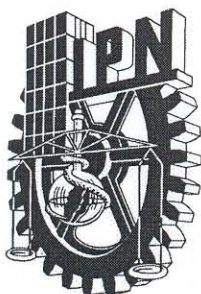
TERCER VOCAL

DR. MICHEL CAILLIET

EL PRESIDENTE DEL COMITÉ

**L. P. N.
CICIMAR
DIRECCIÓN**

DR. RAFAEL CERVANTES GUATE



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 14 del mes Diciembre del año 2006, el (la) que suscribe CAROLINE ANNE DOWTON HOFFMANN alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro A020105 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA y cede los derechos del trabajo titulado: "BIOLOGÍA DEL PEZ GUITARRA *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856), EN BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: cdownton@uabcs.mx galvan.felipe@gmail.com
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

CAROLINE ANNE DOWTON HOFFMANN

nombre y firma

INDICE

LISTA DE FIGURAS	v
LISTA DE TABLAS	x
GLOSARIO	xiii
RESUMEN	xv
ABSTRACT	xvii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVO	6
2.1. Objetivos particulares	6
3. ÁREA DE ESTUDIO	8
3.1. Laguna San Ignacio	9
3.2. Bahía Magdalena	11
4. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA	
4.1. MATERIAL Y MÉTODOS	15
4.2. RESULTADOS	18
4.2.1. Distribución temporal	18
4.2.2. Composición de tallas	19
4.2.3. Madurez sexual	21
Machos	21
Hembras	23
4.2.4. Proporción de sexos	26
4.2.5. Crecimiento embrionario	27
4.2.6. Fecundidad	29
4.2.7. Ciclo reproductivo	31
4.3. DISCUSIÓN	
4.3.1. Distribución temporal	32
4.3.2. Composición de tallas	32
4.3.3. Madurez sexual	33
4.3.4. Proporción de sexos	35
4.3.5. Crecimiento embrionario	36

4.3.6. Fecundidad	38
4.3.7. Ciclo reproductivo	38
5. ALIMENTACIÓN	
5.1. MATERIAL Y MÉTODOS.....	41
5.2. RESULTADOS	46
5.2.1. Espectro trófico en Bahía Almejas	50
5.2.2. Espectro trófico en Laguna San Ignacio	54
5.2.2.1. Espectro trófico Sexos	59
5.2.2.2. Estadio de madurez	66
Hembras.....	66
Machos.....	66
5.2.3. Variación temporal de las especies presa	77
5.2.4. Análisis ecológicos.....	77
5.2.4.1. Amplitud trófica	77
5.2.4.2. Traslapo de dieta	78
5.3. DISCUSIÓN	
5.3.1. Estado de digestión	80
5.3.2. Espectro trófico	81
5.3.2.1. Espectro trófico por sexos.....	86
5.3.2.2. Estadio de madurez	84
5.3.3. Variación temporal de las especies presa	85
5.3.4. Análisis ecológicos.....	87
5.3.4.1. Amplitud trófica	87
5.3.4.2. Traslapo de dieta	88
6. EDAD Y CRECIMIENTO	
6.1. MATERIAL Y MÉTODOS.....	90
6.2. RESULTADOS	94
6.2.1. Procesamiento de las vértebras.....	94
6.2.2. Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total	95
6.2.3. Relación peso-longitud total.....	99
6.2.4. Determinación de la edad	104

6.2.5. Estructura por edades.....	105
6.2.6. Validación de la edad.....	107
6.2.7. Retrocálculo de longitudes.....	108
6.2.8. Crecimiento y estimación de los parámetros de crecimiento	108
6.3. DISCUSIÓN	
6.3.1. Procesamiento de las vértebras.....	113
6.3.2. Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total	113
6.3.3. Relación peso-longitud total.....	114
6.3.4. Determinación de la edad	115
6.3.5. Estructura por edades.....	115
6.3.6. Validación de la edad.....	116
6.3.7. Retrocálculo de longitudes.....	118
6.3.8. Crecimiento y estimación de los parámetros de crecimiento	118
7. DEMOGRAFÍA	
7.1. MATERIAL Y MÉTODOS.....	121
7.2. RESULTADOS	133
7.2.1. Sobrevivencia l_x	133
7.2.2. Fecundidad b_x	135
7.2.3. Tabla de vida	137
7.2.4. Sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a los	139
parámetros de entrada	
7.2.5. Escenarios con mortalidad por pesca	141
7.2.6. Estimación de F crítica (F_{crit})	146
7.3. DISCUSIÓN	
7.3.1. Sobrevivencia l_x	148
7.3.2. Fecundidad b_x	151
7.3.3. Tabla de vida.....	152
7.3.4. Sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a los	156
parámetros de entrada	
7.3.5. Escenarios con mortalidad por pesca	160
7.3.6. Estimación de F crítica (F_{crit})	165

8. DISCUSION GENERAL.....	168
9. CONCLUSIONES	176
10.LITERATURA CITADA.....	180

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1.	Área de estudio, indicando las lagunas costeras en las cuales se realizó el muestreo.	9
Fig. 2.	Zona I, Laguna San Ignacio; Zona II, Bahía Almejas.	14
Fig. 3.	Longitud obtenida a cada ejemplar de <i>R. productus</i> , la “V” indica el área de donde se extrajeron las vértebras.	16
Fig. 4.	Distribución temporal de hembras y machos del pez guitarra en el área de estudio.	18
Fig. 5.	Composición de tallas de <i>Rhinobatos productus</i> , para el total de los datos.	19
Fig. 6.	Estructura de tallas del pez guitarra en Bahía Almejas.	20
Fig. 7.	Estructura de tallas del pez guitarra en Laguna San Ignacio.	20
Fig. 8.	Crecimiento alométrico de los gonopterigios de <i>R. productus</i> durante todo el muestreo.	21
Fig. 9.	Crecimiento alométrico de los gonopterigios de <i>R. productus</i> para los machos de Bahía Almejas.	22
Fig. 10.	Crecimiento alométrico de los gonopterigios de <i>R. productus</i> para los machos de Laguna San Ignacio.	22
Fig. 11.	Desarrollo de los ovocitos de <i>R. productus</i> durante todo el periodo de muestreo.	23
Fig. 12.	Desarrollo de los ovocitos de <i>R. productus</i> para las hembras de Bahía Almejas.	24
Fig. 13.	Desarrollo de los ovocitos de <i>R. productus</i> para las hembras de Laguna San Ignacio.	24
Fig. 14.	Madurez sexual en hembras de <i>R. productus</i>	25
Fig. 15.	Incremento mensual del diámetro de los ovocitos del pez guitarra	25
Fig. 16.	Condición del oviducto durante todo el año de <i>R. productus</i> , indicando la presencia de huevos o embriones.	28

Fig. 17.	Promedio mensual de las longitudes totales embrionarias de <i>R. productus</i>	28
Fig. 18.	Longitud promedio mensual de los embriones de <i>R. productus</i> , y promedio mensual de la temperatura en Bahía Almejas.	29
Fig. 19.	Fecundidad embrionaria de <i>R. productus</i> , en relación a la talla materna.	30
Fig. 20.	Fecundidad ovárica de <i>R. productus</i> , en relación a la talla materna.	30
Fig. 21.	Ciclo reproductivo de <i>R. productus</i>	31
Fig. 22.	Estructura de tallas del pez guitarra utilizados para el análisis de alimentación.	47
Fig. 23.	Porcentaje de repleción de los estómagos con alimento de <i>R. productus</i>	47
Fig. 24.	Curvas acumulativas por frecuencia de aparición indicando el promedio y la desviación estándar en todos los estómagos de <i>R. productus</i> en Laguna San Ignacio, así como por sexo.	48
Fig. 25.	Curvas acumulativas por frecuencia de aparición indicando el promedio y la desviación estándar, en cada uno de los estómagos por estado de madurez, hembras maduras, hembras inmaduras, machos maduros y machos inmaduros.	49
Fig. 26.	Porcentaje de estómagos con alimento y vacíos de <i>Rhinobatos productus</i> en Bahía Almejas, B.C.S.	50
Fig. 27.	Estructura de tallas del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Bahía Almejas, B.C.S.	50
Fig. 28.	Espectro trófico del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Bahía Almejas, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa.	52
Fig. 29.	Porcentaje de estómagos con alimento y vacíos de <i>Rinobatos productus</i> en Punta Delgadito, B.C.S.	54
Fig. 30.	Estructura de tallas del pez guitarra <i>Rinobatos productus</i> en Punta Delgadito B.C.S.	55

Fig. 31.	Espectro trófico del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa.....	56
Fig. 32.	Total de estómagos de machos y hembras de <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio.	59
Fig. 33.	Espectro trófico en hembras del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa	60
Fig. 34.	Espectro trófico en machos del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa	63
Fig. 35.	Espectro trófico en hembras inmaduras del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa.....	67
Fig. 36.	Espectro trófico en hembras maduras del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa.....	70
Fig. 37.	Espectro trófico en machos inmaduros del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa.....	72
Fig. 38.	Espectro trófico en machos del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa.	74
Fig. 39.	Distribución mensual de las especies presa del pez guitarra y la temperatura promedio del periodo 2002-2005.	77
Fig. 40.	Corte longitudinal de una vértebra de <i>R. productus</i> , mostrando los brazos y las marcas de crecimiento.	94
Fig. 41.	Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de <i>R. productus</i> para hembras y machos.	96

Fig. 42.	Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), para el total de los organismos en las dos áreas.	97
Fig. 43.	Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de <i>R. productus</i> para Bahía Almejas y Laguna San Ignacio.	98
Fig. 44.	Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de <i>R. productus</i> para el total de hembras y machos.	99
Fig. 45.	Relación peso-longitud de <i>R. productus</i> para hembras y machos.	101
Fig. 46.	Relación peso-longitud para el total de los organismos en las dos áreas.	102
Fig. 47.	Relación peso-longitud de <i>R. productus</i> para Bahía Almejas y Laguna San Ignacio.	103
Fig. 48.	Relación peso-longitud de <i>R. productus</i> para el total de hembras y machos.	104
Fig. 49.	Grupos de edad determinados a partir de las bandas de crecimiento en las vértebras de hembras y machos de <i>R. productus</i>	105
Fig. 50.	Estructura por edades por sexo de <i>R. productus</i> para Bahía Almejas y Laguna San Ignacio.	106
Fig. 51.	Comportamiento del ancho del margen hialino con respecto a la temperatura superficial del mar promedio mensual a través de un ciclo anual.	107
Fig. 52.	Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de <i>R. productus</i> para el total de la muestra.	108
Fig. 53.	Distribución de la frecuencia de tallas por grupo de edad en hembras y machos de <i>R. productus</i>	109
Fig. 54.	Estimaciones del modelo de crecimiento de von Bertalanffy para hembras y machos con los datos observados.	110
Fig. 55.	Estimación de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Logístico y Gompertz, con los datos retrocalculados para las hembras de <i>R. productus</i>	111

Fig. 56.	Estimación de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Logístico y Gompertz, con los datos retrocalculados para los machos de <i>R. productus</i>	112
Fig. 57.	Curvas de sobrevivencia utilizadas para generar los diferentes escenarios de tablas de vida.	135
Fig. 58.	Tasa anual de crecimiento poblacional (λ) resultado de la simulación de tablas de vida aplicando la mortalidad natural (rombo negro), probando la sensibilidad a la Emax (rombos grises) y edad de 1ª madurez (rombos azules).	141
Fig. 59.	Tasa anual de crecimiento poblacional (λ) aplicando la mortalidad por pesca (rombo negro), probando la sensibilidad al aumento de M en un 50% (rombos grises) y un 100% (rombos azules).	144
Fig. 60.	Tasa anual de crecimiento poblacional (λ) variando la edad de reclutamiento aplicando la mortalidad total obtenida mediante la Curva de Captura (rombo negro), B y H (1956) por tallas (rombos grises) y B y H (1956) por edades (rombos azules).	146
Fig. 61.	Valores de F_{crit} a diferentes edades de primera captura para <i>Rhinobatos productus</i> , estimados mediante la simulación de tablas de vida.	147

LISTA DE TABLAS

Tabla I.	Proporción de sexos anual y total de adultos y embrionaria de <i>R. productus</i>	26
Tabla II.	Proporción de sexos durante los meses de mayor abundancia de <i>R. productus</i>	27
Tabla III.	Número de estómagos por mes de <i>Rhinobatos productus</i> analizados durante el periodo 2002 a 2005, señalando la presencia o ausencia de alimento.	46
Tabla IV.	Espectro trófico del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Bahía Almejas, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	53
Tabla V.	Espectro trófico del pez guitarra <i>Rhinobatos productus</i> en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	57
Tabla VI.	Espectro trófico de las hembras del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	61
Tabla VII.	Espectro trófico de los machos del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	64
Tabla VIII.	Espectro trófico de las hembras inmaduras del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	68
Tabla IX.	Espectro trófico de las hembras maduras del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	71

Tabla X.	Espectro trófico de los machos inmaduros del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	73
Tabla XI.	Espectro trófico de los machos maduros del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).	75
Tabla XII.	Valores del Índice de Levin indicando la amplitud del espectro trófico.	78
Tabla XIII.	Valores del Índice de Morisita-Horn indicando la sobreposición de la dieta.	79
Tabla XIV.	Valores de a y b, coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre zonas, para la relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total.	95
Tabla XV.	Valores de a y b, coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre sexos, para relación la entre el diámetro de la vértebra y la longitud total.	97
Tabla XVI.	Valores de a y b, coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre zonas de estudio, para la relación peso-longitud total.	100
Tabla XVII.	Valores de a y b, coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre sexos, para la relación peso-longitud total.	102
Tabla XVIII.	Parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy para hembras (n=321) y machos (n=98) de <i>R. productus</i> , determinados a partir de los datos observados.	110
Tabla XIX.	Parámetros de crecimiento de los tres modelos, obtenidos para hembras (n=321) y machos (n=98) de <i>R. productus</i> , determinados a partir de los datos retrocalculados.	111
Tabla XX.	Estimación de la mortalidad natural para las hembras de <i>Rhinobatos productus</i>	133

Tabla XXI.	Sobrevivencia anual por edad según los seis esquemas de mortalidad.	134
Tabla XXII.	Fecundidad por edad utilizada para la generación de las tablas de vida del pez guitarra, indicando únicamente la producción de hembras.	136
Tabla XXIII.	Tabla de vida generada para el pez guitarra.	138
Tabla XXIV.	Parámetros resultantes del análisis demográfico del pez guitarra, aplicando únicamente la mortalidad natural en los escenarios 1 a 3 y mortalidad duplicada en el primer año de vida en los escenarios del 4 al 6.	139
Tabla XXV.	Parámetros resultantes del análisis demográfico del pez guitarra, aplicando la mortalidad natural obtenida mediante el método de P y W (1984) en los escenarios 7 a 9, variando la edad máxima Emax.	140
Tabla XXVI.	Parámetros resultantes del análisis demográfico de <i>R. productus</i> , aplicando la mortalidad natural variable por edad de P y W (1984) escenario 2 y variando la edad de primera reproducción (1ª rep), escenarios 10 y 11.	141
Tabla XXVII.	Estimación de la mortalidad total (Z) para las hembras de <i>Rhinobatos productus</i>	142
Tabla XXVIII.	Escenarios del análisis demográfico del pez guitarra, aplicando la mortalidad por pesca, aumentando la mortalidad natural en un 50% (escenarios 15-17) y un 100% (escenarios 18-20).	143
Tabla XXIX.	Escenarios del análisis demográfico del pez guitarra, variando la Edad de Reclutamiento aplicando la mortalidad total obtenida mediante la Curva de Captura (escenarios 21-23), B y H (1956) por tallas (escenarios 24-26) y B y H (1956) por edades (escenarios 27-29).	145
Tabla XXX.	Estimaciones de F_{crit} para <i>Rhinobatos productus</i> , como resultado de la simulación por medio de análisis demográficos.	147

GLOSARIO

Amplitud trófica: Selección de la dieta con respecto a un número potencial de tipos alimenticios (Gerking, 1994).

Bentónicos: Organismos que viven y están asociados al sustrato o fondo marino, desde las zonas de poca profundidad a las llanuras abisales (Weisz, 1972).

Crecimiento isométrico: Cuando las partes de un organismo crecen de manera proporcional. En este caso, el valor de la pendiente, en la relación peso-longitud, es cercano o igual a 3.

Depredador: Organismo que mata a otro para alimentarse de él (Real Academia Española, 1992).

Diapausa: Detenimiento del desarrollo embrionario, en el cual el embrión después de una fase de gástrula continua sus divisiones para formar la capa de células que va a utilizar para alimentarse a partir del vitelo.

Especialista: Especies que presentan selectividad en el alimento, concentrando su energía en la búsqueda de ciertas presas (Calow y Tytler, 1985).

Espectro trófico: Total de componentes alimenticios de la dieta de un organismo (Day *et al.*, 1989)

Generalista: Especies que no presentan selectividad en el alimento o por una presa en particular (Calow y Tytler, 1985).

Grupo de edad: Conjunto de peces de la misma edad con el mismo número de bandas de crecimiento en la vértebra.

Hábito alimenticio: Estudio detallado que provee una descripción del alimento que es ingerido recientemente por los organismos con el fin de comprender la interacción ecológica entre el depredador y la presa, por lo que es preciso conocer la cantidad de alimento ingerido y la frecuencia alimenticia del depredador (Harvey y Kitchel, 2000; Carrier *et al.*, 2004).

Incremento de crecimiento: Marca concéntrica sobre una estructura esquelética, que permite interpretar el crecimiento en términos de la edad y es el conjunto de una banda opaca y una hialina.

Incremento del margen: La región posterior a la última marca identificable hasta el margen de la estructura usada para la determinación de edad.

Nivel trófico: Clasificación funcional de los organismos en una comunidad conforme a sus relaciones alimenticias bajo un sistema ordenado en que cada categoría o nivel alberga aquellos organismos que consumen el mismo o similar alimento. Posición de los organismos en la cadena alimenticia, determinado por la transferencia de energía de un nivel a otro (Lindeman, 1942; Gerking, 1994).

Radio parcial: Distancia del centro de la vértebra a cada incremento de crecimiento.

Radio total: Distancia del centro de la vértebra al extremo del lado o brazo en el corte de la vértebra.

Retrocálculo: Estimación de longitudes que tuvieron los individuos en épocas pasadas, mediante el uso de relaciones morfométricas existentes entre el tamaño del cuerpo y las partes duras usadas para la determinación de la edad.

Traslapo de dieta: En individuos que comparten mismo tiempo y espacio, estima relaciones inter o intraespecíficas que probablemente repercutan en competencia y en individuos que no comparten mismo tiempo y espacio es posible determinar si los depredadores se están alimentando de presas de comunidades similares o distintas (Krebs, 1999).

Validación de la edad: La confirmación del significado temporal de un incremento de crecimiento en la estructura esquelética.

RESUMEN

Los elasmobranquios tienden a ser explotados comercialmente; sin embargo existe muy poca información acerca de los aspectos básicos de su biología. El pez guitarra *Rhinobatos productus*, es una especie que se explota comercialmente en la costa occidental del Océano Pacífico desde Bahía de Monterey, California, hasta la Península de Baja California y el Golfo de California. El pez guitarra es comercializado como tiburón, obteniendo un ingreso económico mayor, lo que ha incrementado su demanda y lo hace susceptible de sobreexplotación, por lo que es necesario conocer los parámetros biológicos de edad, crecimiento, reproducción y alimentación. El objetivo del presente trabajo fue describir la biología del pez guitarra, *R. productus*, en la costa occidental de Baja California Sur, México. En los resultados se observó que en cuanto a las tallas, las hembras de *R. productus* son 20% mayores que los machos. La dominancia de las hembras en la captura es notoria en relación a los machos; sin embargo la proporción de embriones es diferente, ya que se encontró una relación de 1.065 hembras por macho ($n=523$). La madurez sexual es alcanzada en machos a los 80 cm longitud total (LT), y en hembras a los 99 cm LT. La composición de tallas incluye organismos de 37 hasta 142 cm LT, con una talla de nacimiento de 20 a 24 cm LT. La fecundidad en *R. productus* es entre cuatro y 18 embriones, siendo más común encontrar hembras con ocho ó 10 embriones. Esta especie presenta una relación directa entre el número de embriones y la talla materna. Las hembras entran a las áreas de reproducción a principios de mayo; mientras que los machos entran en julio y ambos sexos salen a principios de agosto. Durante la estancia de las hembras en las áreas de reproducción, se observan dos eventos importantes asociados a la biología reproductiva: 1) el desarrollo embrionario y 2) el crecimiento de los ovocitos. Durante julio los machos presentaron líquido seminal, realizando la cópula antes de abandonar el área a finales de este mes y principios de agosto. Por otro lado, existe una diapausa embrionaria después de la fecundación, siendo observada desde mediados de agosto hasta finales de abril, tiempo durante el cual el pez guitarra permanece fuera del área reproductiva. *R. productus* presenta un ciclo reproductivo anual. La edad fue estimada a partir de las bandas de crecimiento en las vértebras, encontrando que el número de incrementos

en hembras es de uno a 16 y en machos de uno a 11 marcas de crecimiento. La relación que existe entre la longitud total del organismo y el diámetro de la vértebra es lineal. La validación se realizó utilizando el análisis del incremento marginal y se encontró evidencia de que la formación de las bandas de crecimiento es anual. La relación peso-longitud indicó que *R. productus* presenta un crecimiento isométrico para ambos sexos (machos=2.92, hembras=3.17). Los parámetros estimados para la función de crecimiento de von Bertalanffy obtenido a partir del análisis de los datos edad-longitud total fueron los siguientes: $L_{\infty}=100.5$, $K=0.24$, $t_0=-0.83$ para machos y $L_{\infty}=136.69$, $K=0.16$, $t_0=-0.83$ para hembras. La hembra más grande obtenida en el estudio fue de 142 cm y el macho fue de 112 cm LT. Se colectaron 452 estómagos en dos áreas de muestreo (Bahía Almejas y Laguna San Ignacio), siendo 42 hembras y 56 machos para Bahía Almejas, de los cuales 14 presentaron alimento y los demás estaban vacíos. Las presas más frecuentes fueron: *Farfantepenaeus californiensis*, *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus*; mientras que en Laguna San Ignacio el número de estómagos fue mayor, con 239 hembras y 116 machos, de los cuales solo se presentaron 30 estómagos vacíos. En esta zona las presas más frecuentes fueron: *Hemisquilla ensigera californiensis*, *Hemisquilla sp.*, *Pleuroncodes planipes* y *F. californiensis*. No se presentaron diferencias en la alimentación entre organismos maduros e inmaduros. Para esta especie se determinó el parámetro de mortalidad obtenido mediante métodos indirectos, siendo muy similares los resultados de todos los modelos, incluyendo el modelo de mortalidad variable por edad. Con base en los estudios de reproducción, se consideró que esta especie presenta una fecundidad variable por edad. La tasa finita de crecimiento poblacional (λ), fue de 1.075 con base en los parámetros de demografía generados para *R. productus* en la costa del Pacífico de Baja California Sur. Las tasas de crecimiento poblacional en esta especie son muy sensibles a la mortalidad natural, siendo menos sensibles a la edad máxima y a la edad de primera reproducción. El análisis demográfico muestra que si el pez guitarra se pesca a partir de la edad de ocho años, la población podría soportar niveles actuales de explotación.

ABSTRACT

Elasmobranchs are commercially exploited; however very little information exists about the basic aspects of their biology. *Rhinobatos productus*, is a specie that is exploited commercially in the western coast of the Pacific Ocean from Monterey Bay, California, to the Baja California Peninsula and the Gulf of California. Because of the increased exploitation of elasmobranch species along the coastline of Baja California, it is important to understand its population dynamics as possible. This is only possible if sufficient details about age and growth, reproduction and feeding, providing the basic studies to recommend an appropriate regulation of its exploitation. The objective of the present work it is to describe the biology of the shovelnose guitarfish, *R. productus*, in the western coast of Baja California Sur, Mexico. The *R. productus* females are 20 % larger than males. In the catches, females are notoriously dominant, while in embryos these doesn't happen, they have a 1.065 females per male (n=523) proportion. The sexual maturity is reached in males at 80 cm and in females at 99 cm LT. The size composition varies from 37 to 142 cm LT, with a birth size of 20 to 24 cm LT. The fecundity in *R. productus* varied between four and 18 embryos, being more common to find females with eight or 10 embryos. This specie presents a direct proportion among the number of embryos and the maternal size. Females enter to the surface reproductive areas the first's days of May; while the males enter in July and both sexes leave on early August. While the females are in the reproductive areas, two important events are observed in their reproductive biology: 1) the embryonic development and 2) the growth of the oocytes. During July the males have seminal liquid, carrying out the copula before they leave the area. On the other hand, there is an embryonic diapause after the fecundation, being from middle August until the end of April, during these time the shovelnose guitarfish remains out of the reproductive areas. *R. productus* presents an annual reproductive cycle. The age was determinate from the growth bands in the vertebra, finding that the number of increments in females is one to 16 and in males one to 11 marks. There is a lineal relationship between the total length and the diameter of the vertebra. The validation was made using the marginal increment analysis and we found evidence of a yearly formation of the growth marks. The length-weight

relationship indicated that *R. productus* has an isometric growth for both sexes (males=2.92, females=3.17). The von Bertalanffy growth function parameters were calculated from the analysis of the age-total length data, were: $L_{inf}=100.5$, $K=0.24$, $t_0=-0.83$ for males and $L_{inf}=136.69$, $K=0.16$, $t_0=-0.83$ for females. The biggest female obtained in the study was 142 cm and the male was 112 cm LT. 453 stomachs were collected in the two study areas (Almejas Bay y San Ignacio Lagoon), being 42 females and 56 males from Almejas Bay of which 16 had food and the other ones were empty. The most frequent preys were: *Farfantepenaeus californiensis*, *Callinectes bellicosus* and *C. arcuatus*. While in San Ignacio Lagoon were more stomachs, with 239 females and 116 males of which only 30 stomachs were empty. In this area the most frequent preys were: *Hemisquilla californiensis*, *Pleuroncodes planipes* and *F. californiensis*. There weren't differences in the feeding among mature and immature organisms. For this specie mortality rates were estimated by indirect methods, the results were similar for all the models, including the model of variable mortality by age. Based on reproduction studies, it was considered that this species presents a variable fertility by age. The finite rate of population increase (λ) was 1.075 based on the parameters of demography generated for *R. productus* in the Pacific coast of Baja California Sur. The population growth rates in this specie are very sensitive to the natural mortality, less sensitive to the maximum age and to the age of first reproduction. The demographic analysis shows that if the shovelnose guitarfish is captured from eight years, the population would be able to support present levels of exploitation.

1. INTRODUCCIÓN

El pez guitarra, *Rhinobatos productus*, es una raya que se observa comúnmente en aguas templadas a lo largo de la costa del Océano Pacífico, se distribuye desde San Francisco, California, hasta el Golfo de California, México (Bebee y Tee Van, 1941; Castro-Aguirre, 1965). Debido al interés que presentan los elasmobranquios como recurso pesquero, en años recientes se han estudiado diversos aspectos biológicos en algunas especies (Cailliet *et al.*, 1986; Pratt y Casey, 1990).

En general, los elasmobranquios presentan una fecundidad baja y un crecimiento individual lento, así como una relación stock-reclutamiento que es generalmente densodependiente, lo que los hace muy sensibles a la sobreexplotación (Ebert, 1986; Carrier y Luer, 1990; Branstetter, 1993; Cortés, 1999; Simpfendorfer, 2004). Una población impactada por la pesquería, tiene una recuperación lenta y en ocasiones se necesitan varias décadas para alcanzar sus antiguos niveles poblacionales (Pratt y Casey, 1990).

De los estudios realizados sobre el pez guitarra, a lo largo de su distribución, se realizó un estudio en el cual se determina que existen diferencias en cuanto a los patrones genéticos entre la población existente en el Golfo de California y en el Océano Pacífico (Sandoval *et al.*, 2004) en el Océano Pacífico, en la bahía de Monterey, California, límite norte de su distribución, Talent (1985), registró un número mayor de organismos entre agosto y noviembre. En contraste, Herald *et al.*, (1960), en la misma zona encontraron que mayo y junio son los meses con una mayor abundancia. Por otra parte, Beltrán *et al.*, (1986), mencionan que en el Estero de Punta Banda, Ensenada, Baja California, es utilizado por esta especie como lugar de reproducción, siendo más abundante durante el mes de agosto. Más al sur, en Bahía Almejas, Baja California Sur, Villavicencio-Garayzar (1993c) y Downton-Hoffmann (1996), observaron las mayores abundancias de esta especie de mayo a agosto, con mayor dominancia

de las hembras; mientras que en julio entran los machos maduros a las zonas de reproducción. En relación a las tallas, las hembras fueron más grandes que los machos. En la zona de Laguna San Ignacio, Baja California Sur, Downton-Hoffmann (2001) menciona que la abundancia de esta especie es muy similar a la encontrada en Bahía Almejas.

Rhinobatos productus, es un recurso que se explota comercialmente en la costa occidental del Océano Pacífico, en la Bahía de Monterey, California y en la Península de Baja California, siendo la única raya que se comercializa como tiburón, obteniendo un ingreso económico mayor. La captura de estos organismos se lleva a cabo con redes de monofilamento, con luz de malla de 10 a 15 pulgadas y se utilizan de manera semipermanente, sacándolas del agua únicamente para limpiarlas o repararlas. La carne se vende en fresco y principalmente en seco-salado. La mayoría del producto que es utilizado para el consumo humano es obtenido de organismos maduros de tallas grandes, sin embargo, es común la captura de tallas pequeñas. También es posible encontrar en tiendas de curiosidades a organismos pequeños disecados, principalmente neonatos (Timmons, 1991; Villavicencio-Garayzar, 1993; Downton-Hoffmann, 1996).

La guitarra es una especie vivípara matotrófica de tipo trofonemata (Wourms, 1981), que presenta los dos ovarios y oviductos funcionales (Timmons, 1991), características que también se presentan en otras especies de *Rhinobatos* (Melouk, 1949; Rossouw, 1984; Lessa *et al.*, 1986; Wenbin y Shuyuan, 1993). Las estrategias reproductivas varían entre las diferentes especies de rayas. En *R. horkelli* en Brasil, se ha observado que de manera simultánea al desarrollo embrionario, crecen los ovocitos de la próxima progenie, los cuales son fecundados en los días subsecuentes a la expulsión de los neonatos, permaneciendo sin desarrollo embrionario cerca de ocho meses, hasta que reinician su crecimiento el año siguiente. Este fenómeno es conocido como diapausa embrionaria (Rossouw, 1984; Lessa *et al.*, 1986; Wenbin y Shuyuan, 1993). Timmons (1991), propuso un período de gestación para *R. productus* de 9

a 14 meses en aguas de California; mientras que, Villavicencio-Garayzar (1993c) y Downton-Hoffmann (1996), plantearon un período de gestación de 12 meses para la zona de la costa occidental de Baja California Sur, aunque el desarrollo embrionario activo sucede en tres o cuatro meses, mientras que en el resto del año no se observan embriones a pesar de que los huevos se encuentran en los oviductos. Por otra parte, se ha sugerido una talla de nacimiento de 15 cm de longitud total (LT) (Eschmeyer *et al.*, 1983) para el Océano Pacífico y las costas de Baja California; mientras que Timmons (1991) en Bahía Monterey, California y Villavicencio-Garayzar (1993c) y Downton-Hoffmann (1996) en Bahía Almejas, Baja California Sur, plantean una talla de nacimiento entre 20 y 24 cm LT.

A pesar de que los resultados de Timmons (1991), Villavicencio-Garayzar (1993c) y Downton-Hoffmann (1996) son los más completos hasta ahora, el primer autor utilizó un tamaño de muestra pequeño de hembras con embriones, por lo que es difícil obtener el período de gestación y la talla de nacimiento. Por otro lado, el segundo autor no mantuvo una periodicidad mensual en los muestreos, faltando información para describir de manera completa el ciclo reproductivo, por lo que la mayoría de sus resultados son inferencias sobre el ciclo reproductivo de *R. productus*. El tercer autor realizó muestreos mensuales en 1992 con un número mayor de muestra; sin embargo ninguno de los autores mencionados realizó estudios de la biología reproductiva de esta especie en el área de Laguna San Ignacio.

La determinación de la edad de los organismos que forman parte de los recursos pesqueros, proporciona información importante de la historia de vida de una especie y es utilizada en la evaluación de las poblaciones. En las últimas décadas se han incrementado los estudios realizados en elasmobranquios, debido al interés comercial que representan. La edad en los elasmobranquios generalmente se ha estimado mediante el estudio de las bandas de crecimiento en las vértebras o espinas. Cailliet *et al.* (1983) y Branstetter y McEachran (1986), mencionan que en la mayoría de los elasmobranquios, las bandas opacas son las

deposiciones de calcio durante el crecimiento de verano y las traslúcidas corresponden al crecimiento de invierno.

Recientemente, la validación de estas bandas como marcas de tiempo en vértebras y espinas, ha sido estudiada en algunos tiburones y rayas. Sin embargo, la periodicidad de la formación de las bandas aun es desconocida para la mayoría de los elasmobranquios (Tanaka, 1990), siendo éste el caso de *R. productus*. Timmons (1991), determino la edad de *R. productus* siendo de 11 años tanto para hembras como para machos y con crecimiento de tipo lineal. Mientras que Downton-Hoffmann (1996), plantea una edad máxima para machos de 11 años y en hembras de 16 años, indicando que el crecimiento se ajusta a la curva de crecimiento de von Bertalanffy. Sin embargo, los resultados de estos dos autores son distintos, en donde el primero trabajo con vértebras completas y el segundo con cortes, es importante determinar si el crecimiento es lineal o se ajusta a la curva de crecimiento ya que de ello dependen los ajustes de los parámetros biológicos aplicados para determinar la sobrevivencia, así como otros parámetros demográficos.

En general, *R. productus* habita los fondos arenosos y lodosos, de aguas templadas frías a cálidas, común en zonas litorales y costeras de la plataforma continental. Se alimenta principalmente de crustáceos, en la bahía de Monterey, California, *R. productus* obtiene la mayor parte de su alimento del fondo, siendo el crustáceo más importante *Hemigrapsus oregonensis*; asimismo, los peces y calamares forman una parte consistente, pero minoritaria en la dieta del pez guitarra (Herald *et al.*, 1960; Talent, 1982).

A pesar de que se ha reconocido que los elasmobranquios ocupan los niveles más altos de depredadores en el ecosistema marino, se tiene muy poca información a nivel internacional concerniente a la composición de las dietas y los hábitos alimentarios de los mismos, incluyendo a *R. productus* en las costas de Baja California Sur. Por lo antes expuesto y dada la importancia de esta especie a

nivel ecológico y pesquero, es importante ampliar la información sobre su alimentación como un aspecto importante dentro de la biología básica de esta especie.

En general se ha planteado que los elasmobranquios no soportan grandes presiones pesqueras, debido a que tienen camadas pequeñas, tienen una madurez sexual tardía, crías bien desarrolladas y son muy longevos (Holden, 1974). Por lo que es de suma importancia evaluar el potencial reproductivo y la sobrevivencia de esta especie, mediante técnicas demográficas para hacer una estimación de su potencial pesquero. El integrar la información biológica de la edad, crecimiento, reproducción y alimentación de la especie así como la demografía del pez guitarra en la costa occidental de Baja California Sur, permitiría recomendar las primeras bases para evaluar la capacidad de explotación de esta especie, ya que no existen estudios demográficos de esta raya a lo largo de su distribución.

2. OBJETIVO

Describir la biología del pez guitarra, *Rhinobatos productus*, en la costa occidental de Baja California Sur, México.

2.1. Objetivos particulares

Para alcanzar el objetivo del presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos particulares, así como sus respectivas metas:

2.1.1. Describir la biología reproductiva del pez guitarra, *R. productus*, en la costa occidental de Baja California Sur.

- A Establecer la distribución espacio temporal así como la composición de tallas para el pez guitarra.
- B Determinar la proporción de sexos y la madurez sexual de *R. productus*.
- C Determinar el crecimiento embrionario del pez guitarra en el área de estudio
- D Estimar la fecundidad uterina y ovárica de *R. productus*
- E Determinar el desarrollo ovárico de esta especie.
- F Describir el ciclo reproductivo del pez guitarra *R. productus*, para la costa occidental de Baja California Sur.

2.1.2. Determinar los hábitos alimenticios del pez guitarra *R. productus* en la costa occidental de Baja California Sur

- A Determinar la composición específica de la dieta del pez guitarra en la costa occidental de Baja California Sur.
- B Determinar la importancia relativa de las presas del pez guitarra en cada una de las áreas de estudio.
- C Describir las variaciones temporales de las principales presas de *R. productus* así como sus posibles variaciones por talla y por sexo.
- D Determinar la amplitud del espectro trófico así como el traslapo de presas que pudiera presentar el pez guitarra.

2.1.3. Determinar la edad, crecimiento y la relación peso-longitud, del pez guitarra *R. productus*, en la costa occidental de Baja California Sur.

- A Establecer la relación existente entre el diámetro de la vértebra y la longitud total del organismo.
- B Estimar la relación peso-longitud de *R. productus* para cada una de las áreas de estudio.
- C Determinar los grupos de edad a través de lecturas de bandas de crecimiento de las vértebras de *R. productus*.
- D Estimar la estructura por edades y tallas del pez guitarra en Baja California Sur.
- E Validación de la edad mediante la determinación de la periodicidad y época de la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras, relacionadas con la época reproductiva de la especie.
- F Estimar los parámetros del modelo de crecimiento de von Bertalanffy para esta especie.

2.1.4. Determinar la demografía del pez guitarra *R. productus* en la costa occidental de Baja California Sur.

- A Estimar la sobrevivencia a cada una de las edades determinadas del pez guitarra hasta la edad máxima encontrada.
- B Determinar la producción de crías hembra con base a la proporción sexual y fecundidad de la especie.
- C Realizar la construcción de las tablas de vida de *R. productus* determinando la tasa neta reproductiva, tiempo generacional, tasa intrínseca de crecimiento, tiempo de duplicación poblacional y la tasa finita poblacional.
- D Conocer la sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a los parámetros de entrada obtenidos para el pez guitarra.
- E Realizar los escenarios con mortalidad por pesca y la estimación de F crítica para esta especie.

3. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra dividida en dos zonas de trabajo en Baja California Sur: Zona I, Laguna de San Ignacio, localizada entre los 26° 38' y 27° 00' N y los 113° 06' y 113° 18' W. Zona II, Bahía Almejas, en el Complejo Lagunar de Bahía Magdalena localizada entre los 24° 20' y 24° 35' N y los 111° 18' y 111° 50' W (Fig. 1).

La región costera occidental de la península de Baja California se caracteriza por presentar un clima templado a templado frío tanto por su latitud como por el efecto de la Corriente de California, que se mueve en dirección sur a lo largo de la costa. En la región de Punta Eugenia la corriente se desplaza hacia el oeste en donde se une a otras masas de agua y se convierte en la corriente norecuatorial (Weihaupt, 1984). Entre Punta Eugenia y Cabo San Lucas, B.C.S., los vientos, las surgencias y las puntas rocosas generan sitios templados donde puede refugiarse la biota de mayores latitudes (Garth 1960; Brusca 1980).

Esta última zona, debido a la convergencia de la Corriente de California y el ramal noreste de la Contracorriente Norecuatorial, ha sido denominada zona de transición. La localización geográfica de la convergencia es variable (Serviere-Zaragoza, 1993), dependiendo de la intensidad relativa de estas corrientes y de los vientos superficiales dominantes. En invierno-primavera, cuando la Corriente de California es más intensa, la zona de transición se localiza más al sur y en verano, cuando la corriente es menos intensa, la zona de transición se desplaza hacia el norte. Esta variación ocurre anualmente y alcanza posiciones extremas a finales de dichas estaciones (Serviere-Zaragoza, 1993).



Fig. 1. Área de estudio, indicando las lagunas costeras en las cuales se realizó el muestreo.

3.1. LAGUNA SAN IGNACIO

Se localiza en la costa occidental de Baja California, México (Fig. 2), rodeada por el desierto de El Vizcaíno y pertenece al municipio de Mulegé, al norte del estado de Baja California Sur. Tiene un área aproximada de 17 500 ha (Contreras, 1988), con extensión de casi 35 Km de largo por seis de ancho. El clima es semicálido, muy seco, con temperatura media anual entre 18 y 22° C; presenta una oscilación térmica diaria de 7 a 14° C (Contreras, 1988). Las lluvias caen predominantemente en invierno con una precipitación anual de 56 mm en promedio; no hay agua de desagüe, ni arroyos o ríos de agua dulce fluyendo hacia la laguna. Es somera, presenta una profundidad de 2 a 4 m en su mayor parte, llegando hasta los 20 m en los canales que la comunican con el océano (Swartz y Cummings, 1978). Presenta mareas semidiurnas que varían entre 0.9 y 2.4 m. Las mareas máximas ocurren en los meses de febrero y marzo; las corrientes de

marea en la entrada y los canales son muy turbulentas (Jones y Swartz, 1984). Su costa está representada por playas arenosas, bajos lodosos, manglares, y parches de costa rocosa. Dos brazos se separan a partir de la zona baja de la laguna: uno hacia el norte, que es el cuerpo de agua principal y el otro hacia el sudeste, que contiene amplias extensiones de manglar y canales poco profundos (Vázquez-Borja, 1999).

Con base en las características fisiográficas que presenta, Swartz y Cummings (1978) dividen la laguna en tres áreas:

A)Laguna inferior. Comprende la entrada que la comunica con el mar. Presenta una línea de rompiente, desde Punta Bronaugh hasta Punta Holcombe y se extiende al noreste, entre Punta Piedra y la costa opuesta. En esta área, se encuentran canales de aproximadamente 10 m de profundidad y hasta 20 m cerca de la entrada.

B)Laguna media. Se extiende desde los límites de la laguna inferior, a partir de Punta Piedra hasta Campo Pachico y su orilla opuesta, a la altura del Cerro Doble. En esta se encuentran tres canales separados por dos grandes bajos. Del noreste al sudeste los canales se designan como exterior, medio e interior y tienen una profundidad de casi nueve metros, mientras que los bajos tienen menos de un metro y medio cuando las mareas son altas.

C)Laguna superior. Comprende la cabecera de la laguna, se extiende al norte a partir del Cerro Doble y su orilla opuesta. Presenta dos zonas expuestas llamadas Islas Ballena. Casi la mitad de esta área es muy somera, alcanza dos metros o menos de profundidad durante la máxima pleamar. La porción central de la laguna superior tiene una profundidad máxima de 4.5 metros.

Esta laguna ha sido caracterizada por Núñez-López (1996) en cuatro áreas ambientalmente diferentes (en Vázquez-Borja, 1999):

A)El área del canal central, incluye Isla Garza, Punta Choya y Punta Piedra, localidades con substrato duro, están regularmente sumergidas porque la franja intermareal es muy estrecha y hay mayor profundidad. Están expuestas a mayores corrientes y oleaje moderado.

B)El área central en los márgenes de la laguna en donde se encuentran las localidades de Campo Manuela y La Base. Aquí el substrato es arenoso y arenoso-fangoso. Estas localidades están sujetas a una mayor exposición durante las bajamares debido a que presentan una franja intermareal extensa, son poco profundas y la influencia de las corrientes es baja.

C)La cabecera de la laguna donde están Cantil Cristal y Los Médanos, localidades protegidas, de poca profundidad y con substrato areno-fangoso. Están sujetas a una amplia exposición durante las bajamares.

D)La boca de la laguna se caracteriza por tener playas arenosas expuestas al oleaje y corrientes.

3.2. BAHIA MAGDALENA

Se localiza en la costa occidental de Baja California Sur, entre los 24°15' y 25°20' N y los 111°30' y 112°15' W (Fig.2). Está dentro de una región con clima seco y desértico. Estas características de bajos niveles de precipitación, junto con una oscilación térmica extremosa, determinan que el sistema lagunar se comporte como un estuario negativo con salinidades internas más elevadas que las del mar abierto durante todo el año. Las temperaturas más elevadas se registran a finales de verano y a principios de otoño (23 - 27 °C), mientras que las mínimas se registran a finales de primavera (16 - 21 °C). Los gradientes de temperatura y salinidad concuerdan en general inversamente con la batimetría: valores elevados

donde de las profundidades son menores (Álvarez-Borrego *et al.*, 1976). Tiene un área de 1150 Km², se divide en tres zonas claramente diferenciadas: la zona noreste se caracteriza por tener una gran cantidad de esteros y canales con profundidad de 3.5 m; la parte central denominada Bahía Magdalena está unida a mar abierto a través de una boca de aproximadamente 38 m de profundidad. Su costa noreste es arenosa y la costa sudeste consiste de las zonas protegidas de las Islas Magdalena y Margarita, tiene playas que contienen rocas, cantos rodados, guijarros y concha. En ambas islas, hacia la boca hay un incremento en la compactación del substrato, la exposición al oleaje y la profundidad, de esta manera, en ambas islas, hacia la boca, el substrato va de gravoso-pedregoso hasta rocoso. La zona sudoeste denominada Bahía Almejas, está conectada a mar abierto a través de una boca de profundidad aproximada de 3 m (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975).

Las muestras del presente trabajo fueron obtenidas en el campo pesquero de Puerto Viejo localizado en Bahía Almejas.

En Bahía Almejas se presentan temperaturas superficiales del agua desde los 14 °C en abril, mayo y junio hasta los 29 °C en septiembre y octubre; la temperatura ambiental varía aproximadamente de 12 °C en los meses de diciembre y enero hasta los 30° en julio y agosto (COADS, 1994). En general, en la bahía hay poca incidencia de ciclones o tormentas tropicales y escasa precipitación pluvial.

El Complejo Lagunar de Bahía Magdalena se encuentra influenciado en primavera y verano por la corriente de California (Gómez, 1990) y en otoño e invierno por la contracorriente costera de California (Lynn y Simpson, 1987). También está influenciado por surgencias durante todo el año, siendo de baja intensidad en febrero, con un máximo en verano (Bakun, 1973). Las surgencias proporcionan nutrientes a la superficie, quedando disponibles para ser incorporados en el ciclo de la producción orgánica marina. Estos procesos

pueden tener efectos importantes sobre los recursos pesqueros (Bakun, 1973; Bakun y Nelson, 1976).

Bahía Magdalena es interesante desde el punto de vista biológico, además de ser el polo de desarrollo portuario más importante del estado (De la Cruz-Agüero *et al.*, 1994). La actividad pesquera cobra importancia con la explotación de la sardina monterrey (*Sardinops sagax caerulea*), realizada casi exclusivamente en esta zona (Félix-Uraga, 1990), así como la de macarela del Pacífico (*Scomber japonicus*), que aparte de ser extraída comercialmente, utiliza la zona para la reproducción (Arcos-Huitrón y Torres-Villegas, 1990).

Zoogeográficamente, esta bahía representa el límite entre las provincias de San Diego y Mexicana (Briggs, 1974), lo que se refleja en la gran diversidad de especies que ahí confluyen, algunas de ellas de alto valor comercial (camarón, langosta, almeja y sardina). Por otra parte, durante el invierno, Bahía Magdalena es utilizada como zona de reproducción, crianza y/o refugio por la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) y algunas especies de aves (De la Cruz-Agüero *et al.*, 1994). Los elasmobranquios utilizan ampliamente al Complejo Lagunar para reproducción y como refugio para neonatos durante parte del año: *Narcine entemedor*, *R. productus*, *Gymnura marmorata*, *Z. exasperata*, *Carcharhinus obscurus* y *Dasyatis longus* (Villavicencio-Garayzar, 1993 a, b, c; 1995; 1996; Villavicencio-Garayzar *et al.*, 1994, Downton-Hoffmann, 1996). También hay especies residentes: *Dasyatis brevis* y *Heterodontus mexicanus* (Mathews y Druck, 1975; Mathews y Guardado, 1975).

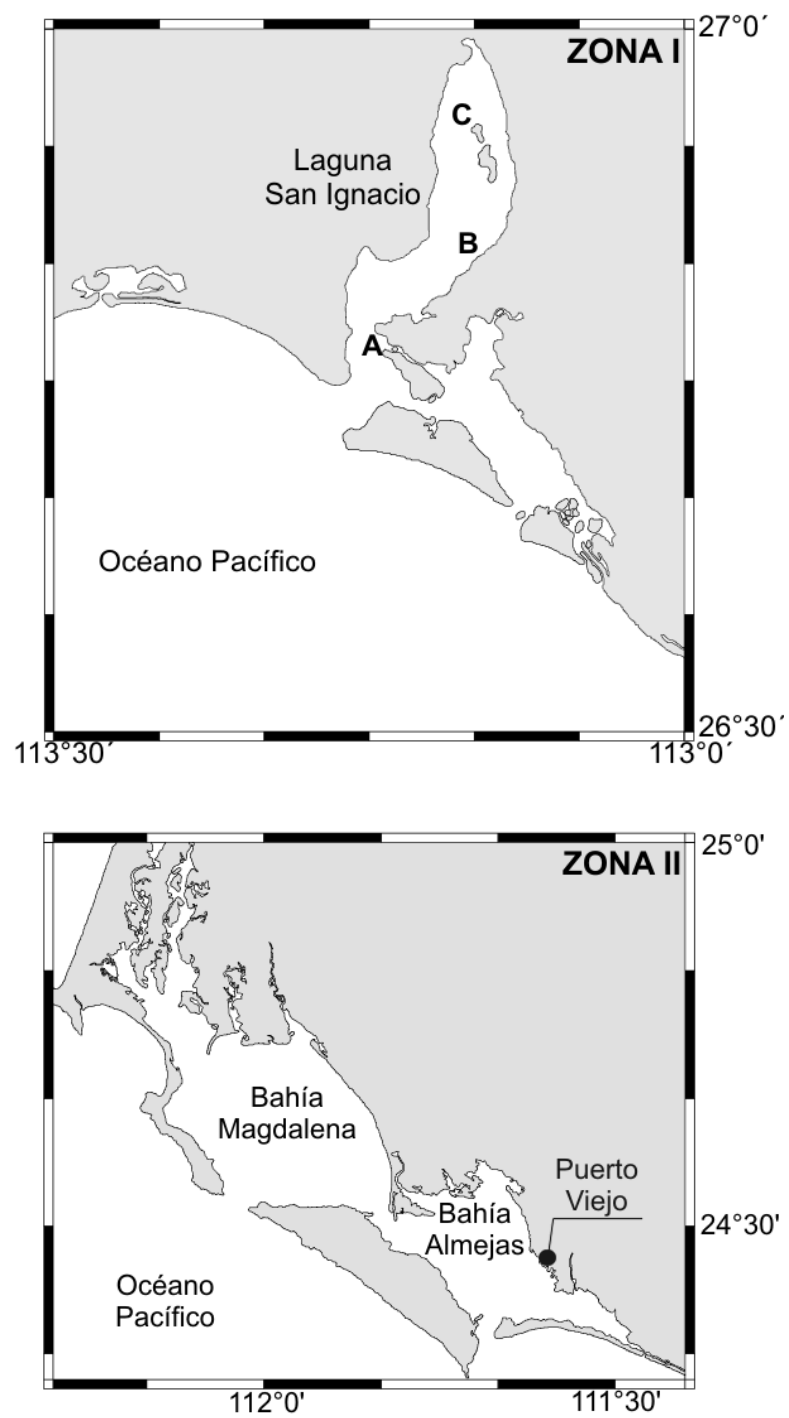


Fig. 2. Zona I, Laguna San Ignacio; Zona II, Bahía Almejas.

4. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

4.1. MATERIAL Y METODOS

El pez guitarra, *R. productus*, fue colectado en las dos áreas de estudio, parte de los datos fueron obtenidos de los siguientes proyectos:

En Laguna San Ignacio, los datos se obtuvieron durante el desarrollo del proyecto “Evaluación estacional de la ictiofauna y macroalgas de la Laguna San Ignacio, B.C.S.” Financiado por IPN (Clave DEPI-923591).

En Bahía Almejas, los datos fueron obtenidos durante el desarrollo de los proyectos “Abundancia y biología de los elasmobranchios de Baja California Sur. Fase I. Bahía Almejas.” Financiado por DIGCSA-UABCS 1991, y “Efecto de las condiciones oceanográficas de “El Niño” sobre la biología de las rayas en Bahía Almejas, B.C.S”, financiado por CONACyT 1998.

Para completar el presente trabajo, se realizaron muestreos mensuales en las dos zonas de estudio en 2004 y 2005, durante el desarrollo del proyecto “Biología de los tiburones de Baja California Sur”, Financiado por IPN (Claves CGPI: 20030367 y 20050636).

Se muestreo mensualmente la captura de los pescadores. La pesca es de tipo ribereña y se realiza principalmente con redes de multifilamento, con luz de malla de 10 a 15 pulgadas. Las redes son utilizadas de forma semipermanente, tendidas y posteriormente revisadas cada mañana por los pescadores, siendo retiradas del agua únicamente para limpiarlas o repararlas. Los organismos capturados por los pescadores, son trasladados al área de trabajo para llevar a cabo el fileteado. En ese momento se realizó la colecta de los datos biológicos de los organismos de la captura.

A cada ejemplar se le determinó el sexo, la longitud total (LT) (utilizando un ictiómetro con precisión de un cm), el peso con una balanza de resorte (precisión 1 gr) (Fig. 3).

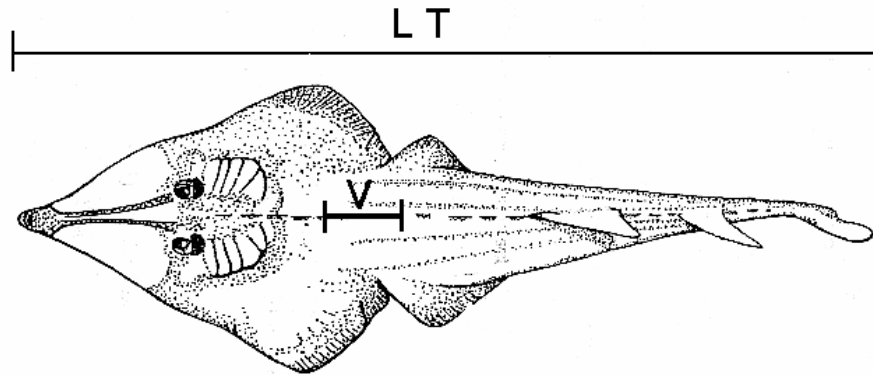


Fig. 3. Longitud obtenida a cada ejemplar de *R. productus*, la "V" indica el área de donde se extrajeron las vértebras.

La distribución temporal se obtuvo analizando el número de organismos capturados por los pescadores durante los días de muestreo en campo en el tiempo de estudio. Se realizaron histogramas de frecuencias para obtener la composición de tallas en la captura.

La proporción de sexos en la captura se determinó contando los organismos obtenidos por sexo y dividiendo el número de hembras entre el de machos.

En los machos, la madurez sexual se determinó utilizando el criterio de Pratt (1979), en donde se compara el largo del gonopterigio a diferentes longitudes totales, así como el grado de calcificación y la presencia de semen. Los gonopterigios fueron medidos desde la parte posterior de la cloaca hasta su parte distal y se observó si presentaban líquido seminal en los ductos deferentes al presionar la cintura pélvica. Los machos fueron considerados como maduros al presentar semen y los gonopterigios completamente calcificados.

En las hembras se les realizó una incisión en la cavidad abdominal para revisar los ovarios y oviductos, midiendo el diámetro de los mismos con un vernier (precisión de 0.1 mm). El grado de madurez sexual se estimó con base en el desarrollo de los ovocitos y la condición del oviducto (Lessa, 1982; Simpfendorfer, 1992). Se consideraron como inmaduras aquellas con ovocitos no visibles o pequeños y los oviductos no diferenciados; y como maduras, aquellas que tuvieron ovocitos grandes y los oviductos con huevos o embriones en desarrollo. La talla de primera madurez en las hembras se estimó cuando el 50% de los individuos se encontraban sexualmente maduros (Pratt y Otake, 1990).

En las ocasiones en que presentaron crías, éstas se midieron, pesaron con una balanza granataria (precisión de 0.1 g) y se les determinó el sexo. La fecundidad uterina se determinó por medio del conteo de embriones o huevos fecundados por hembra. Para comprobar la relación entre la talla materna y el número de embriones se llevo a cabo una regresión lineal simple (Lessa *et al.*, 1986; Simpfendorfer, 1992):

$$Y = a + bX$$

Donde **Y** es el diámetro de los ovocitos (mm), **X** es la longitud total (cm) y **a** y **b** son constantes.

La actividad ovárica fue establecida al analizar la variación mensual promedio de los ovocitos más grandes en los ovarios. También fue obtenida la fecundidad ovárica, mediante el conteo de los ovocitos próximos a ser ovulados por hembra. También se comprobó la relación entre la talla materna y el número de ovocitos mediante la regresión lineal simple antes mencionada.

4.2. RESULTADOS

4.2.1. Distribución temporal

Durante los muestreos de campo de la captura comercial se observaron 1669 organismos, de los cuales 1201 fueron hembras y 468 machos. En el campo pesquero de Puerto Viejo en Bahía Almejas se capturaron 916 hembras y 320 machos durante los años de 1992, 1998 y 2002. Y en el campo pesquero de Laguna San Ignacio fueron capturados 285 hembras y 148 machos durante 1994, 1997, 2004 y 2005.

En el transcurso de este tiempo, *R. productus* presentó un período de mayor abundancia de mayo hasta agosto, obteniéndose el 89.1% de la captura anual. En este lapso las hembras fueron más abundantes que los machos, principalmente en junio; esta diferencia fue menos marcada a finales de julio y principios de agosto. La mayoría de las hembras fueron maduras; sólo en mayo se observó un incremento en el número de hembras inmaduras. El número mayor de machos se presentó a finales de julio y principios de agosto, siendo todos maduros. Los inmaduros sólo se observaron en mayo y junio (Fig. 4). Durante el resto del año se capturaron muy pocos organismos y de manera ocasional. Observando que la distribución temporal de la guitarra es estacional.

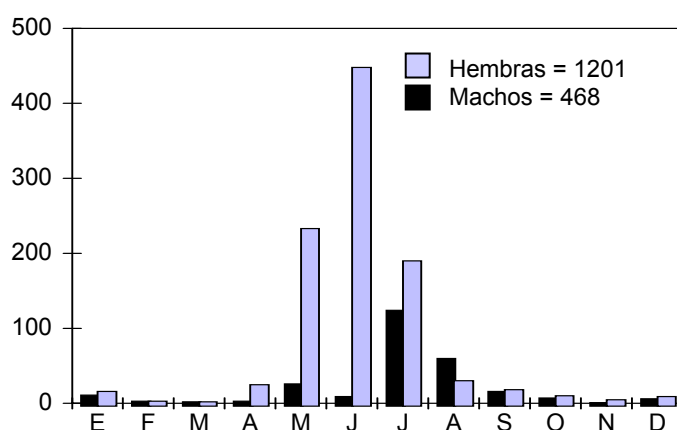


Fig. 4. Distribución temporal de hembras y machos del pez guitarra en tanto para Bahía Almejas como para Laguna San Ignacio.

4.2.2. Composición de tallas

Los datos se distribuyeron en intervalos de tallas de 10 cm, observando que las hembras varían de 35 a 142 cm de longitud total (LT), dominando las hembras de 90 a 130 cm LT (Fig. 4). Para los machos las tallas variaron de 35 a 114 cm LT, las tallas más abundantes fluctuaron entre 70 y 90 cm LT (Fig. 5) (excepto en mayo, cuando fueron más comunes las tallas entre 50 y 80 cm LT). Así, podemos observar que existió una diferencia marcada en cuanto a tallas, siendo las hembras un 20% más grandes que los machos.

Se aplicó la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov e indicó que se presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$), entre las distribuciones de tallas de machos y hembras.

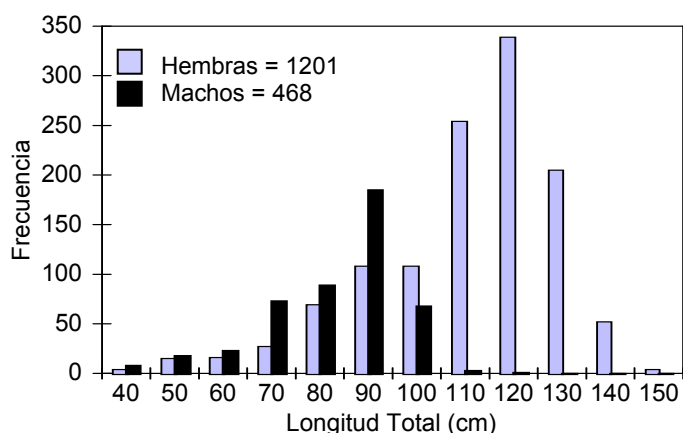


Fig. 5. Composición de tallas de *Rhinobatos productus*, para el total de los datos.

En la estructura de tallas de *R. productus* para Bahía Almejas, se observó que las tallas en hembras fueron de 40 cm a 142 cm LT, dominando los grupos entre 110 a 130 cm LT. En el caso de los machos, la longitud varió de 112 cm dominando los individuos de 70 y 90 cm LT (Fig. 6). En Laguna San Ignacio se observó que las hembras varían de 35 cm a 140 cm LT, dominando los

organismos de 90 cm LT. En los machos se encontró una talla máxima de 35 cm a 93 cm LT y dos grupos dominantes, de 50 y 90 cm LT (Fig. 7).

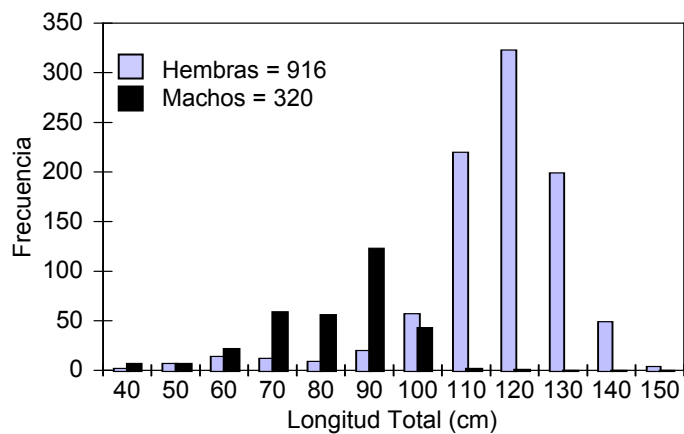


Fig. 6. Estructura de tallas del pez guitarra en Bahía Almejas.

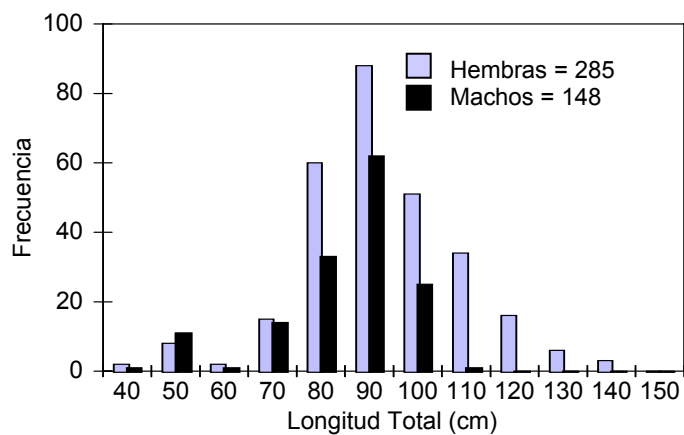


Fig. 7. Estructura de tallas del pez guitarra en Laguna San Ignacio.

4.2.3. Madurez sexual

Machos

En los machos se determinaron tres etapas para llegar a la madurez sexual. En los cuales los organismos con una longitud total menor a los 60 cm fueron inmaduros, presentando gonopterigios con una longitud inferior a los 5 cm y sin calcificar (Fig. 8). A partir de los 60 cm LT se observó que los gonopterigios iniciaron su desarrollo, aumentando en talla y calcificación, continuando hasta los 80 cm LT. A partir de esta talla los órganos copuladores alcanzaron una longitud de 14 cm, además de estar calcificados y con semen en los ductos deferentes. Por lo tanto, es posible afirmar que la talla de primera madurez en los machos ocurre a los 80 cm LT, talla equivalente al 71.4% de la longitud total máxima observada en los machos.

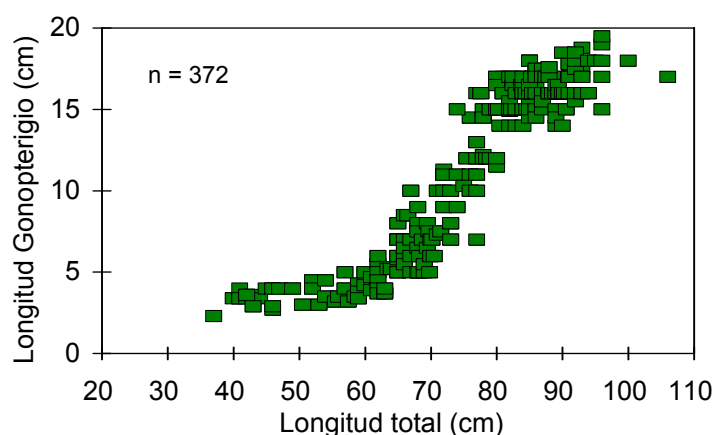


Fig. 8. Crecimiento alométrico de los gonopterigios de *R. productus* durante todo el muestreo.

El desarrollo de los gonopterigios fue muy similar en las dos áreas de muestreo, presentando el mismo patrón al igual que la talla de primera madurez. Se aplicó la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov indicando que el

crecimiento alométrico de los gonopterigios es el mismo para las dos áreas de estudio (Fig. 9 y 10), por lo que no hay diferencias significativas ($P < 0.05$).

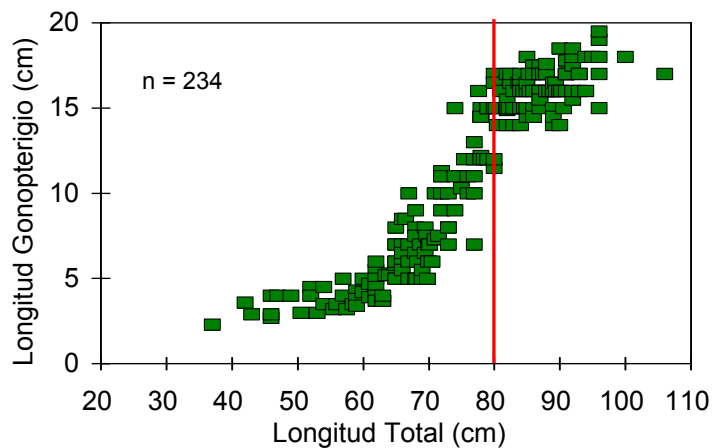


Fig. 9. Crecimiento alométrico de los gonopterigios de *R. productus* para los machos de Bahía Almejas.

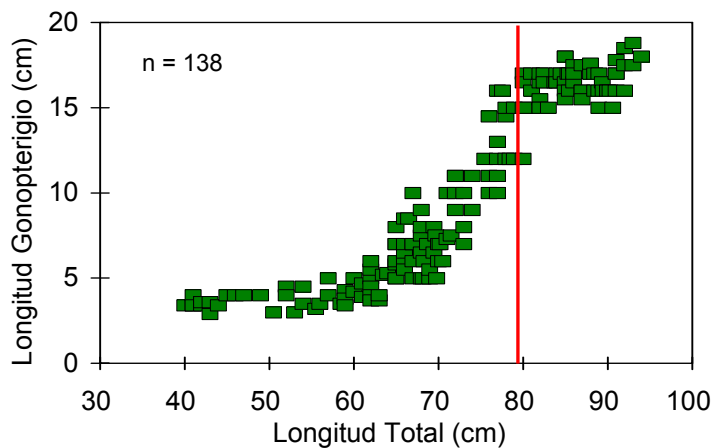


Fig. 10. Crecimiento alométrico de los gonopterigios de *R. productus* para los machos de Laguna San Ignacio.

Hembras

El grado de madurez en hembras se encuentra directamente relacionado con el desarrollo de los ovarios y oviductos. La presencia de ovocitos y oviductos de diámetros pequeños indicaron que las hembras son inmaduras. Estas predominaron en las tallas por debajo de los 100 cm LT. Las hembras maduras, con ovocitos grandes y oviductos ya sea con huevos o con embriones, dominaron a partir de los 100 cm (Fig. 11). En hembras con tallas menores a los 100 cm LT no se observaron ovocitos con un diámetro mayor a 21 mm y tampoco un desarrollo de los oviductos, lo que permite suponer que aún se encontraban en proceso de maduración. Las hembras con tallas superiores a los 100 cm LT presentaron ovocitos con un diámetro mayor, llegando hasta los 43 mm. Sin embargo, dos hembras de 87 cm y 96 cm LT presentaron embriones.

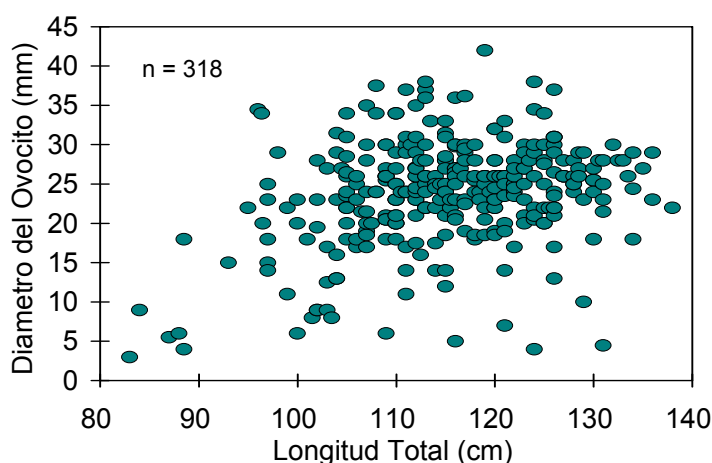


Fig. 11. Desarrollo de los ovocitos de *R. productus* durante todo el periodo de muestreo.

Se aplicó la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov indicando que no hay diferencias significativas ($P < 0.05$) en el desarrollo de los ovocitos, lo que nos permite suponer que el desarrollo igual en las dos áreas de estudio (Fig. 12 y 13).

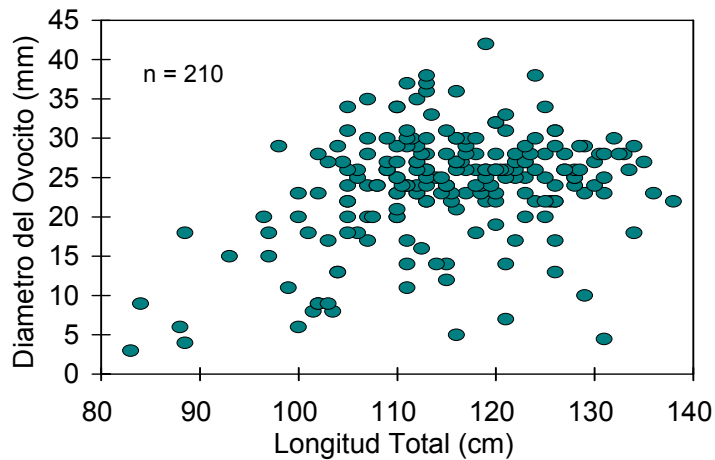


Fig. 12. Desarrollo de los ovocitos de *R. productus* para las hembras de Bahía Almejas.

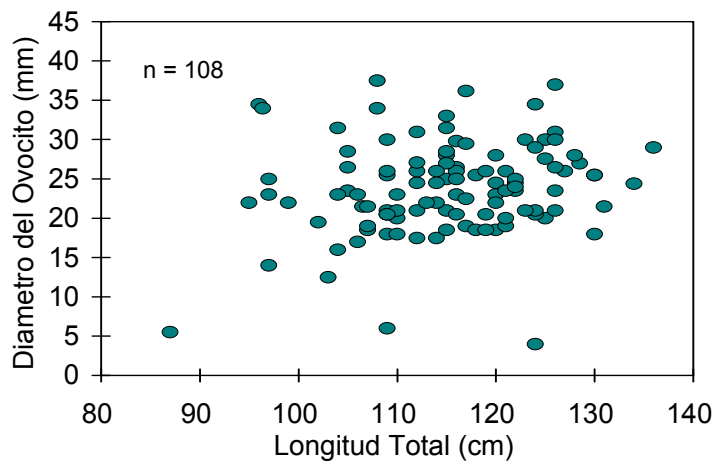


Fig. 13. Desarrollo de los ovocitos de *R. productus* para las hembras de Laguna San Ignacio.

La talla de primera madurez determinada para el pez guitarra fue de 100 cm LT, cuando el 50% de la población se encontraba madura. La longitud de madurez para las hembras equivale al 70.4% de la longitud total máxima observada (Fig. 14).

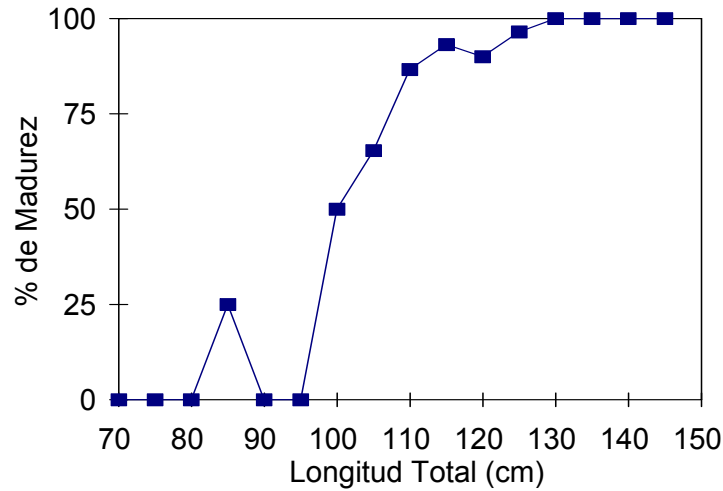


Fig. 14. Madurez sexual en hembras de *R. productus*.

El diámetro promedio mensual de los ovocitos tuvo una notable variación de abril hasta agosto. En abril los ovocitos midieron 15 mm, incrementándose para mayo, junio y julio. En este último los ovocitos midieron 31 mm con un máximo de 42 mm. En agosto, el promedio de los ovocitos fue de 20 mm de diámetro con valores mínimos de 7 mm (Fig. 15). El resto del año el diámetro de los ovocitos fue reducido.

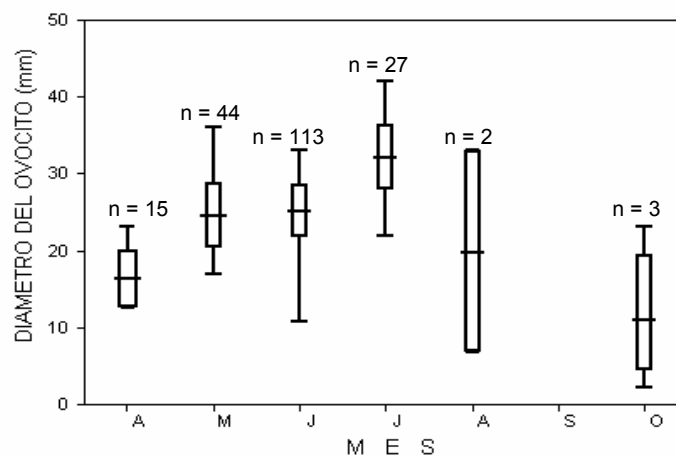


Fig. 15. Incremento mensual del diámetro de los ovocitos del pez guitarra.

4.2.4. Proporción de sexos

Durante el periodo de muestreo las hembras fueron más abundantes que los machos, presentando una proporción de sexos total de 2.94:1 (Tabla I), aunque esta proporción varió entre los años siendo 1992 y 1998 los años en los cuales se capturó el mayor número de hembras. En los muestreos de junio y julio de 1992 se obtuvieron 340 embriones de 66 hembras, en los mismos meses pero en 2002 se obtuvieron 225 embriones de 43 hembras y en julio y agosto de 2004 se obtuvieron 180 embriones de 25. La proporción de sexos en embriones fue de 1.04 hembras por un macho en 1992, de 1.09:1 en 1998 y 1.057:1 en 2004, es decir, sin diferencia significativa entre sexos.

Tabla I. Proporción de sexos anual y total de adultos y embrionaria de *R. productus*.

	ADULTOS	EMBRIONES
Bahía Almejas		
1992	5.7:1	1.04:1
1998	5.86:1	-
2002	1.05:1	1.09:1
San Ignacio		
1994-97	1.44:1	-
2004	2.25:1	1.057:1
2005	1.36:1	
TOTAL	2.94:1	1.062:1

En la tabla II podemos observar que en mayo, la proporción fue de 8.96 hembras por macho; de estos últimos la mayoría fueron inmaduros (87.5%), y por el contrario, las hembras maduras dominaron en este mes con el 75.9%. En junio, se observaron muy pocos machos y todas las hembras fueron maduras con una proporción de 49.8 hembras por macho. Para julio, la proporción de hembras bajó a 1.53:1 en relación a los machos. Durante este mes, tanto machos como hembras se observaron maduros. En los muestreos realizados durante agosto, la

proporción de sexos bajó, siendo 0.5 hembras por macho, observando que estos últimos en su mayoría eran maduros; las hembras en su totalidad se encontraron maduras.

Tabla II. Proporción de sexos durante los meses de mayor abundancia de *R. productus*.

Mayo	8.96:1
Junio	49.8:1
julio	1.53:1
Agosto	0.5:1

4.2.5. Crecimiento embrionario

Durante el período agosto-abril las hembras presentaron únicamente huevos en los oviductos. Los embriones empezaron a ser visibles, en una inspección macroscópica, de mayo hasta los primeros días de agosto. Solamente en agosto fue posible encontrar hembras maduras con los oviductos vacíos (Fig. 16). Los embriones más pequeños se colectaron en mayo, siendo posible observar el tubo neural y el cerebro poco diferenciados. En junio los embriones se encuentran casi totalmente formados, pero aún presentan tallas pequeñas; y es posible observar filamentos branquiales. Para julio, las crías se encuentran por completo diferenciadas, es decir, con un gran parecido al adulto y de tallas más grandes; los filamentos branquiales dejan de ser visibles en embriones con tallas mayores a los 95 mm LT. La talla máxima embrionaria encontrada fue de 191.7 mm LT (Fig. 17). Con los datos de junio y julio fue posible obtener la tasa de desarrollo embrionario, observando que en junio el promedio fue de 41.66 mm y para julio de 111.35 mm LT; la diferencia entre estos promedios nos indica que los embriones aumentaron en longitud 2.143 mm por día.

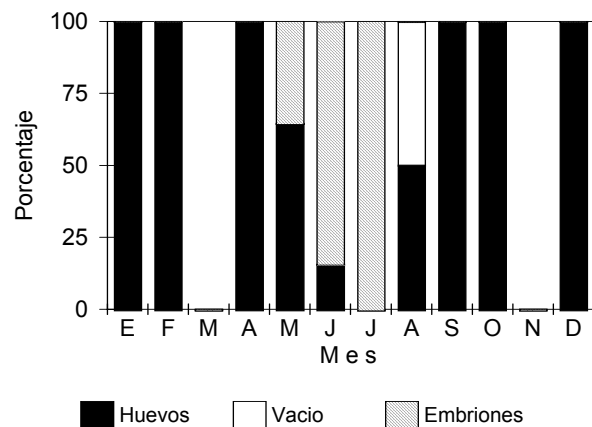


Fig. 16. Condición del oviducto durante todo el año de *R. productus*, indicando la presencia de huevos o embriones.

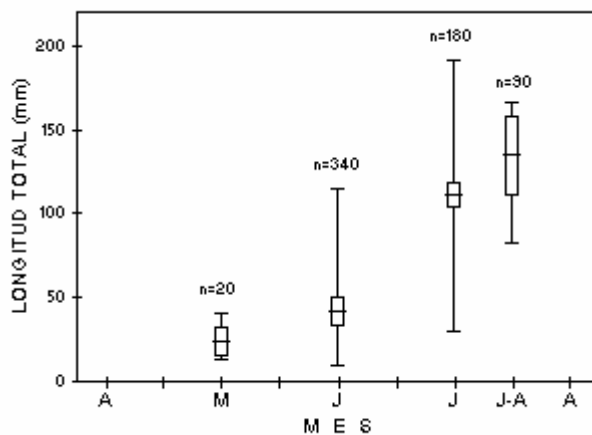


Fig. 17. Promedio mensual de las longitudes totales embrionarias de *R. productus*.

Se observó que el desarrollo embrionario de *R. productus* esta relacionado con la temperatura, iniciando con los valores mínimos de temperatura, llevando a cabo la expulsión de las crías poco antes de llegar a las temperaturas máximas (Fig. 18).

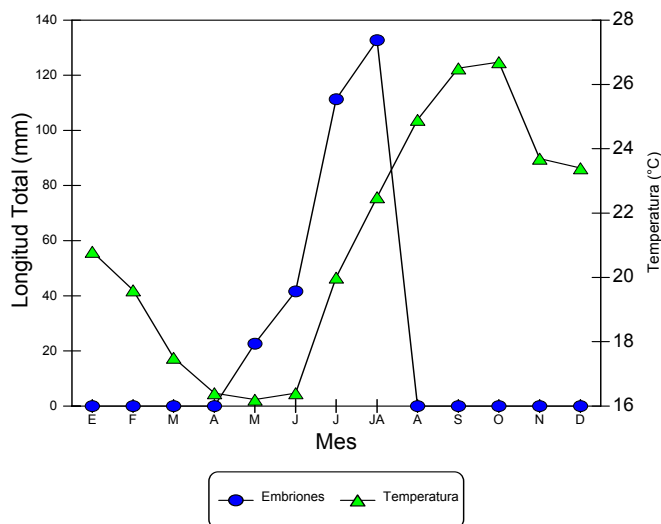


Fig. 18. Longitud promedio mensual de los embriones de *R. productus*, y promedio mensual de la temperatura en Bahía Almejas.

4.2.6. Fecundidad

En julio-agosto de 1993 en Bahía Almejas se muestrearon 36 hembras, de las cuales estando seguros de que no se había dado ninguna expulsión de crías por el estrés, a cada una de ellas les fue contado el número de embriones, el cual fluctuó entre cuatro y 18, predominando aquellas que contenían entre ocho y diez (Fig. 19). El menor número de embriones los presentaban las hembras de tallas más pequeñas y las hembras más grandes presentaron un número mayor de embriones. Con estos resultados, se infiere que existe una tendencia a incrementar el número de embriones conforme aumenta la talla materna.

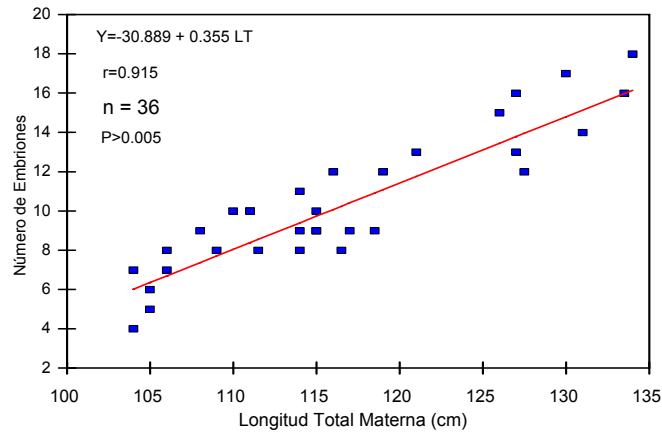


Fig. 19. Fecundidad embrionaria de *R. productus*, en relación a la talla materna.

A partir de los muestreos realizados en Laguna San Ignacio se obtuvo el número de ovocitos por hembra. Se encontró una relación proporcional entre el número de ovocitos y la talla materna, en donde según se incrementa la talla materna también aumenta el número de ovocitos (Fig. 20). El mayor número de ovocitos observado fue de 26 y fueron de una hembra de 127 cm LT.

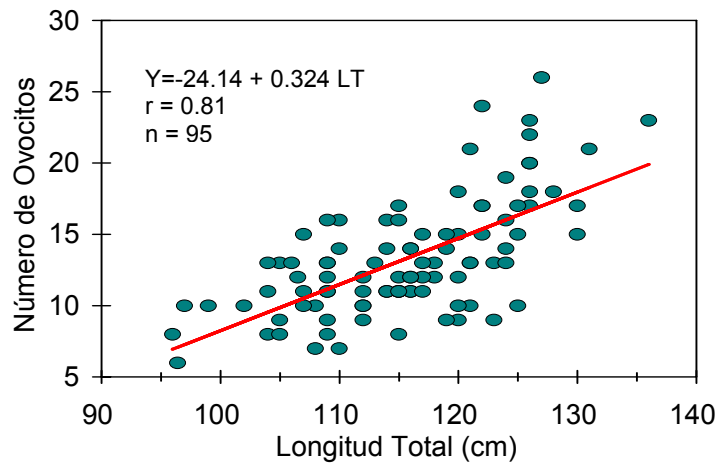


Fig. 20. Fecundidad ovárica de *R. productus*, en relación a la talla materna.

4.2.7. Ciclo reproductivo

Con base en el crecimiento de los ovocitos, el nacimiento de las crías y por la presencia de huevos en los oviductos de las hembras muestreadas a mediados de agosto, permiten suponer que la época de apareamiento es a finales de julio y principios de agosto. En este mes se obtuvieron pocas hembras, las cuales presentaron los oviductos vacíos y en algunos casos presentaban huevos en los oviductos, pero sin un desarrollo embrionario visible. Se observó que el desarrollo embrionario como el crecimiento de los ovocitos es simultáneo. Esto nos indicó, que la expulsión se llevó a cabo a finales del mes de julio y principios de agosto, seguida por la copula y la ovulación, por lo que la guitarra presenta un único ciclo reproductivo anual (Fig. 21).

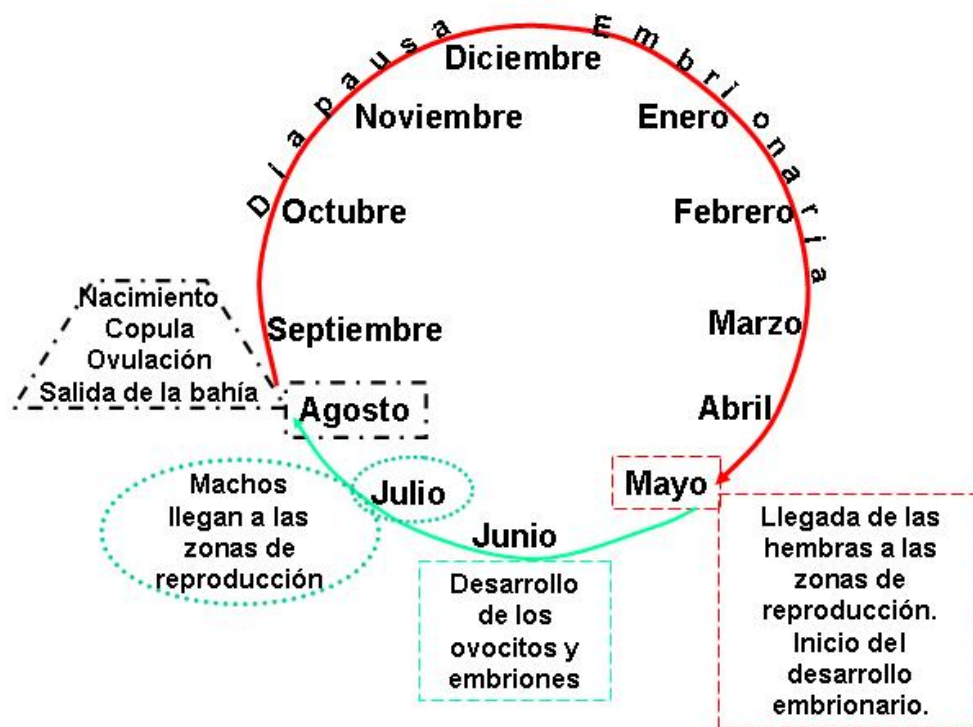


Fig. 21. Ciclo reproductivo de *R. productus*.

4.3. DISCUSIÓN

4.3.1. Distribución temporal

Durante los muestreos realizados en las dos áreas de estudio, en mayo se capturaron principalmente machos inmaduros, mientras que en julio todos fueron maduros. Las hembras fueron observadas desde finales de abril, siendo la mayoría maduras, el mayor número de hembras fue observado en junio y para agosto el número de hembras bajo considerablemente. Considerando ésta información y el número de organismos capturados por mes, se deduce que la guitarra entra a Bahía Almejas a finales de abril y principios de mayo y sale a finales de julio y principios de agosto. El resto del año la guitarra es una especie visitante ocasional en la bahía. Este comportamiento difiere al registrado por Beltrán *et al.* (1986) en el Estero de Punta Banda, donde el período de mayor abundancia es en agosto. Asimismo, Talent (1985) menciona que en el Estero de Elkhorn (California), la guitarra fue encontrada sólo de agosto a noviembre, confirmando así la distribución estacional de *R. productus*. Estos movimientos muy probablemente se deban a migraciones hacia aguas más profundas o de menores temperaturas. Migraciones similares también se han descrito en otras especies de rayas como son *R. horkelii* (Lessa, 1982; Lessa *et al.*, 1986) y *Zapterix exasperata* (Villavicencio-Garayzar, 1995).

4.3.2. Composición de tallas

La talla máxima encontrada fue de 141.5 y 112 cm LT, para hembras y machos, respectivamente. Talent (1985) y Timmons (1991) analizaron organismos de 90 a 150 cm LT para la Bahía de Monterey, California, mientras que Villavicencio-Garayzar (1993 c), registró machos y hembras con tallas hasta de 98 y 137 cm LT, respectivamente para Bahía Almejas, longitudes que coinciden en gran medida con lo obtenido en esta investigación. Sin embargo, Castro-

Aguirre (1965), menciona que la talla máxima de la guitarra es de 80 cm LT de San Francisco a Isla de Cedros y Golfo de California; difiriendo en gran medida con los resultados de éste trabajo y con lo propuesto por los autores antes mencionados.

En la estructura de tallas por zonas se observó una variación en hembras, observándose en Bahía Almejas una dominancia de los grupos de 110 a 130 cm LT, a diferencia de Laguna San Ignacio en la cual dominó el grupo de 90 cm LT a pesar de tener varios organismos de tallas grandes. Esto pudo deberse a que en Laguna San Ignacio se llevo a cabo la pesca de esta especie con redes con luz de maya de 10 pulgadas durante 2004, lo que ocasionó que se capturaran organismos de tallas mas pequeñas. Esta diferencia no fue observada en los machos.

En los elasmobranquios y en otros grupos es común encontrar que las hembras sean de longitudes mayores que los machos. Este es el caso de *R. productus*, en donde las hembras fueron un 20% más grandes; difiriendo con respecto a lo señalado por Villavicencio-Garayzar (1993 c) para la misma zona, quien menciona que las hembras fueron un 40% mayores que los machos. Esto probablemente se deba a que los muestreos realizados no abarcaron dos de los meses (mayo y julio) de mayor abundancia en la bahía. Esta diferencia en longitudes entre sexos ha sido observada en otras especies de rayas; *Rhinoptera bonasus*, *Myliobatis californica*, *N. brasiliensis* y *G. marmorata* (Smith y Merriner, 1987; Martin y Cailliet, 1988; Villavicencio-Garayzar, 1993 a, b).

4.3.3. Madurez sexual

Dentro de la madurez sexual las diferentes especies de elasmobranquios presentan una gran variación en cuanto a la talla de primera madurez en machos y hembras (Pratt y Otake, 1990). En *R. productus* los machos maduran a los 80 cm

y las hembras a una talla mayor. Tal es el caso de machos y hembras de *R. rhinobatos*, los cuales maduran a los 75 cm y 85 cm LT respectivamente. Este comportamiento es descrito en *R. cemiculus*, con una talla de 100 cm en machos y de 110 cm LT en hembras (Capapé y Zaouali, 1979). Resultados similares se han obtenido en *Dasyatis sabina* y *D. sayi*, en donde los machos maduran entre 20 y 38 cm y las hembras entre 25 y 55 cm de ancho de disco (AD) (Snelson *et al.*, 1988 y 1989).

En general, los elasmobranquios presentan la madurez sexual una vez que han cubierto entre el 60 y el 90% de su longitud total (Holden, 1974), siendo este el caso de *R. productus*, donde los machos y hembras alcanzan la talla de primera madurez al 71.4 y 70.4% de su LT máxima observada, respectivamente. Estos porcentajes de la talla alcanzada en la primera madurez, son comparables con los obtenidos para *Rhinoptera bonasus* (Smith y Merriner, 1987), *R. horkeli* (Lessa, 1982; Lessa *et al.*, 1986), *N. brasiliensis* (Villavicencio-Garayzar, 1993 a) y *Z. exasperata* (Villavicencio-Garayzar, 1995).

De agosto hasta abril la guitarra presentó ovocitos con un diámetro pequeño, pero de mayo a julio, los ovocitos aumentaron en diámetro hasta alcanzar un máximo en julio, siendo a principios de agosto cuando la guitarra lleva a cabo la ovulación. Por ello, existe una alta probabilidad de que en agosto se realice la expulsión de las crías, seguido de la cópula. Posteriormente las hembras ovulan, fecundan los ovocitos e inician la diapausa embrionaria, que se prolonga hasta abril. Esto nos indica que el desarrollo ovárico de *R. productus* es estacional. Esta estrategia reproductiva se ha detectado en *R. horkelii*, *Dasyatis sayi*, *R. taylori*, *N. brasiliensis* y *R. hynnicephalus* (Lessa, 1982; Lessa *et al.*, 1986; Snelson *et al.*, 1989; Simpfendorfer, 1992; Villavicencio-Garayzar, 1993 a; Wenbin y Shuyuan, 1993).

4.3.4. Proporción de sexos

El pez guitarra presenta un periodo de mayor abundancia el cual se da de mayo a principios de agosto, en estos meses la proporción de sexos estuvo dominada por las hembras. Sin embargo, con la llegada de los machos en julio esta proporción se redujo. Esta diferencia tan marcada en la proporción de sexos en los adultos de *R. productus* en las dos áreas de muestreo, indica que existe una segregación por sexos, la cual disminuye al momento en que llegan los machos a la bahía para llevar a cabo la cópula, confirmando así lo propuesto por Wourms (1977). Este autor menciona que existe una tendencia en los elasmobranquios a segregarse cuando alcanzan la madurez sexual, excepto en la época reproductiva. Tal segregación se ha observado en el pez guitarra en California (Herald y Dempster, 1952; Herald, 1952; y Herald *et al.*, 1960) y en Bahía Almejas (Villavicencio-Garayzar, 1993 c). Por otro lado, la selectividad del arte de pesca podría ser otro factor por el cual la proporción de sexos se encuentre sesgada hacia las hembras, capturando únicamente a los organismos grandes, quedando libres los machos de tallas medianas y pequeñas y las hembras pequeñas.

Dada esta segregación, Pratt y Otake (1990) recomiendan obtener la proporción de sexos con base en las crías intrauterinas. Los muestreos de junio y julio de 1992 y 2002 y en julio y agosto de 2004, indican que existe una proporción de sexos total embrionaria de 1.062 hembras por macho ($n=745$), con lo que se puede afirmar que en la guitarra no hay una producción diferencial a favor de un sexo, deduciendo que la segregación por sexos se da en organismos adultos. Este comportamiento se ha observado en *R. hynnicephalus* en el mar de China y en *Z. exasperata* en Bahía Almejas (Wenbin y Shuyuan, 1993; Villavicencio-Garayzar, 1995). Sin embargo, en algunas especies es posible observar diferencias en la proporción de sexos en embriones; por ejemplo, en *G. marmorata* se ha registrado una proporción de 1.9 machos por hembra (Villavicencio-Garayzar, 1993 b). Por otro lado, Ebert (2005) menciona que en *Bathyraja*

aleutica, *Bathyrāja lindbergi*, *Bathyrāja maculata*, *Bathyrāja minispinosa*, *Bathyrāja taranetzi* y *Bathyrāja trachura*, en el Mar de Bering presentan una proporción sexual en adultos de 1:1.

4.3.5. Crecimiento embrionario

Es posible comprobar que durante la mayor parte del año *R. productus* presenta huevos en los oviductos, a excepción de 3 meses y medio (Fig. 16), de los cuales, en los 3 primeros (mayo a julio) se encuentran embriones en los oviductos, y en el medio mes restante (principios a mediados de agosto) los oviductos están vacíos; esto es debido a que las hembras acaban de expulsar a las crías y están listas para iniciar de nuevo el ciclo reproductivo con la cópula. Este mismo comportamiento se ha observado en otras rayas: *D. sayi* (Snelson, 1989), *R. horkelii* (Lessa, 1982), *R. hynnicephalus* (Wenbin y Shuyuan, 1993), *Narcine brasiliensis* (Villavicencio-Garayzar, 1993a) y *Rhizoprionodon taylori* (Simpfendorfer, 1992).

El desarrollo embrionario de *R. productus* inicia aproximadamente a los 8.5 meses después de haberse llevado a cabo la cópula, saliendo de la diapausa. De los tres meses en los que se observan los embriones, éstos no presentan una conexión directa con el oviducto de la madre, es decir no presentan análogos de placenta o separaciones por compartimientos, sino que se alimentan principalmente del vitelo y de forma complementaria de líquido uterino o trofonemata. La sustancia lechosa se produce en unos pliegues longitudinales del oviducto y proporciona de manera complementaria nutrientes al embrión. La alimentación principal se da mediante el vitelo, observado en casi todo el tiempo que dura el desarrollo embrionario. Este comportamiento es similar al de *R. hynnicephalus*, que al final del desarrollo reabsorben la yema y están listos para ser expulsados. Se cree que la reabsorción de la yema sin una degradación

inmediata del material pueda ser con el fin de que los neonatos tengan alimento en los primeros días de vida libre (Wenbin y Shuyuan, 1993).

Con respecto a la talla máxima embrionaria y la longitud total más pequeña de un organismo de vida libre, es posible deducir la talla de nacimiento. En julio se encontró al embrión más grande, que midió 191.7 mm LT y debido a que la expulsión de los embriones se lleva a cabo a finales de este mes y principios de agosto, es posible que la talla de nacimiento sea alrededor de los 20 cm LT. Esta es una talla muy similar a la propuesta por Timmons (1991) y Villavicencio-Garayzar (1993 c), quienes proponen una talla de expulsión entre 20 y 24 cm LT. Asimismo, Timmons (1991) registró un organismo capturado de vida libre de 23 cm LT. Por otro lado, los resultados obtenidos difieren en gran medida a lo planteado por Eschmeyer *et al.* (1983), quienes mencionan que la talla de nacimiento es de 15 cm LT.

Es importante tomar en cuenta que el desarrollo embrionario de *R. productus* inicia con los valores mínimos de temperatura, llevando a cabo la expulsión de las crías cuando están por presentarse las temperaturas máximas. Por lo que podemos decir que el desarrollo embrionario del pez guitarra es dependiente de la temperatura. Las crías nacen cuando la temperatura del mar es elevada, con ello se activa la tasa de crecimiento rápido y lo contrario ocurriría si nacieran a temperaturas bajas (Simpfendorfer, 1992). Como una generalización, existe una tendencia en el crecimiento postembrionario a ser casi exponencial (Wourms, 1977). Esto es de particular importancia para especies que presentan una talla embrionaria pequeña porque un crecimiento rápido reduce el riesgo a la depredación (Branstetter, 1993).

4.3.6. Fecundidad

El número de embriones por hembra en la guitarra fue variable, entre cuatro y 18, siendo más común encontrar hembras con ocho a diez embriones, esto pudo deberse a que las hembras más abundantes en las capturas fueron de tallas entre 110 y 120 cm LT. Las tallas mayores a los 130 cm presentaron de 16 a 18 embriones. Esto también fue observado en *R. horkelii* (Lessa *et al.*, 1986) y en *R. annulatus* (Rossouw, 1984), en las cuales, las hembras pequeñas presentaron 2 embriones y las grandes tuvieron 11. De igual forma, en *R. hynnicephalus* se contaron entre 2 y 9 embriones por hembra (Wenbin y Shuyuan, 1993). Al parecer, de todas las especies del género *Rhinobatos*, *R. productus* es la más fecunda. Asimismo, se determinó la fecundidad ovárica, corroborando la relación anterior, en donde se presenta un mayor número de ovocitos según aumenta la talla materna.

Por otro lado, Pratt y Casey (1990) mencionan que en algunas especies de elasmobranquios, existe una tendencia en la cual las hembras más grandes son más fecundas. En *R. productus* se observó una relación directa entre el número de embriones y la talla materna, al igual que *R. hynnicephalus* (Wenbin y Shuyuan, 1993). Ketchen (1972), Simpfendorfer (1992) y Mollet *et al* (2000), mencionan que los tiburones *Squalus acanthias*, *Rhizoprionodon taylori* y *Isurus oxyrinchus* presentan una relación significativa entre el número de embriones y la talla materna.

4.3.7. Ciclo reproductivo

Debido al carácter migratorio de la mayoría de las especies de elasmobranquios (Holden, 1974), es difícil determinar los períodos de gestación, ya que en algunas etapas del ciclo reproductivo no son capturados. Si bien la guitarra no es accesible a la pesquería entre agosto y abril, es posible describir su

ciclo reproductivo, el cual presenta dos fases: el desarrollo embrionario activo (mayo-agosto) y el aletargamiento del desarrollo embrionario o diapausa (agosto-abril), en este período se da la emigración, para regresar a la bahía hasta el próximo año, completando de ésta manera el ciclo reproductivo.

En Bahía Almejas la temperatura superficial varía desde los 14 °C en abril y mayo hasta los 29 °C en septiembre (COADS, 1994). El desarrollo embrionario de *R. productus* es dependiente de la temperatura y también de la especie. La tasa reproductiva es más rápida en organismos de aguas cálidas que en los de aguas mas frías y su vulnerabilidad puede deberse a un incremento en la temperatura por períodos cortos (Wourms, 1977). Cuando la temperatura del mar es elevada, se lleva a cabo el nacimiento de las crías, propiciando así un crecimiento exponencial en los primeros meses de vida (Simpfendorfer, 1992), lo que les permitiría aumentar casi el doble de tamaño en poco tiempo con lo cual podrían reducir el riesgo a la depredación, ya que es en este momento cuando en la mayoría de las especies se da la mayor mortalidad por depredación (Branstetter, 1990; 1993).

De acuerdo con Talent (1985) en la Bahía de Monterey, California, la variación estacional de la temperatura afectó la distribución de algunos elasmobranquios, de los cuales la guitarra fue más abundante cuando las temperaturas se encontraban arriba de los 14 °C. Herald (1952), menciona que durante los torneos de 1952 en la misma zona, fue común observar que *R. productus* aumentaba en las capturas durante cierta parte del año (junio-julio), debido a que la guitarra se desplazaba de mayor a menor profundidad a intervalos irregulares. Las diferentes etapas del ciclo reproductivo en *R. annulatus* (Rossouw, 1984) y *R. horkelii* (Lessa, 1982; Lessa et al., 1986) son acompañadas por migraciones en dirección a la costa, para la gestación y en dirección al mar abierto después de la cópula. Estas migraciones están estrictamente relacionadas con la temperatura, la cual está ligada a las profundidades, influyendo todo esto en

las diversas etapas de los ciclos reproductivos, acelerando o retardando los procesos reproductivos (Lessa *et al.*, 1986).

En general, los elasmobranquios utilizan las bahías para su reproducción ya que son lugares protegidos con una alta productividad (Talent, 1985; Herald *et al.*, 1960; Beltrán *et al.*, 1986; Lessa *et al.*, 1986), siendo éste el caso del Complejo Lagunar de Bahía Magdalena y de la Laguna de San Ignacio. Bahía Magdalena se encuentra influenciada por surgencias prácticamente todo el año (Bakun, 1973), proporcionando así suficientes fuentes de alimento para los organismos que habitan en éstas zonas y Laguna San Ignacio se encuentra afectado todo el año por surgencias ocasionadas por las mareas, dando como consecuencia que sea una zona altamente productiva. Una vez que han expulsado a las crías, salen de las áreas protegidas, quedando solo los neonatos. Asegurando que los organismos recién expulsados puedan encontrar alimento en la etapa exponencial de su desarrollo (Simpfendorfer, 1992).

Como se mencionó anteriormente, *R. productus* entra a las áreas protegidas únicamente con el fin de llevar a cabo la gestación y reproducirse. Y es en éste momento en cuando los pescadores aprovechan para capturarlos, ya que en el resto del año la guitarra se encuentra fuera de estas áreas y en aguas más profundas, lo que hace incosteable su captura.

5. ALIMENTACIÓN

5.1. MATERIAL Y MÉTODOS

Para determinar los hábitos alimentarios del pez guitarra, se colectaron estómagos durante 2002 en Bahía Almejas y 2004 y 2005 en Laguna San Ignacio (Fig. 2). Una vez determinado el sexo y la longitud total, se procedió a realizar una incisión en la cavidad abdominal, procediendo a la extracción del estómago y determinación del grado de repleción gástrica. Posteriormente, se procedió a guardarlos en bolsas de plástico previamente etiquetadas y fueron fijadas con formol al 01% para su posterior traslado al laboratorio.

El análisis del contenido estomacal fue realizado en el laboratorio, separando las diferentes especies presa de acuerdo al grupo taxonómico, identificándolas hasta el menor taxón posible, dependiendo del estado de digestión de éstas. Se les asigno el estado de digestión, 1 para aquellas presas que eran identificables debido a que su estado de digestión fue mínimo. El estado de digestión 2 fue asignado a los organismos con pérdida de alguna estructura corporal (Ej. peces sin escamas, crustáceos sin quelas, entre otros). El estado 3 fue considerado para presas que solo presentaban vértebras o partes aisladas del cuerpo. Y el estado de digestión 4, se le asigno a la presencia de estructuras rígidas muy poco digeribles de las presas como otolitos en peces o picos de cefalópodos, en este estado también se considero la materia orgánica no identificada (MONI).

La identificación de peces se realizó mediante el esqueleto axial y apendicular. Para vértebras (conteo) y placas hipúricas se utilizaron las claves de Clothier (1950), Miller y Jorgensen (1973) y Monod (1968). También se utilizó la colección de esqueletos de peces del Laboratorio de Ecología de Peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Para aquellos peces que presenten

un estado de digestión mínimo se utilizarán las claves de Miller y Lea (1972), Allen y Robertson (1994) y Fischer *et al.* (1995).

La determinación taxonómica de los crustáceos se realizó por medio de los exoesqueletos o por restos de éstos, utilizándose las claves de Garth y Stephenson (1966), Brusca (1980) y Fischer *et al.*, (1995). En los cefalópodos debido a la rápida digestión de las partes blandas de su cuerpo la única estructura reconocible es el aparato mandibular comúnmente conocido como "pico", la cual por estar compuesta de quitina (material de difícil digestión), permite su identificación, por lo que para este grupo en particular se emplearan las claves para identificación de "picos" de cefalópodos de Wolff (1982, 1984) y Clarke (1962, 1986).

Se realizaron las curvas acumulativas con base en el trabajo de Bizzarro *et al.* (2006), en el cual el numero de especies presa encontrados en cada uno de los estómagos se agrupan en especies pertenecientes al mismo taxón pero con una frecuencia de aparición baja (4 o menos ejemplares), las demás especies con una mayor frecuencia de aparición (mas de 4 ejemplares), se consideraron de forma individual. Este método realiza iteraciones (utilizando el programa Matlab, versión 5.3) de la riqueza específica de cada estómago para calcular el promedio y la desviación estándar de cada muestra. Se asume que se tiene una muestra adecuada de estómagos si la curva resultante presenta una asíntota y una reducción en la variabilidad.

Una vez obtenidos el número de presas y los grupos taxonómicos, se realizó el análisis cuantitativo de los contenidos gástricos mediante los métodos de frecuencia de aparición (FA), gravimétrico (P) y numérico (N) de acuerdo con Pinkas *et al.* (1971) y Cailliet *et al.* (1986).

Para realizar el método de Frecuencia de aparición (FA), se registró el número de estómagos en los cuales apareció un determinado tipo de presa. Los

resultados se expresaron como porcentaje de una especie con respecto al número total de estómagos con alimento:

$$FA = \frac{n}{NE} * 100$$

Donde **n** es el número de estómagos en el cual apareció un determinado tipo de presa y **NE** es el número total de estómagos con alimento.

En el caso del método numérico (N), se registró numéricamente las presas encontradas en cada estómago a nivel de clase, orden, familia, genero o especie. Al analizar los estómagos, se obtuvo el número total de organismos de cada categoría y se expresaron en porcentaje:

$$N = \frac{n}{NT} * 100$$

Donde **n** es el número total de presas de una determinada especie y **NT** es el número total de presas de todas las especies.

En el método gravimétrico, se obtuvo información de la biomasa de las presas consumidas. Cada tipo de alimento fue separado y fue pesado en una balanza granataria. El peso fue referido al peso total estimado para la totalidad de presas encontradas en los estómagos y se expreso como un porcentaje del mismo.

$$P = \frac{p}{PT} * 100$$

Donde **p** es el peso en gramos (g) de un determinado alimento (especie) y **PT** es el peso total de las presas de todas las especies.

Asimismo se utilizó el Índice de Importancia Relativa (IIR) propuesto por Pinkas (1971), para evaluar y caracterizar el espectro trófico. Este índice incorpora los métodos anteriores y se basa y se expresa en porcentajes:

$$IIR = (\%P + \%N) * \%FA$$

Donde **N** es el porcentaje del número de organismos, **P** es el porcentaje del peso y **FA** es el porcentaje de frecuencia de aparición. Este método combinado se utilizó con la finalidad de valorar de una manera integral la importancia de cada tipo de alimento en la dieta de las especies (Hyslop, 1980).

Se utilizó el índice estandarizado de Levin (B_i) para calcular la amplitud de la dieta (Hurlbert, 1978; Krebs, 1999), a partir de los valores obtenidos de N absoluto. Este índice asume los valores de 0 a 1. Cuando los valores de B_i son menores de 0.6, el depredador se considera especialista, lo que indica que utiliza un número bajo de recursos y presenta una preferencia por ciertas presas. Cuando los valores son cercanos a uno (>0.6), su espectro es generalista, es decir, utiliza todos los recursos sin ninguna selección (Krebs, 1999):

$$B_i = \frac{1}{\left[n - 1 * \left(\left(\frac{1}{\sum P_{ij}^2} \right) - 1 \right) \right]}$$

Donde **B_i** es el índice de Levin para el depredador i , **P_{ij}** es la proporción de la dieta del depredador i que utiliza la presa j y n es el número de categorías de las presas.

Asimismo, también se aplicó el índice de Morisita-Horn al método numérico absoluto para evaluar el traslapo de dietas entre tallas (juveniles y adultos) y sexos para cada zona (Smith y Zaret, 1982). Este índice varía de 0 a 1, cero cuando las dietas son completamente distintas y uno, cuando las dietas son idénticas. Considerando como un traslapo biológicamente significativo o alto cuando el valor

excede a 0.6; de 0.3 a 0.59 se considera un traslapo bajo y de 0.0 a 0.29 se considera que no hay traslapo (Langton, 1982):

$$C\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^n (P_{xi} * P_{yi})}{\left(\sum_{i=1}^n P_{xi}^2 + \sum_{i=1}^n P_{yi}^2 \right)}$$

Donde $C\lambda$ es el Índice de Morisita-Horn de traslapo entre el depredador x y el depredador y , n es el número total de presas, P_{xi} es la proporción de la presa i del total de presas usadas por el depredador x , y P_{yi} es la proporción de la presa i del total de las presas usadas por el depredador y .

5.2. RESULTADOS

Los muestreos fueron realizados en 2002, 2004 y 2005, se colectaron en total 452 estómagos en las dos áreas de muestreo (Bahía Almejas y Laguna San Ignacio), siendo 47 hembras y 50 machos para Bahía Almejas y en Laguna San Ignacio fueron 239 hembras y 116 machos, (Tabla III). La longitud total de los ejemplares, varió en las hembras de 48 a 140 cm LT, siendo más común encontrar tallas de 90 a 100 cm LT. En machos la longitud total vario entre 49 y 101 cm LT siendo mas común observar tallas de 90 cm LT (Fig. 22).

Tabla III. Número de estómagos por mes de *Rhinobatos productus* analizados durante el periodo 2002 a 2005, señalando la presencia o ausencia de alimento.

	Año	Mes	C/Alimento	S/Alimento	Total
Bahía Almejas	2002	Mayo	2	15	17
		Junio	1	5	6
		Julio	10	52	62
		Agosto	3	9	12
	Subtotal		16	81	97
Laguna San Ignacio	2004	Abril	13	0	13
		Mayo	14	0	14
		Julio	54	2	56
		Agosto	173	13	186
		Septiembre	25	2	27
	2005	Enero	37	13	50
		Junio	9	0	9
	Subtotal		325	30	355
Total			341	111	452

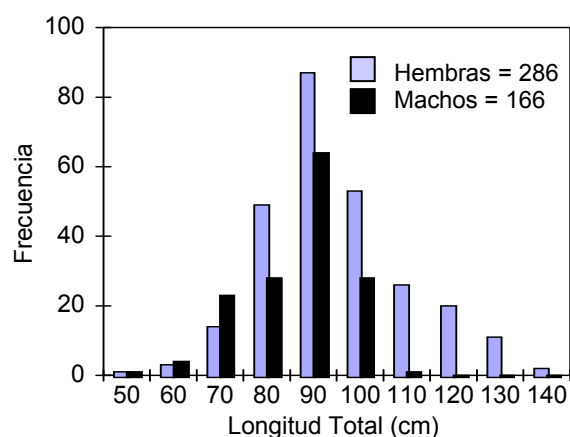


Fig. 22. Estructura de tallas del pez guitarra utilizados para el análisis de alimentación.

Del total de los estómagos colectados (452), el 75% presentaron alimento y el 25% se encontraron vacíos. Del porcentaje de repleción, el 49% de los estómagos con alimento se encontraban en la categoría 1, el 31% en la categoría 2, mientras que las categorías 3 y 4 representaron 11% y 9% respectivamente (Fig. 23).

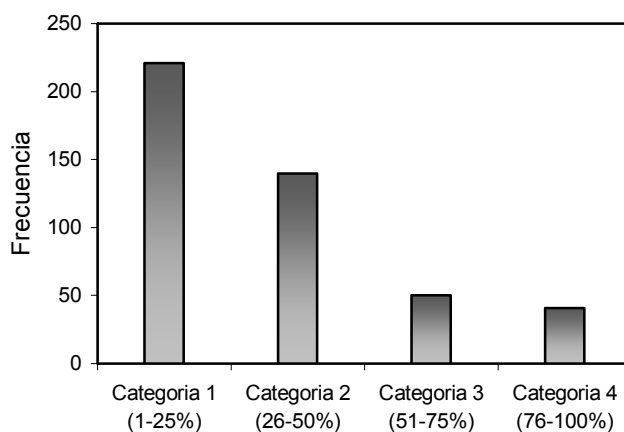


Fig. 23. Porcentaje de repleción de los estómagos con alimento de *R. productus*.

En el área de Bahía Almejas no se realizó la curva acumulativa debido al bajo número de estómagos con alimento (16 estómagos). Para el área de Laguna San Ignacio las curvas acumulativas presentaron un alto valor de correlación indicando un buen ajuste. En la figura 24 se observan las curvas acumulativas, en donde para Laguna San Ignacio un número de 150 estómagos fue adecuado para determinar la dieta de esta especie. Asimismo en hembras (100 estómagos) y en machos (80 estómagos), fueron representativos de su dieta.

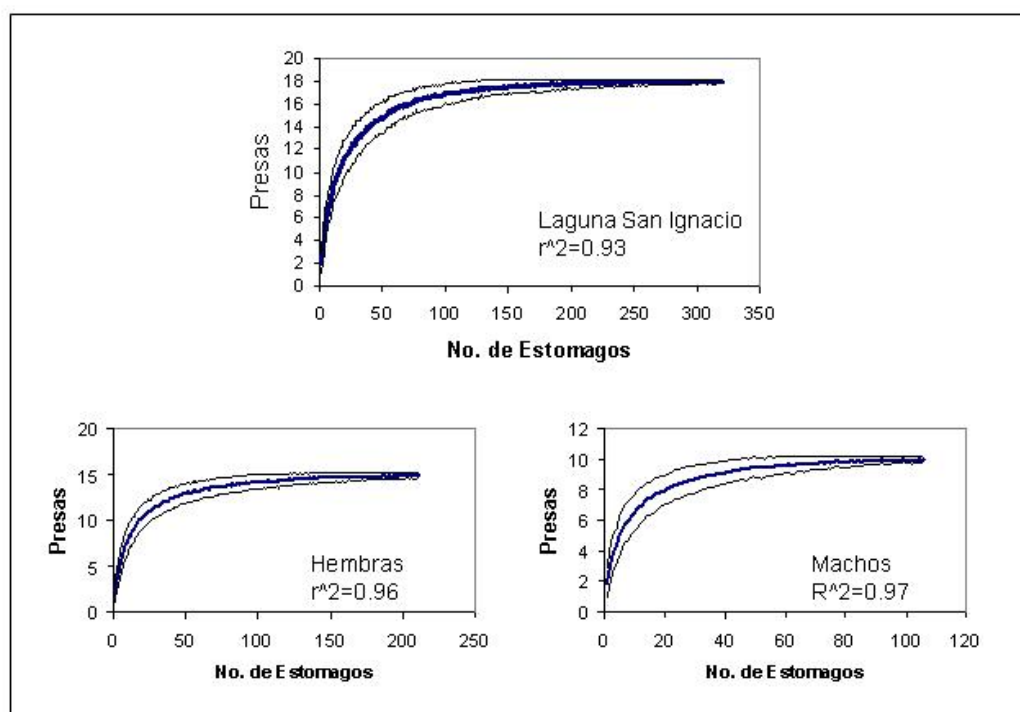


Fig. 24. Curvas acumulativas por frecuencia de aparición indicando el promedio y la desviación estándar en todos los estómagos de *R. productus* en Laguna San Ignacio, así como por sexo.

Las curvas acumulativas también fueron realizadas por estadio de madurez (Fig. 25), en las cuales el ajuste de las curvas para las hembras inmaduras fue bueno indicando que 100 estómagos son adecuados; sin embargo en las hembras maduras a pesar de tener un buen ajuste, fueron pocos estómagos (38). En los machos inmaduros el análisis de 42 estómagos presentó un buen ajuste, al igual que en los machos maduros (50 estómagos).

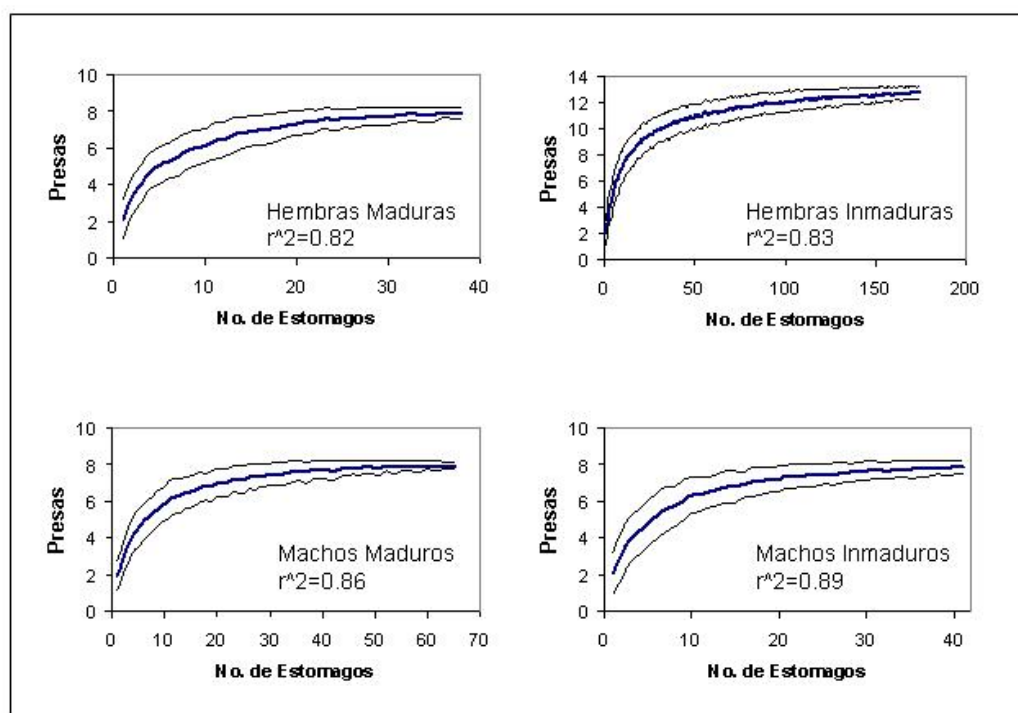


Fig. 25. Curvas acumulativas por frecuencia de aparición indicando el promedio y la desviación estándar, en cada uno de los estómagos por estado de madurez, hembras maduras, hembras inmaduras, machos maduros y machos inmaduros.

5.2.1. Espectro trófico en Bahía Almejas

En Bahía Almejas se capturaron 97 organismos, obteniendo muestras de mayo hasta agosto del 2002. Del total de los estómagos colectados solo el 16.5% presentaron alimento y el 83.5% se encontraban vacíos (Tabla IX; Fig. 26).

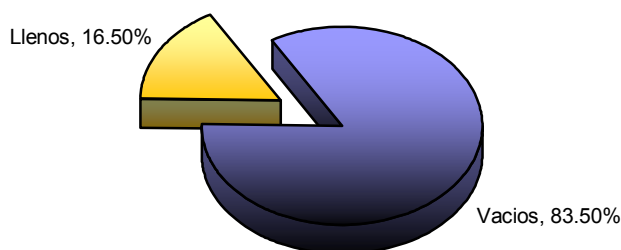


Fig. 26.- Porcentaje de estómagos con alimento y vacíos de *Rhinobatos productus* en Bahía Almejas, B.C.S.

De los 97 organismos capturados, 47 fueron hembras (48.5%) y 50 machos (51.5%). La longitud total en hembras varío entre 48 cm hasta 123 cm LT, siendo más común las tallas de 110 y 120 cm; mientras que los machos variaron de 49 a 94 cm LT, siendo más frecuentes las tallas de 70 y 90 cm LT (Fig. 27).

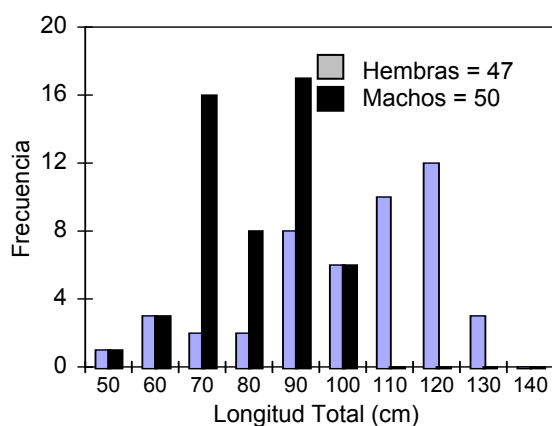


Fig. 27.- Estructura de tallas del pez guitarra *Rhinobatos productus* en Bahía Almejas, B.C.S.

Se analizaron los 97 estómagos, presentando poca diversidad de especies presa. El espectro trófico del pez guitarra se constituyó principalmente de 9 tipos de presas, de los cuales 8 fueron crustáceos y un sipúnculido, correspondientes a 4 familias, 4 géneros y 3 especies (Tabla IV).

El peso total de las presas fue de 143.28 gramos, de los cuales los crustáceos aportaron el 99.4%. *Callinectes bellicosus* fue la que aportó mayor porcentaje al peso (50.3%). De acuerdo al método numérico se obtuvieron un total de 24 organismos presa, de los cuales 95.8% fueron crustáceos, seguidos por el sipúnculido. La especie más numerosa fue *C. bellicosus* con 6 organismos, seguida de *C. arcuatus* con 5 y *Portunus* spp. con 4 organismos. Los crustáceos fueron las presas más frecuentes en los estómagos, presentándose en 99% de los estómagos. *C. bellicosus* (37.5%) fue la presa de mayor frecuencia de aparición seguida por *C. arcuatus* (25%) (Fig. 28).

De acuerdo al índice de importancia relativa (IIR), *C. bellicosus* fue la especie presa más importante seguida por *C. arcuatus*, *Portunus* spp y *Farfantepenaeus californiensis* (Fig. 28).

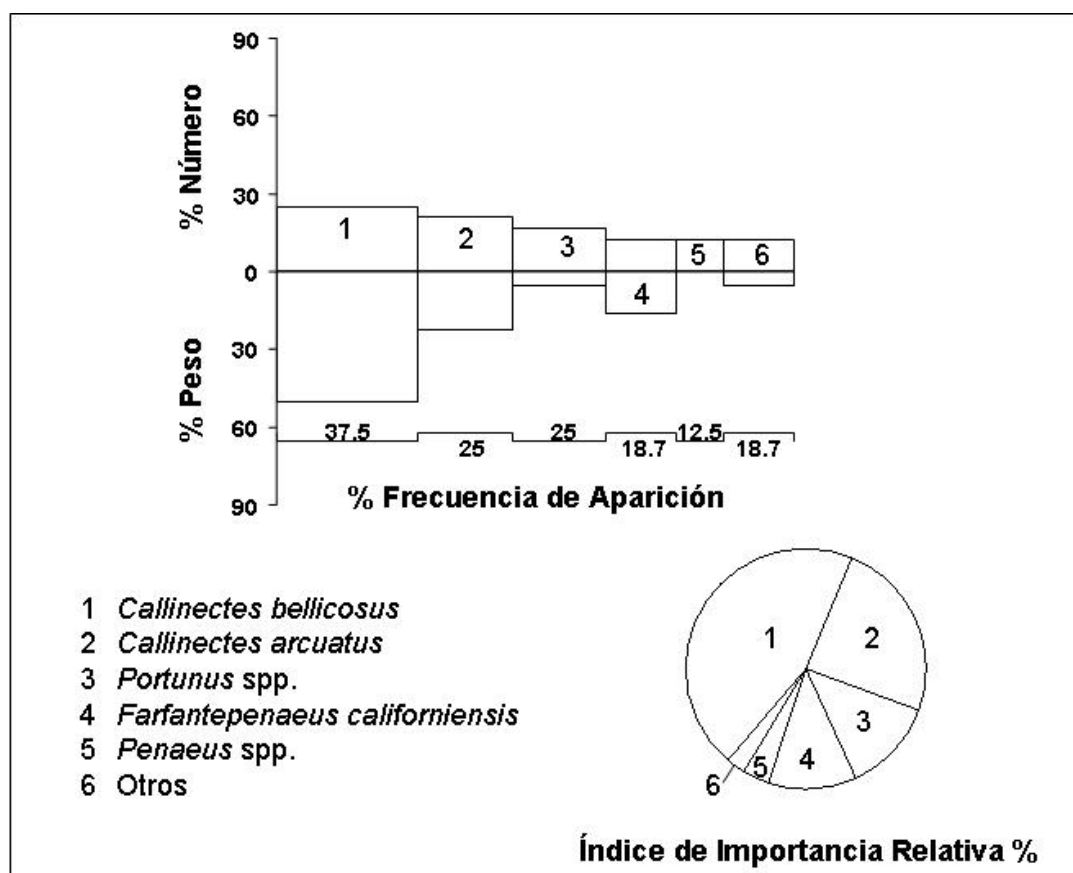


Fig. 28.- Espectro trófico del pez guitarra *Rhinobatos productus* en Bahía Almejas, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e Índice de Importancia Relativa.

Tabla IV. Espectro trófico del pez guitarra *Rhinobatos productus* en Bahía Almejas, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
SIPUNCULA	1	6.25	1	4.17	0.92	0.64	30.05	0.67
Subtotal	1		1	4.17	0.92	0.64	30.05	0.67
CRUSTACEA								
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Penaeus</i> spp.	2	12.5	3	12.50	0.02	0.014	156.42	3.50
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	3	18.75	3	12.50	23.28	16.25	539.02	12.05
Brachyura	1	6.25	1	4.17	7.1	4.956	57.01	1.28
Portunidae								
<i>Callinectes bellicosus</i>	6	37.5	6	25	72	50.25	2030.38	45.39
<i>Callinectes arcuatus</i>	4	25	5	20.83	31.78	22.18	1075.34	24.04
<i>Portunus</i> spp.	4	25	4	16.67	8.17	5.70	559.22	12.50
Restos de crustáceos	1	6.25	1	4.17	0.01	0.007	26.08	0.58
Subtotal	21		23	95.83	142.36	99.35	4443.48	99.33
TOTAL	22		24	100	143.28	100	4473.54	100

5.2.2. Espectro trófico en Laguna San Ignacio

En Punta Delgadito, Laguna San Ignacio, se capturaron 355 organismos, obteniendo muestras desde abril hasta septiembre del 2004, excepto en junio. En 2005 se obtuvieron muestras en enero y junio. Del total de los estómagos colectados el 91.5% presentaron alimento y el 8.5% se encontraban vacíos (Tabla III; Fig. 29).

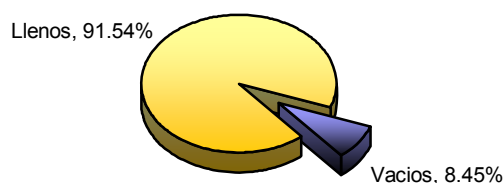


Fig. 29.- Porcentaje de estómagos con alimento y vacíos de *Rinobatos productus* en Punta Delgadito, B.C.S.

De los 355 organismos capturados, 239 fueron hembras correspondiente a 67% y 116 machos (33%). La longitud total vario de 62 cm a 140 cm LT en hembras, siendo más frecuentes las tallas de 90 cm LT; mientras que los machos presentaron longitudes entre 56 y 101 cm LT, siendo más común observar organismos de 90 cm LT (Fig. 30).

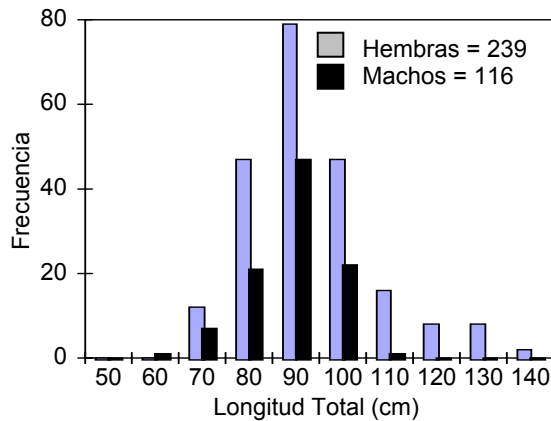


Fig. 30.- Estructura de tallas del pez guitarra *Rinobatos productus* en Punta Delgadito B.C.S.

El espectro trófico del pez guitarra en Laguna San Ignacio se constituyó principalmente de 40 tipos de presas, de los cuales 31 fueron crustáceos, 5 peces, 1 molusco, 1 poliqueto, 1 alga, 1 sipúnculido, correspondientes a 24 familias, 20 géneros y 16 especies (Tabla V).

El peso total de las presas fue de 9652.08 gramos, de los cuales los crustáceos aportaron el 95%. *Hemisquilla californiensis* fue la que aportó mayor porcentaje al peso (92%). De acuerdo al método numérico se obtuvieron un total de 526 organismos presa, de los cuales el 94% fueron crustáceos, seguidos por los peces. La especie más numerosa fue *H. californiensis* con 232 organismos seguida de *Farfantepenaeus californiensis* con 47 y *Portunus xantusi* con 40 organismos. Los crustáceos fueron las presas más frecuentes en los estómagos, presentándose en 88% de los estómagos, seguidos por los peces con 9%. *H. californiensis* (71.4%) fue la presa de mayor frecuencia de aparición seguida por *F. californiensis* (14.5%) (Fig. 31).

De acuerdo al índice de importancia relativa (IIR), *H. californiensis* fue la especie presa más importante seguida por *F. californiensis*, *Pleuroncodes planipes* y *P. xantusi* (Fig. 31).

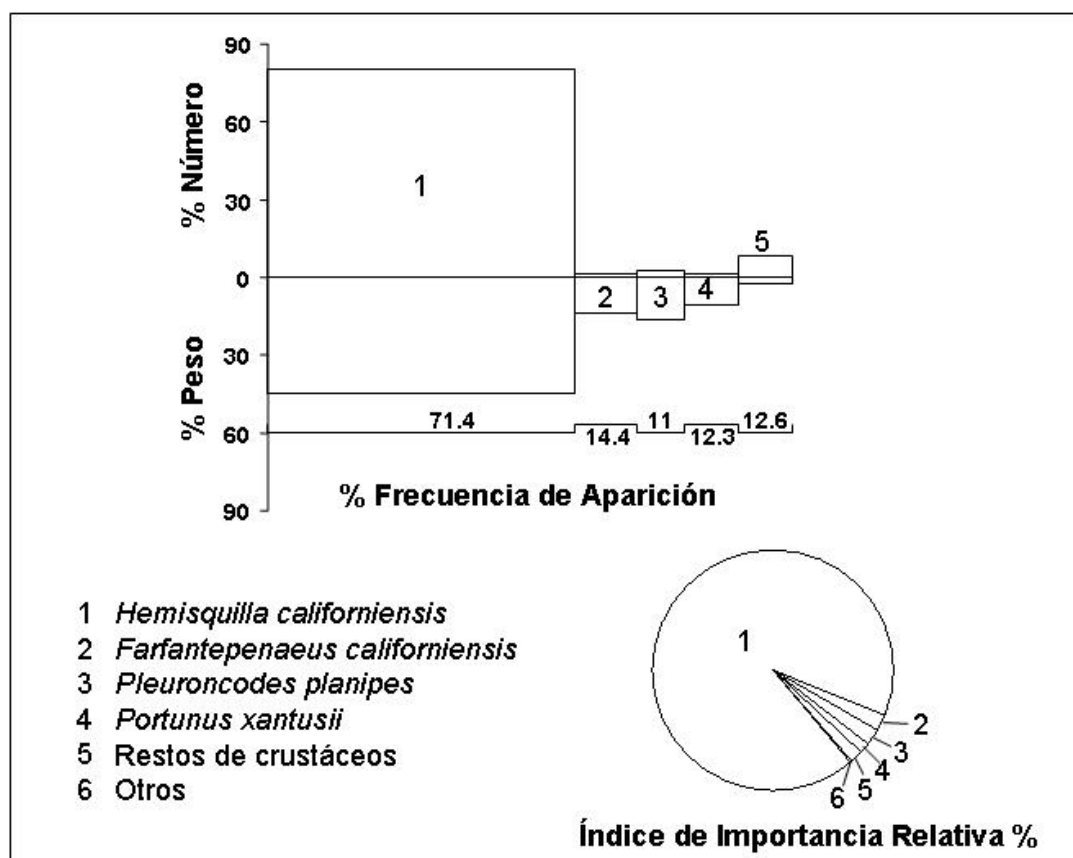


Fig. 31.- Espectro trófico del pez guitarra *Rhinobatos productus* en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e índice de importancia relativa

Tabla V. Espectro trófico del pez guitarra *Rhinobatos productus* en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
ALGAS								
<i>Dicthyota</i> spp	2	0.62	2	0.04	0.04	0.00	0.03	0.0003
Subtotal	2		2	0.04	0.04	0.00	0.03	0.0003
SIPUNCULA								
Subtotal	3	0.92	3	0.06	3.86	0.14	0.19	0.002
Subtotal	3		3	0.06	3.86	0.14	0.19	0.002
POLICHAETA								
<i>Goniada</i> spp	1	0.31	3	0.06	0.44	0.02	0.02	0.0003
Restos de poliquetos	1	0.31	1	0.02	2.06	0.08	0.03	0.0003
Subtotal	2		4	0.08	2.50	0.09	0.05	0.0006
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
<i>Loligo opalescens</i>	2	0.62	2	0.04	3.51	0.13	0.11	0.001
Restos de moluscos	5	1.54	5	0.10	2.41	0.09	0.30	0.003
Subtotal	7		7	0.15	5.92	0.22	0.40	0.004
CRUSTACEA								
Amphipoda	6	1.85	10	0.21	0.24	0.01	0.40	0.004
Euphausida	3	0.92	86	1.80	0.51	0.02	1.68	0.017
Isopoda	2	0.62	2	0.04	1.92	0.07	0.07	0.0007
Stomatopoda								
Hemisquilidae								
<i>Hemisquilla californiensis</i>	232	71.38	3820	79.95	1208.87	44.69	8897.08	92.17
Squillidae								
<i>Squilla acuelata acuelata</i>	6	1.85	7	0.15	20.29	0.75	1.66	0.017
<i>Squilla biformis</i>	4	1.23	4	0.08	3.78	0.14	0.28	0.003
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	47	14.46	70	1.47	373.51	13.81	220.86	2.288
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	4	1.23	4	0.08	23.49	0.87	1.17	0.012
<i>Sicyonia</i> spp	3	0.92	12	0.25	4.12	0.15	0.37	0.004
Brachyura								
Portunidae								
<i>Callinectes arcuatus</i>	15	4.62	28	0.59	18.68	0.69	5.89	0.061
<i>Callinectes bellicosus</i>	7	2.15	20	0.42	16.41	0.61	2.21	0.023
<i>Portunus xantusii</i>	40	12.31	74	1.55	283.09	10.46	147.85	1.532
Calapidae								
<i>Hepatus kossmanni</i>	7	2.15	10	0.21	8.01	0.30	1.09	0.011

<i>Platymera gaudichaudii</i>	6	1.85	6	0.13	1.73	0.06	0.35	0.004
Cangridae								
<i>Cancer johngarthi</i>	2	0.62	3	0.06	0.75	0.03	0.06	0.0006
Dromidae								
Pinnotheridae								
<i>Parapinnixa</i> spp	1	0.31	1	0.02	0.28	0.01	0.01	0.0001
Leucosiidae	3	0.92	3	0.06	3.92	0.14	0.19	0.002
Raninidae	2	0.62	2	0.04	0.68	0.03	0.04	0.0004
Anomura								
Albuneidae								
<i>Albunea</i> spp	2	0.62	2	0.04	3.51	0.13	0.11	0.001
Hippidae	1	0.46083	2	0.05616	1.37	0.06985	0.05807	0.0006
Galatheididae								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	36	11.08	134	2.80	436.57	16.14	209.82	2.174
Restos de crustáceos	41	12.62	413	8.64	60.28	2.23	137.15	1.421
Subtotal	471		4714	98.7361	2472.32	91.4377	9628.5	99.748
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Sardinops sagax</i>	2	0.62	3	0.06	20.09	0.74	0.50	0.005
<i>Sardinops</i> spp	1	0.31	1	0.02	3.81	0.14	0.05	0.0005
<i>Opisthonema</i> spp	3	0.92	3	0.06	54.43	2.01	1.92	0.019
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>	2	0.62	3	0.06	38.10	1.41	0.91	0.009
Carangidae	1	0.31	1	0.02	0.31	0.01	0.01	0.0001
Gobiidae	1	0.31	1	0.02	5.81	0.21	0.07	0.0008
Triglidae								
<i>Prionotus albirostris</i>	1	0.31	1	0.02	1.26	0.05	0.02	0.0002
Restos de peces	20	6.15	20	0.42	63.46	2.35	17.01	0.176
Subtotal	31		33	0.691	187.27	6.922	20.481	0.212
MONI	10	3.08	10	0.21	15.62	0.58	2.42	0.025
Subtotal	10		10	0.21	15.62	0.58	2.42	0.025
TOTAL	526		4773	100	2687.53	100	9652.08	100

5.2.2.1. Espectro trófico por sexos

De las 239 hembras capturadas, 218 presentaron alimento en el estómago (91%), y las 21 restantes se encontraron vacíos (9%), mientras que de los 116 machos capturados, 107 presentaron alimento (92%) y 9 se encontraron vacíos (8%) (Fig. 32).

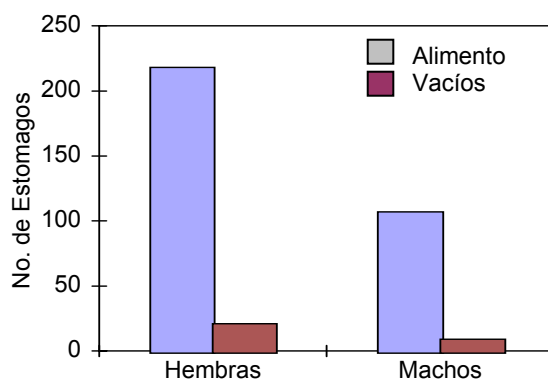


Fig. 32.- Total de estómagos de machos y hembras de *Rhinobatos productus* en Laguna San Ignacio.

Aplicando el IIR, las hembras se alimentaron principalmente de *H. californiensis* (92%), *F. californiensis* (2.3%), *P. xantusi* (2.12%) y *P. planipes* (1.4%) (Fig. 33; Tabla VI).

En los machos, el índice de importancia relativa indicó que *H. californiensis* fue la especie presa más importante con 92%, seguido por *P. planipes* (4.3%), *F. californiensis* (2.1%) y *P. xantusi* (0.4%) (Fig. 34; Tabla VII).

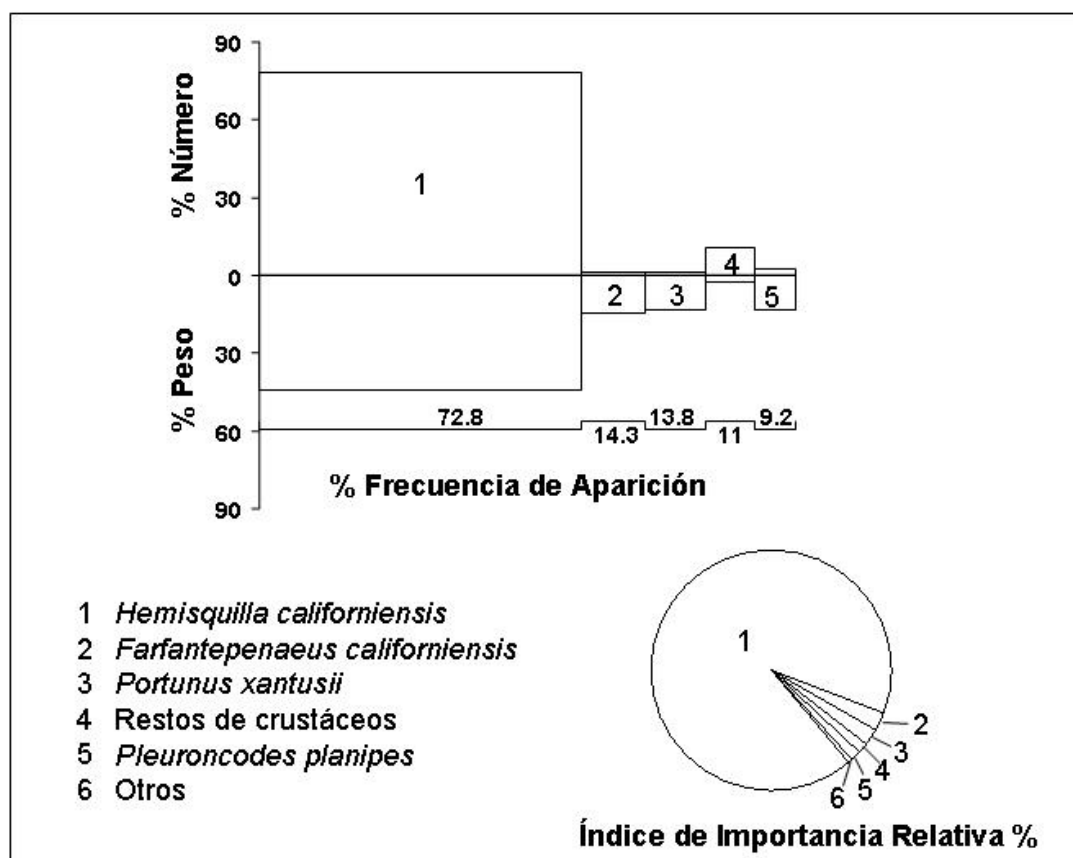


Fig. 33.- Espectro trófico en hembras del pez guitarra *R. productus* en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e índice de importancia relativa

Tabla VI. Espectro trófico de las hembras del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
ALGAS								
<i>Dicthyota</i> spp	2	0.92	2	0.06	0.04	0.00	0.05	0.0005
Subtotal	2		2	0.06	0.04	0.00	0.05	0.0005
SIPUNCULA	1	0.46	1	0.03	0.2	0.01	0.02	0.0002
Subtotal	1		1	0.03	0.2	0.01	0.02	0.0002
POLICHAETA								
<i>Goniada</i> spp	1	0.46	3	0.08	0.44	0.02	0.05	0.0005
Restos de poliquetos	1	0.46	1	0.03	2.06	0.11	0.06	0.0006
Subtotal	2		4	0.11	2.5	0.13	0.11	0.0011
MOLLUSCA								
Restos de moluscos	5	1.54	5	0.10	2.41	0.09	0.30	0.0031
Subtotal	5		5	0.10	2.41	0.09	0.30	0.0031
CRUSTACEA								
Amphipoda	6	2.76	10	0.28	0.24	0.01	0.81	0.008
Euphausiida	3	1.38	86	2.42	0.51	0.03	3.37	0.035
Isopoda	1	0.46	1	0.03	0.38	0.02	0.02	0.0002
Stomatopoda								
Hemisquillidae								
<i>Hemisquilla californiensis</i>	158	72.81	2790	78.35	872.72	44.49	8944.42	92.06
Squillidae								
<i>Squilla acuelata acuelata</i>	5	2.30	6	0.17	18.83	0.96	2.60	0.027
<i>Squilla biformis</i>	2	0.92	2	0.06	3.15	0.16	0.19	0.002
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	31	14.29	44	1.23	289.22	14.75	228.31	2.35
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	3	1.38	3	0.08	18.19	0.93	1.39	0.014
<i>Sicyonia</i> spp	2	0.92	2	0.06	1.39	0.07	0.12	0.001
Brachyura	3	1.38	3	0.08	7.75	0.39	0.66	0.007
Portunidae								
<i>Callinectes arcuatus</i>	10	4.61	12	0.34	13.83	0.71	4.80	0.049
<i>Callinectes bellicosus</i>	4	1.84	15	0.42	14.9	0.76	2.18	0.022
<i>Portunus xantusii</i>	30	13.82	53	1.49	263.44	13.43	206.27	2.123
Calapidae								
<i>Hepatus kossmanni</i>	6	2.76	6	0.17	7.7	0.39	1.55	0.015
<i>Platymera gaudichaudii</i>	5	2.30	5	0.14	1.37	0.07	0.48	0.005
Cangridae								
<i>Cancer johngarthi</i>	1	0.46	1	0.03	0.49	0.03	0.03	0.0003
Dromidae	1	0.46	1	0.03	3.32	0.17	0.09	0.0009
Pinnotheridae								

<i>Parapinnixa</i> spp	1	0.46	1	0.03	0.28	0.01	0.02	0.0002
Leucosiidae	1	0.46	1	0.03	2.43	0.12	0.07	0.0007
Raninidae	1	0.46	1	0.03	0.2	0.01	0.02	0.0002
Anomura								
Albuneidae								
<i>Albunea</i> spp	1	0.46	1	0.03	0.55	0.03	0.03	0.0003
Hippidae	1	0.46	2	0.06	1.37	0.07	0.06	0.0006
Galatheididae								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	20	9.23	79	2.22	263.43	13.43	144.23	1.484
Restos de crustáceos	24	11.06	395	11.0	42.53	2.17	146.66	1.509
Subtotal	320		3520	98.85	1828.22	93.21	9688.4	99.722
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Sardinops sagax</i>	1	0.46	2	0.06	1.46	0.07	0.06	0.0006
<i>Opisthonema</i> spp	2	0.92	2	0.06	27.89	1.42	1.36	0.014
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>	2	0.92	3	0.08	38.1	1.94	1.87	0.019
Triglidae								
<i>Prionotus albirostris</i>	1	0.46	1	0.03	1.26	0.06	0.04	0.0004
Restos de peces	15	6.91	15	0.42	49.92	2.55	20.50	0.211
Subtotal	21		23	0.65	118.63	6.05	23.84	0.245
MONI	8	3.69	8	0.22	10.22	0.52	2.75	0.028
Subtotal	8		8	0.22	10.22	0.52	2.75	0.028
TOTAL	359		3563	100	1962.23	100	9715.47	100

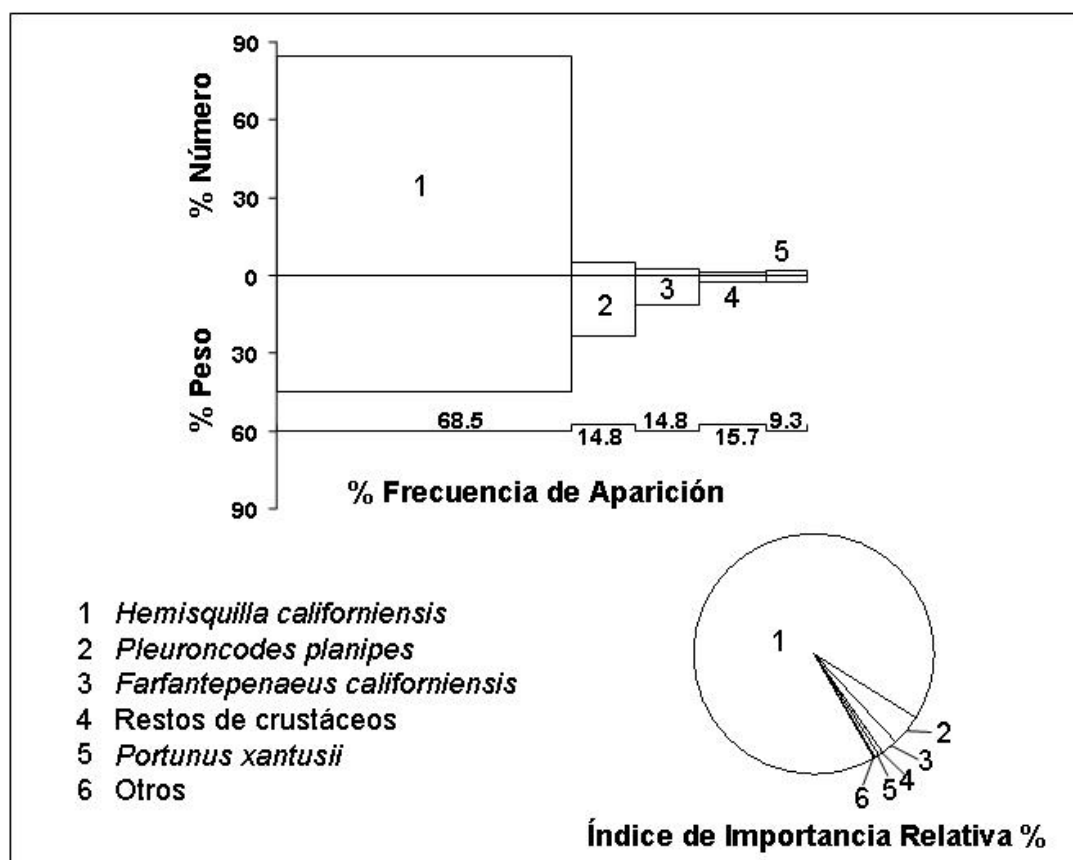


Fig. 34.- Espectro trófico en machos del pez guitarra *R. productus* en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e índice de importancia relativa

Tabla VII. Espectro trófico de los machos del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
SIPUNCULA	2	1.85	2	0.16	3.66	0.49	1.22	0.013
Subtotal	2		2	0.16	3.66	0.49	1.22	0.013
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
<i>Loligo opalescens</i>	1	0.93	1	0.08	5.65	0.76	0.78	0.008
Restos de moluscos	1		1	0.08	5.65	0.76	0.78	0.008
Subtotal	2		2	0.16	11.3	1.52	1.56	0.016
CRUSTACEA								
Isopoda	1	0.93	1	0.08	1.54	0.21	0.27	0.003
Stomatopoda								
Hemisquillidae								
<i>Hemisquilla californiensis</i>	74	68.52	1030	84.63	336.15	45.19	8895.25	92.21
Squillidae								
<i>Squilla acuelata acuelata</i>	1	0.93	1	0.08	1.46	0.19	0.26	0.003
<i>Squilla biformis</i>	2	1.86	2	0.16	0.63	0.08	0.46	0.005
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	16	14.81	26	2.14	84.29	11.33	199.52	2.07
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	1	0.93	1	0.08	5.3	0.71	0.74	0.008
<i>Sicyonia</i> spp	1	0.93	10	0.82	2.73	0.37	1.10	0.011
Brachyura	2	1.86	2	0.16	4.52	0.61	1.43	0.015
Portunidae								
<i>Callinectes arcuatus</i>	5	4.63	16	1.31	4.85	0.65	9.11	0.094
<i>Callinectes bellicosus</i>	3	2.78	5	0.41	1.51	0.20	1.71	0.018
<i>Portunus xantusii</i>	10	9.26	21	1.73	19.65	2.64	40.44	0.419
Calapidae	1	0.93	1	0.08	0.3	0.04	0.11	0.001
<i>Hepatus kossmanni</i>	1	0.93	4	0.33	0.31	0.04	0.34	0.004
<i>Platymera gaudichaudii</i>	1	0.93	1	0.08	0.36	0.05	0.12	0.001
Cangridae								
<i>Cancer johngarthi</i>	1	0.93	2	0.16	0.26	0.03	0.18	0.002
Leucosiidae	2	1.85	2	0.16	1.49	0.20	0.68	0.007
Raninidae	1	0.93	1	0.08	0.48	0.06	0.14	0.001
Anomura								
Albuneidae								
<i>Albunea</i> spp	1	0.93	1	0.08	2.96	0.39	0.44	0.005
Galatheididae								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	16	14.81	55	4.52	173.14	23.27	411.77	4.268
Restos de crustáceos	17	15.74	18	1.48	17.75	2.39	60.84	0.630
Subtotal	157		1200	98.60	659.68	88.68	9624.89	99.77

OSTEICHTHYES

Clupeidae								
<i>Sardinops sagax</i>	1	0.93	1	0.08	18.63	2.50	2.39	0.025
<i>Sardinops</i> spp	1	0.93	1	0.08	3.81	0.51	0.55	0.005
<i>Opisthonema</i> spp	1	0.93	1	0.08	26.54	3.57	3.38	0.035
Carangidae	1	0.93	1	0.08	0.31	0.04	0.11	0.001
Gobiidae	1	0.93	1	0.08	5.81	0.78	0.79	0.008
Restos de peces	5	4.63	5	0.41	13.54	1.82	10.33	0.107
Siubtotal	10		10	0.82	68.64	9.23	17.57	0.182
 MONI	 2	 1.86	 2	 0.16	 5.4	 0.73	 1.65	 0.017
Siubtotal	2		2	0.16	5.4	0.73	1.65	0.017
TOTAL	171		1214	100	737.38	100	9645.32	100

5.2.2.2. Estadio de madurez

Hembras

Los organismos fueron agrupados por sexo en inmaduros y maduros, tomando en cuenta la talla de primera madurez para cada sexo. Se obtuvo un mayor número de estómagos de hembras inmaduras (189), de los cuales 179 presentaron alimento. De los 40 estómagos de hembras maduras solo 2 se encontraron sin alimento.

De acuerdo al IIR, las hembras inmaduras se alimentaron principalmente de *H. californiensis* (93.5%), *F. californiensis* (2.1%), *P. planipes* (1.3%) y *P. xantusi* (1.2%) (Fig. 35; Tabla VIII).

En las hembras maduras, el índice de importancia relativa indicó que *H. californiensis* fue la especie presa más importante con 81%, seguido por *P. xantusi* (10.7%), *F. californiensis* (3.9%) y *P. planipes* (2.9%) (Fig. 36; Tabla IX).

Machos

A diferencia de las hembras, los machos maduros fueron más abundantes (68), aunque al igual que las hembras presentaron el menor número de estómagos sin alimento (1). Los machos inmaduros fueron 49, de los cuales 41 estómagos se encontraron con alimento.

Para los machos inmaduros el índice de importancia relativa indicó que *H. californiensis* fue la especie presa más importante con 91.5%, seguido por *P. planipes* (5.5%), *F. californiensis* (1%) y *Callinectes. arcuatus* (0.4%), (Fig. 37; Tabla X). Aplicando el IIR, a los machos maduros, se obtuvo que se alimentaron principalmente de *H. californiensis* (92%), *P. planipes* (3.7%), *F. californiensis* (2.6%), y *P. xantusi* (0.6%) (Fig. 38; Tabla XI).

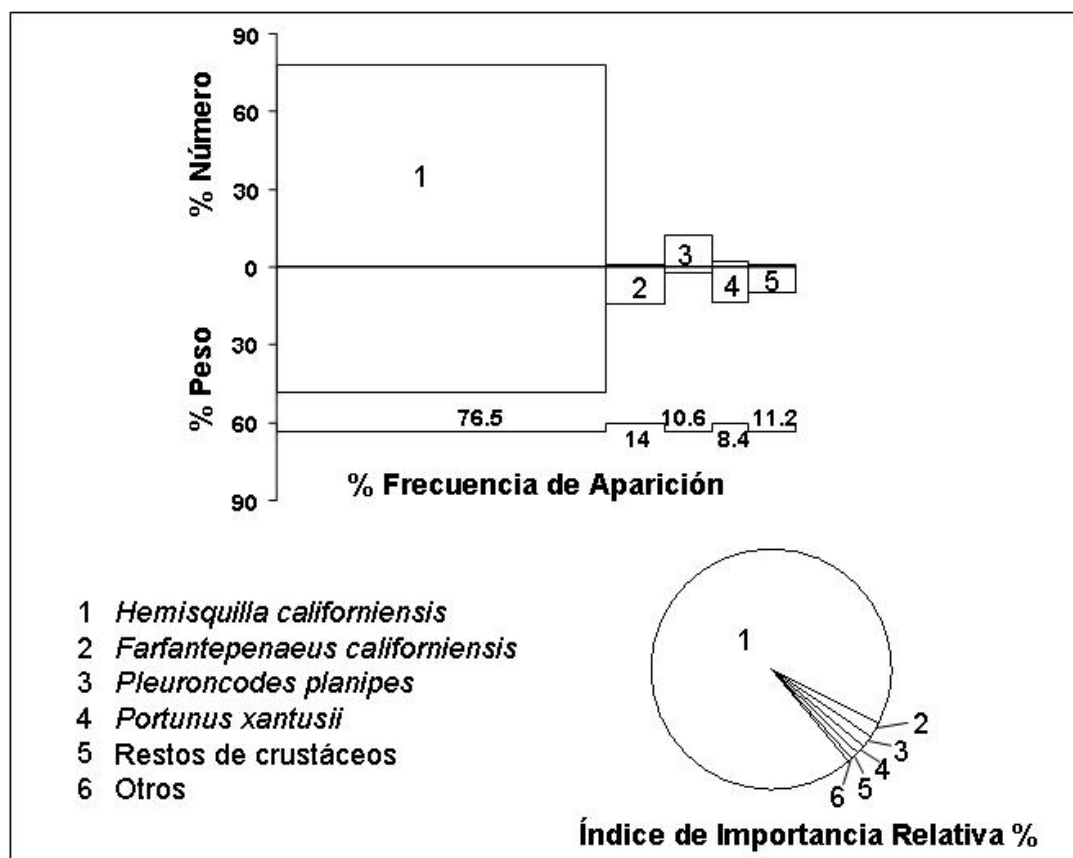


Fig. 35.- Espectro trófico en hembras inmaduras del pez guitarra *R. productus* en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e índice de importancia relativa.

Tabla VIII. Espectro trófico de las hembras inmaduras del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
ALGAS								
<i>Dicthyota</i> spp	2	1.11	2	0.06	0.04	0.00	0.07	0.0007
Subtotal	2		2	0.06	0.04	0.00	0.07	0.0007
SIPUNCULA	1	0.56	1	0.03	0.2	0.01	0.02	0.0002
Subtotal	1		1	0.03	0.2	0.01	0.02	0.0002
POLICHAETA								
<i>Goniada</i> spp	1	0.56	3	0.09	0.44	0.03	0.07	0.0007
Subtotal	1		3	0.09	0.44	0.03	0.07	0.0007
MOLLUSCA								
Restos de moluscos	3	1.68	3	0.09	1.55	0.11	0.33	0.003
Subtotal	3		3	0.09	1.55	0.11	0.33	0.003
CRUSTACEA								
Amphipoda	5	2.79	9	0.28	0.212	0.01	0.82	0.008
Euphausiacea	3	1.68	86	2.68	0.511	0.03	4.55	0.044
Isopoda	1	0.56	1	0.03	0.38	0.03	0.031	0.0003
Stomatopoda								
Hemisquillidae								
<i>Hemisquilla californiensis</i>	137	76.54	2502	78.09	739.3	48.48	9687.3	93.541
Squillidae								
<i>Squilla acuelata acuelata</i>	3	1.68	4	0.12	14.12	0.93	1.76	0.017
<i>Squilla biformis</i>	2	1.12	2	0.06	3.15	0.21	0.30	0.003
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	25	13.97	37	1.15	214.911	14.09	212.96	2.056
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	3	1.68	3	0.09	18.19	1.19	2.16	0.021
<i>Sicyonia</i> spp	2	1.12	2	0.06	1.39	0.09	0.17	0.002
Brachyura	3	1.68	3	0.09	7.75	0.51	1.01	0.009
Portunidae								
<i>Callinectes arcuatus</i>	9	5.03	11	0.34	8.76	0.57	4.61	0.045
<i>Callinectes bellicosus</i>	3	1.68	14	0.44	10.92	0.72	1.93	0.019
<i>Portunus xantusii</i>	20	11.18	33	1.03	152.95	10.03	123.58	1.193
Calapidae								
<i>Hepatus kossmanni</i>	4	2.23	4	0.12	6.05	0.39	1.17	0.011
<i>Platymera gaudichaudii</i>	3	1.68	3	0.09	0.89	0.05	0.24	0.002
Dromidae	1	0.56	1	0.03	3.32	0.22	0.14	0.001
Pinnotheridae								
<i>Parapinnixa</i> spp	1	0.56	1	0.03	0.28	0.02	0.03	0.0002
Leucosiidae	1	0.56	1	0.03	2.43	0.16	0.11	0.001
Albuneidae								

<i>Albunea</i> spp	1	0.56	1	0.03	0.55	0.04	0.04	0.0003
Hippidae	1	0.56	2	0.06	1.37	0.09	0.08	0.0008
Galatheidae								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	15	8.38	61	1.90	212.12	13.91	132.52	1.279
Restos de crustáceos	19	10.61	389	12.14	36.29	2.38	154.13	1.488
Subtotal	262		3170	98.94	1435.84	94.16	10329.7	99.744
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Opisthonema</i> spp	1	0.56	1	0.03	6.7	0.44	0.26	0.003
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>	2	1.12	3	0.094	38.1	2.49	2.89	0.028
Triglidae								
<i>Prionotus albirostris</i>	1	0.56	1	0.03	1.26	0.08	0.06	0.0006
Restos de peces	13	7.27	13	0.41	38.74	2.54	21.39	0.207
Subtotal	17		18	0.56	84.8	5.56	24.62	0.237
MONI	7	3.91	7	0.22	2.041	0.13	1.38	0.013
Subtotal	7		7	0.22	2.041	0.13	1.38	0.013
TOTAL	293		3204	100	1524.92	100	10356.1	100

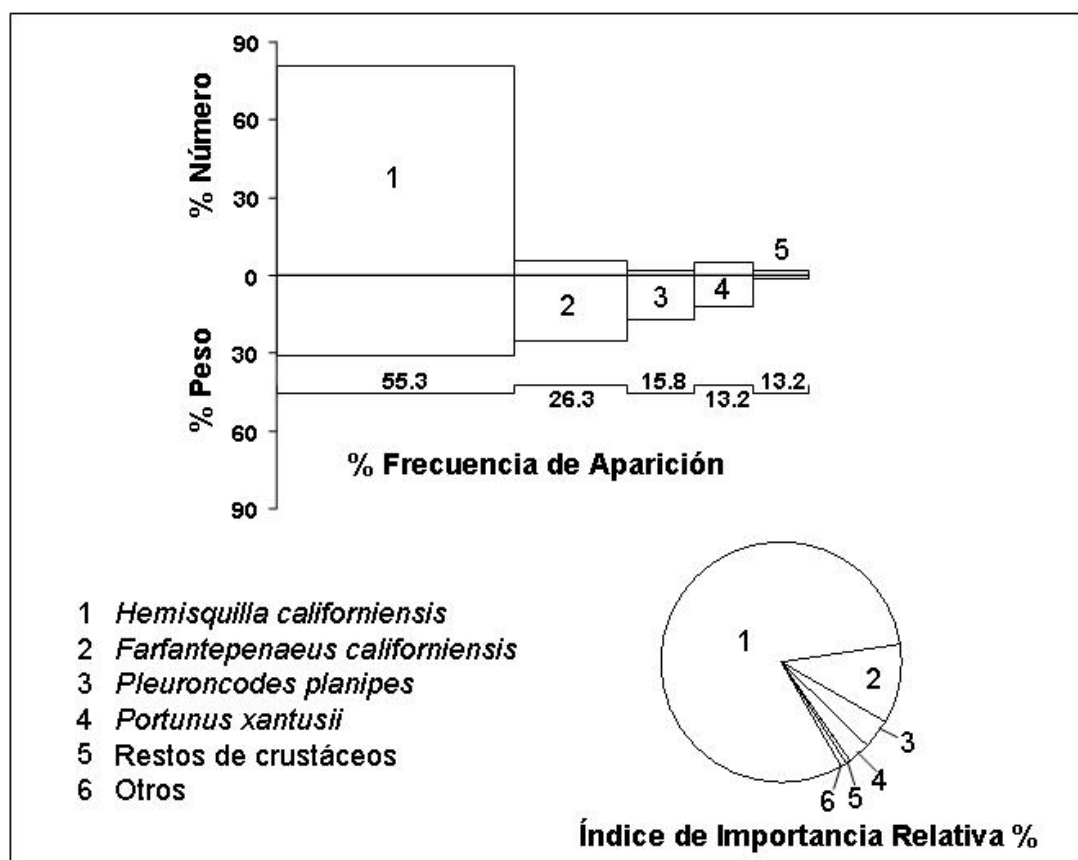


Fig. 36.- Espectro trófico en hembras maduras del pez guitarra *R. productus* en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e índice de importancia relativa.

Tabla IX. Espectro trófico de las hembras maduras del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
POLICHAETA								
Restos de poliquetos	1	2.63	1	0.28	2.06	0.47	1.98	0.026
Subtotal	1		1	0.28	2.06	0.47	1.98	0.026
CRUSTACEA								
Amphipoda	1	2.63	1	0.28	0.03	0.01	0.76	0.009
Stomatopoda								
Hemisquillidae								
<i>Hemisquilla californiensis</i>	21	55.26	288	80.67	133.42	30.57	6147.56	81.0003
Squillidae								
<i>Squilla acuelata acuelata</i>	2	5.26	2	0.56	4.71	1.08	8.63	0.113
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	6	15.79	7	1.96	74.31	17.03	299.79	3.950
Portunidae								
<i>Callinectes arcuatus</i>	1	2.63	1	0.28	5.07	1.16	3.79	0.049
<i>Callinectes bellicosus</i>	1	2.63	1	0.28	3.98	0.91	3.14	0.041
<i>Portunus xantusii</i>	10	26.31	20	5.60	110.49	25.32	813.63	10.720
Calapidae								
<i>Hepatus kossmanni</i>	2	5.26	2	0.56	1.65	0.38	4.94	0.065
<i>Platymera gaudichaudii</i>	2	5.26	2	0.56	0.48	0.11	3.53	0.046
Cangridae								
<i>Cancer johngarthi</i>	1	2.63	1	0.28	0.49	0.11	1.03	0.014
Raninidae	1	2.63	1	0.28	0.2	0.05	0.86	0.011
Anomura								
Galatheidae								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	5	13.16	18	5.04	51.31	11.76	221.03	2.912
Restos de crustáceos	5	13.16	6	1.68	6.24	1.43	40.93	0.539
Subtotal	58		350	98.04	392.38	89.90	7549.61	99.473
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Sardinops sagax</i>	1	2.63	2	0.56	1.46	0.33	2.35	0.031
<i>Opisthonema spp</i>	1	2.63	1	0.28	21.19	4.86	13.51	0.178
Restos de peces	2	5.26	2	0.56	11.18	2.56	16.43	0.216
Subtotal	4		5	1.40	33.83	7.75	32.29	0.425
MONI	1	2.63	1	0.28	8.18	1.87	5.67	0.075
Subtotal	1		1	0.28	8.18	1.87	5.67	0.075
TOTAL	64		357	100	436.45	100	7589.56	100

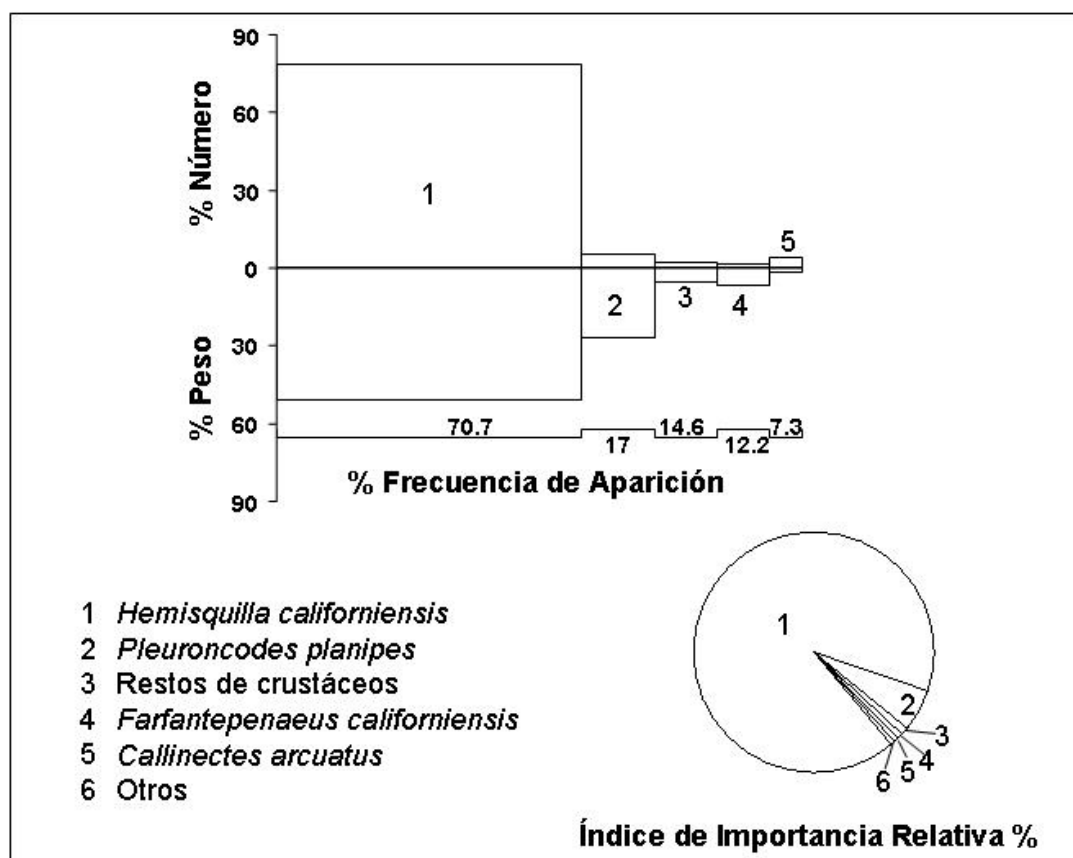


Fig. 37.- Espectro trófico en machos inmaduros del pez guitarra *R. productus* en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e índice de importancia relativa.

Tabla X. Espectro trófico de los machos inmaduros del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
MOLLUSCA								
Restos de moluscos	1	2.44	1	0.29	0.11	0.06	0.85	0.008
Subtotal	1		1	0.29	0.11	0.06	0.85	0.008
CRUSTACEA								
Isopoda	1	2.44	1	0.29	1.54	0.84	2.75	0.027
Stomatopoda								
Hemisquillidae								
<i>Hemisquilla californiensis</i>	29	70.73	273	78.45	92.80	50.59	9126.83	91.454
Squillidae								
<i>Squilla biformis</i>	1	2.44	1	0.29	0.09	0.05	0.82	0.008
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	5	12.19	5	1.44	12.08	6.59	97.82	0.980
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia</i> spp	1	2.44	10	2.87	2.73	1.49	10.64	0.107
Brachyura	1	2.44	1	0.29	4.37	2.39	6.51	0.065
Portunidae								
<i>Callinectes arcuatus</i>	3	7.32	14	4.02	2.32	1.27	38.69	0.388
<i>Callinectes bellicosus</i>	2	4.88	4	1.15	0.97	0.53	8.19	0.082
<i>Portunus xantusii</i>	3	7.32	4	1.15	0.84	0.46	11.76	0.118
Calapidae								
<i>Hepatus kossmanni</i>	1	2.44	4	1.15	0.31	0.17	3.22	0.032
Leucosiidae	1	2.44	1	0.29	0.00	0.00	0.70	0.007
Anomura								
Galatheidae								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	7	17.07	18	5.17	49.69	27.08	550.75	5.519
Restos de crustáceos	6	14.63	7	2.01	9.49	5.17	105.14	1.053
Subtotal	61		343	98.56	177.23	96.61	9963.82	99.841
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Sardinops</i> spp	1	2.44	1	0.29	3.81	2.08	5.77	0.058
Carangidae	1	2.44	1	0.29	0.31	0.17	1.11	0.011
Restos de peces	2	4.88	2	0.58	1.99	1.08	8.09	0.081
Subtotal	4		4	1.15	6.11	3.33	14.97	0.150
TOTAL	66		348	100	183.453	100	9979.64	100

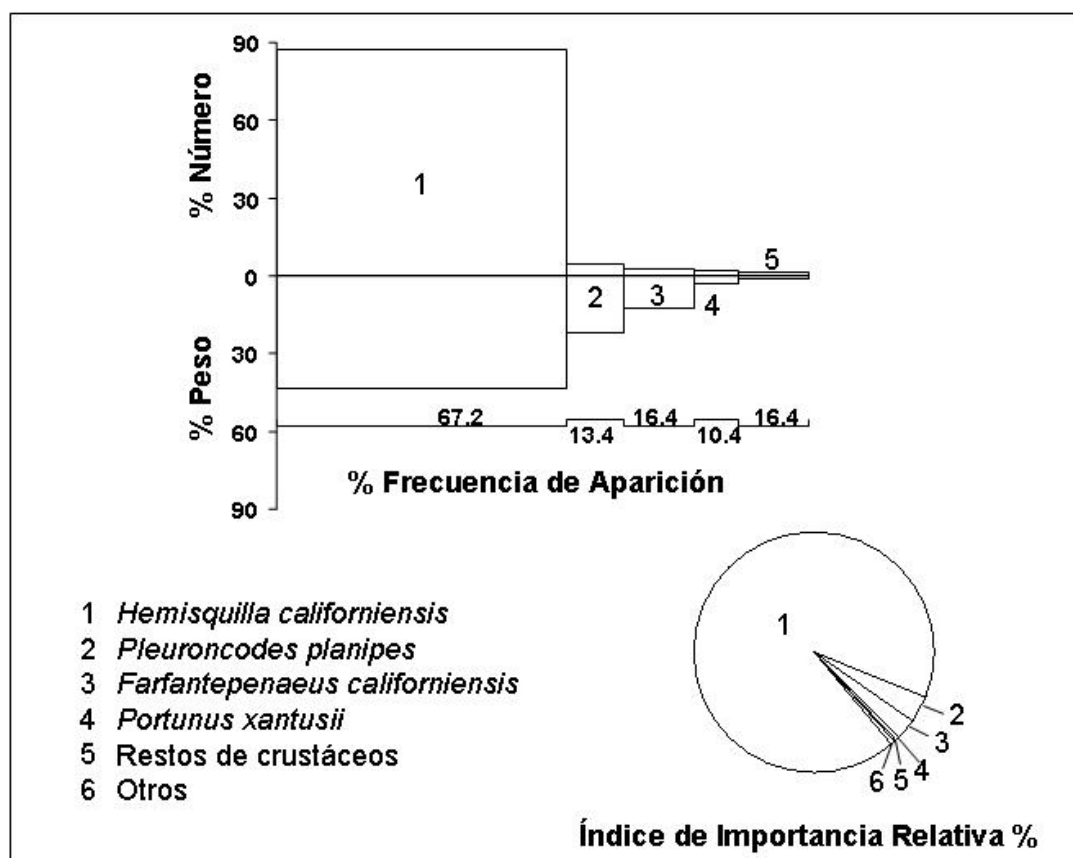


Fig. 38.- Espectro trófico en machos del pez guitarra *R. productus* en Laguna San Ignacio, mediante los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico e índice de importancia relativa..

Tabla XI. Espectro trófico de los machos maduros del pez guitarra en Laguna San Ignacio, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N) y gravimétrico (P), e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	% FA	N	% N	P	% P	IIR	% IIR
SIPUNCULA	2	2.99	2	0.23	3.66	0.65	2.64	0.028
Subtotal	2		2	0.23	3.66	0.65	2.64	0.028
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
<i>Loligo opalescens</i>	1	1.49	1	0.12	5.65	1.01	1.67	0.017
Restos de moluscos	1	1.49	1	0.12	0.75	0.13	0.37	0.004
Subtotal	2		2	0.23	6.42	1.14	2.05	0.022
CRUSTACEA								
Stomatopoda								
Hemisquillidae								
<i>Hemisquilla californiensis</i>	45	67.16	757	87.11	243.35	43.42	8767.13	92.161
Squillidae								
<i>Squilla acuelata acuelata</i>	1	1.49	1	0.12	1.46	0.26	0.56	0.006
<i>Squilla biformis</i>	1	1.49	1	0.12	0.54	0.09	0.32	0.003
Dendrobranchiata								
Penaeidae								
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	11	16.42	21	2.42	72.21	12.88	251.21	2.641
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	1	1.49	1	0.12	5.3	0.95	1.58	0.017
Brachyura	1	1.49	1	0.12	0.15	0.03	0.21	0.002
Portunidae								
<i>Callinectes arcuatus</i>	2	2.99	2	0.23	2.53	0.45	2.03	0.021
<i>Callinectes bellicosus</i>	1	1.49	1	0.12	0.54	0.09	0.32	0.003
<i>Portunus xantusii</i>	7	10.45	17	1.96	18.81	3.35	55.50	0.583
Calapidae	1	1.49	1	0.12	0.3	0.05	0.25	0.003
<i>Platymera gaudichaudii</i>	1	1.49	1	0.12	0.36	0.06	0.27	0.003
Cangridae								
<i>Cancer johngarthi</i>	1	1.49	2	0.23	0.26	0.05	0.41	0.004
Leucosiidae	1	1.49	1	0.12	1.49	0.27	0.57	0.006
Raninidae	1	1.49	1	0.12	0.48	0.09	0.29	0.003
Anomura								
Albuneidae								
<i>Albunea</i> spp	1	1.49	1	0.12	2.96	0.53	0.96	0.010
Galatheididae								
<i>Pleuroncodes planipes</i>	9	13.43	37	4.26	123.45	22.03	353.08	3.711
Restos de crustáceos	11	16.42	11	1.26	8.26	1.48	44.98	0.473
Subtotal	96		857	98.62	482.45	86.08	9479.69	99.651
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Sardinops sagax</i>	1	1.49	1	0.12	18.63	3.32	5.13	0.054
<i>Opisthonema</i> spp	1	1.49	1	0.12	26.54	4.74	7.24	0.076

Gobiidae	1	1.49	1	0.12	5.81	1.04	1.72	0.018
Restos de peces	3	4.48	3	0.35	11.55	2.06	10.77	0.113
Subtotal	6		6	0.69	62.53	11.16	24.87	0.261
MONI	2	2.99	2	0.23	5.4	0.96	3.56	0.037
Subtotal	2		2	0.23	5.4	0.96	3.56	0.037
TOTAL	108		869	100	560.44	100	9512.81	100

5.2.3. Variación temporal de las especies presa

En la figura 39 se puede observar que el alimento ingerido por el pez guitarra presenta una distribución temporal, asociada probablemente a la temperatura del agua. Durante los meses más fríos del año (abril, mayo y junio) la guitarra se alimenta principalmente de langostilla (*P. planipes*); mientras que durante los meses calidos (julio, agosto y septiembre), su alimento principal fueron los estomatópodos (*H. californiensis*).

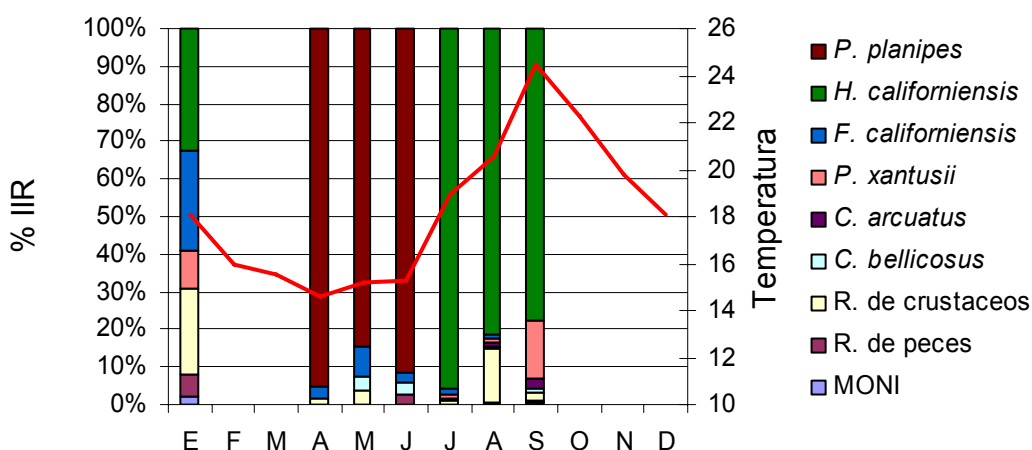


Fig. 39. Distribución mensual de las especies presa del pez guitarra y la temperatura promedio del periodo 2002-2005.

5.2.4. Análisis ecológicos

5.2.4.1. Amplitud trófica

Para determinar la amplitud del nicho trófico se aplicó el Índice de Levin, observándose que para el espectro general es bajo ($Bi=0.0039$), por lo que se puede considerar al pez guitarra como un depredador con marcada preferencia hacia ciertas presas como son: *H. californiensis*, *P. planipes*, *F. californiensis*, *P. xantusi*, *C. bellicosus* y *C. arcuatus* (Tabla XII).

Aplicando este índice por zona, se observó (Tabla XII), que los valores fueron bajos tanto para Bahía Almejas ($Bi= 0.0021$) como para Laguna San Ignacio ($Bi= 0.0052$), indicando nuevamente sus preferencias hacia algunos tipos alimentarios.

La amplitud trófica en hembras y machos fue baja con $Bi= 0.0071$ y $Bi= 0.0221$ respectivamente (Tabla XII). En las hembras inmaduras como las maduras, al igual que en machos inmaduros y maduros, los valores indicaron que mantienen la misma preferencia alimentaria que el comportamiento general del pez guitarra, indicando que es un depredador con una marcada preferencia por determinadas presas (Tabla XII).

Tabla XII. Valores del Índice de Levin indicando la amplitud del espectro trófico.

	Índice de Levin
Espectro general	0.0039
Zona	
Bahía Almejas	0.0021
Laguna San Ignacio	0.0052
Hembras	0.0071
Machos	0.0221
Hembras	
Inmaduras	0.0085
Maduras	0.0492
Machos	
Inmaduros	0.0342
Maduros	0.0477

5.2.4.2. Traslapo de dieta

Al aplicar el Índice de Morisita-Horn, se observó que existe un traslapo alto entre las dietas por sexo ($C\lambda= 0.989$). Este mismo patrón se presentó entre las

hembras inmaduras y maduras con un valor de λ de 0.987; así como entre machos inmaduros y maduros ($C\lambda = 0.992$) (Tabla XIII), lo cual indica que están consumiendo el mismo tipo de presas.

Tabla XIII. Valores del Índice de Morisita-Horn indicando el traslapo de la dieta.

	Morisita-Horn
Sexos	0.989
Hembras	
Inmaduras vs. Maduras	0.987
Machos	
Inmaduros vs. Maduros	0.992

5.3. DISCUSIÓN

5.3.1. Estado de digestión

El porcentaje de estómagos vacíos encontrados en Bahía Almejas y Laguna San Ignacio, puede deberse principalmente al método de captura realizado por los pescadores ribereños, ya que las redes de pesca en las dos zonas de captura son utilizadas de forma semipermanente, es decir que solo las sacan para limpiarlas o cuando deben ser reparadas. La diferencia radica en que en Laguna San Ignacio las redes son revisadas cada mañana y en Bahía Almejas se realiza por la mañana o cada dos días, siendo más común esta última, por lo que el tiempo que están en las redes los organismos capturados es muy importante, ya que el proceso de digestión continúa y se presenta un elevado número de estómagos vacíos. En Laguna San Ignacio se revisan las redes cada mañana, lo cual permite tener un mayor número de estómagos con alimento en diferentes estados de digestión.

Es probable que el pez guitarra se alimente por la noche o al amanecer, ya que la mayoría de las presas encontradas estaban en un estado de digestión bajo, (estados 1 y 2) en Laguna San Ignacio; mientras que en Bahía Almejas se encontraron principalmente en estado 2. Se desconoce la estrategia de alimentación así como la tasa de digestión del pez guitarra, lo que dificulta el poder determinar el momento en el que son capturadas las presas y el tiempo que tarda en digerirlas y evacuarlas. Sin embargo, existen algunas especies de tiburones como son *Negaprion brevirostris*, *Squalus acanthias*, *Carcharhinus plumbeus* (Holden, 1966; Jones y Green, 1977; Medved *et al.*, 1988) que no se alimentan de nuevo hasta que han digerido todo el alimento anterior, lo que indica que las presas se encuentran aproximadamente en el mismo estado de digestión, lo que podría estar ocurriendo con *R. productus*, ya que en un mismo estómago, rara vez se observaron presas en más de dos estados de digestión; aunque es importante considerar el grado de digestibilidad de las presas ya que algunas

pueden ser degradadas mas rápido. Por el contrario existen especies que se alimentan de manera continua ya sea en el día o la noche y presentan las especies presa en varios estados de digestión, como sucede en el tiburón angelito *Squatina californica* que puede llegar a presenta los cuatro estados de digestión en un solo estómago (Escobar-Sánchez, 2004).

Se realizaron las curvas acumulativas con el fin de saber si se tenía un número adecuado de estómagos para realizar el análisis de alimentación (Ferry y Cailliet, 1996). Para el área de Bahía Almejas se colectaron un total de 97 estómagos, de los cuales únicamente 16 presentaron alimento, por lo que no se realizaron las curvas acumulativas por el número bajo de estómagos con alimento. Una de las posibles causas del número alto de estómagos vacíos pondría ser la forma en la que se realiza la pesca en Bahía Almejas, en donde se revisaban las redes cada tercer día, de tal forma que el alimento contenido en los estómagos de las rayas capturadas en el primer día estuvo totalmente digerido. Mientras que en Laguna San Ignacio los pescadores revisaban las redes diariamente en la mañana por lo que el porcentaje de organismos con estómagos vacíos fue bajo (8.45%). Las curvas acumulativas indicaron que se tiene un numero adecuado de estómagos de *R. productus* en esta zona para determinar su hábito alimenticio. Al realizar el análisis por estadio de madurez de las rayas en Laguna San Ignacio, también se obtuvieron buenos ajustes; aunque para las hembras maduras solo se tuvo 38 estómagos con alimento; sin embargo, la curva acumulativa presento una asíntota, indicando un numero representativo de estómagos para indicar la dieta de esta raya en este estadio de madurez.

5.3.2. Espectro trófico

Rhinobatos productus es un depredador carnívoro que se alimenta principalmente de crustáceos, seguido de peces y en menor proporción de moluscos y otros invertebrados, lo cual concuerda con lo reportado por Talent

(1982), quien menciona que en Elkhorn Slough, California, el pez guitarra se alimenta principalmente del cangrejo *Hemigrapsus oregonensis*. Este comportamiento es similar a otras rayas del género *Rhinobatos*, así como de otros elasmobranquios de hábitat bentónico como son *Triakis semifasciata* (Talent, 1976), *Mustelus henlei* (Russo, 1975) *Squatina dumeril* (Casey, 1964), *Squatina argentina* (Cousseau, 1973) y *Squatina squatina* (Capapé, 1975).

El espectro trófico del pez guitarra se encuentra compuesto principalmente por organismos de hábitos bentónicos, como son los crustáceos *H. californiensis* que fue la presa más importante, además de *P. planipes*, *P. xantusi* y *F. californiensis*, lo que refleja que el pez guitarra se alimenta sobre organismos que están asociados con el fondo marino. Estas presas además de ser las de mayor importancia, en su mayoría presentaron menor estado de digestión, por lo que se podría sugerir de acuerdo a Schaefer (1984), que estas presas serían las que aportan un mayor valor energético a la dieta. Asimismo, cabe señalar que son de las especies más abundantes en Laguna San Ignacio, indicando que el comportamiento de captura de esta raya no es muy activo. Por el tipo de marcas encontradas en las presas, principalmente en *P. planipes*, se observó una mordida en el cuerpo, lo que podría indicar que sujeta a la presa y posteriormente se la come, lo que puede sugerir un comportamiento de tipo emboscada.

El comportamiento del tiburón ángel (*S. californica*), al momento de alimentarse permanece inmóvil y escondido en los fondos arenosos y fangosos, permitiendo que las presas como los peces y los crustáceos pasen cerca de su zona de ataque (4-15 cm de la cabeza), el tiburón casi siempre tiene éxito en su captura al atacar, si la presa esta dentro de esta zona y es de talla pequeña (Michael, 1993; Fouts y Nelson, 1999). Es probable que el pez guitarra lleve a cabo una estrategia de alimentación similar a la de este tiburón, ya que también se encuentra sobre el fondo y se alimenta principalmente de crustáceos pequeños.

Es importante mencionar que cuando se analizaron los estómagos, se encontraron granos de arena junto con las presas, lo que corroboraría que el pez guitarra se alimenta de organismos bentónicos. La presencia de arena o piedras pequeñas se ha observado en otros tiburones como son *P. glauca* y *S. californica*, especies que también se alimentan de organismos bentónicos (Stevens, 1973; Escobar-Sánchez, 2004).

5.3.2.1. Espectro trófico por sexos

El pez guitarra presenta una segregación por sexos muy marcada, observando que las hembras llegan a las áreas reproductivas aproximadamente dos meses antes que los machos, por lo que la abundancia de las hembras fue mayor en las dos zonas de estudio. Esta segregación también ha sido observada en California (Herald, 1952; Herald *et al.*, 1960), así como en otras especies como son *N. brasiliensis* y *Z. exasperata* (Villavicencio-Garayzar, 1993 a; 1995).

Esta segregación por sexo es común en elasmobranquios, ya que existe una tendencia a separarse cuando alcanzan la madurez sexual, excepto en la época reproductiva (Wourms, 1977). Sin embargo, los componentes dentro de la dieta fueron similares para ambos sexos, variando en cuanto al orden de importancia y al número de presas, ya que de los 40 tipos de presas totales, las hembras presentaron 35 presas y los machos 30, manteniendo siempre a *H. californiensis* como presa principal.

Las hembras de *R. productus* son 20% mas grandes que los machos; sin embargo, las presas fueron similares para ambos sexos, siendo más común *H. californiensis*, *P. planipes*, *P. xantusi* y *F. californiensis*. En otros elasmobranquios como *T. semifasciata* y *S. californica* tampoco se presentaron diferencias significativas en la dieta entre hembras y machos (Talent, 1976; Escobar-Sánchez, 2004).

El pez guitarra se podría estar alimentando en sitios donde el alimento es abundante y disponible, de tal manera que tanto machos como hembras están compartiendo las mismas presas, sin que se presente competencia por el alimento debido a la mayor abundancia de presas. En Baja California Sur, cuando el pez guitarra se encuentra los sitios reproductivos como Bahía Almejas se alimenta principalmente de portunidos y en Laguna de San Ignacio se alimenta especialmente de *H. californiensis*; sin embargo, se desconoce la abundancia de esta especie. Cuando el pez guitarra se encuentra en sitios más profundos (fuera de las áreas reproductivas) se alimenta principalmente de *P. planipes*, este crustáceo es de los más abundantes, con 460,217 toneladas en la época fría, siendo una población que vive sobre la plataforma continental frente a las costas de Baja California Sur en el Océano Pacífico (Auriolles-Gamboa, 1995). Mientras que Talent (1982), menciona que *H. oregonensis* es el cangrejo más abundante en Elkhorn Slough, California, y es la presa dominante en la alimentación de *R. productus* en esa zona, este mismo cangrejo es una de las presas más importantes del componente alimenticio de *T. semifasciata* (Talent, 1976) en la misma zona de California.

5.3.2.2. Estadío de madurez

Las hembras y machos fueron divididos en maduros e inmaduros a partir de la talla de primera madurez, siendo en hembras a partir de 100 cm y en machos de 80 cm LT.

En varias especies de depredadores se ha determinado que el patrón de alimentación cambia dependiendo de la talla, ya que cambian las especies presa o aumentan en número, como sucede con *N. brevirostris* y *T. semifasciata* (Cortés y Gruber, 1990; Talent, 1976). La variación en cuanto al tipo de presa puede ser debido a que el depredador aumenta su tamaño y tiene acceso a otros sitios de

alimentación o a presas más rápidas, como sucede en *Negaprion brevirostris* (Cortés y Gruber, 1990), o más grandes como en *T. semifasciata* (Talent, 1976).

En el caso de *R. productus*, estas tendencias no fueron observadas, debido a que los crustáceos se presentaron tanto en organismos inmaduros como en los maduros. En general solo vario el orden de importancia, presentándose *H. californiensis* como presas principal, lo que de alguna manera corrobora que el pez guitarra se alimenta en lugares donde las presas son más abundantes y disponibles.

Aunque no se presento un patrón diferencial en las presas consumidas por esta especie, cabe mencionar que las hembras inmaduras presentaron 31 tipos de presa y las hembras maduras solo 18; sin embargo en los machos fue al contrario, ya que los organismos inmaduros presentaron 17 presas distintas y los maduros 25 tipos diferentes. Las presas más comunes y abundantes tanto para los organismos inmaduros como para maduros de ambos sexos, fueron: *H. californiensis*, *P. planipes*, *P. xantusi* y *F. californiensis*.

La diferencia presentada por el estado de madurez entre hembras y machos, podría indicar una diferencia en la dieta. Sin embargo entre los machos inmaduros y los maduros, se observaron 12 componentes en común y 14 entre las hembras inmaduras y maduras lo que indica que están compartiendo un gran número de presas; asimismo entre sexos están compartiendo 25 componentes. Por otro lado, el tamaño de las presas fue similar tanto en organismos grandes como en los pequeños de ambos sexos.

5.3.3. Variación temporal del alimento del pez guitarra

Al parecer *R. productus* se alimenta en lugares donde las presas son más abundantes y disponibles. Los cambios temporales y espaciales en la dieta de los depredadores son frecuentes, debido principalmente a la disponibilidad de los

recursos alimentarios (Winemiller, 1990). Las condiciones climáticas también pueden influir en la disponibilidad de los recursos, ya que dependiendo de esta variación puede incrementar o disminuir la abundancia de algunas especies presa, tanto en número como en biomasa en un determinado periodo del año (Winemiller, 1990; Sierra *et al.*, 1994).

El pez guitarra presenta un ciclo reproductivo anual, llegando a las áreas protegidas para llevar a cabo su reproducción. Las hembras llegan a las áreas protegidas de la costa occidental de Baja California Sur a principios de mayo; mientras que los machos llegan hasta julio y ambos sexos salen a mediados de agosto. Durante agosto hasta abril no se tienen registros del pez guitarra en la zona de estudio. Cuando la guitarra se encuentra en las áreas someras y protegidas de la costa occidental de Baja California Sur se alimenta del crustáceo más abundante (*H. californiensis*), al igual que cuando se encuentra fuera de estas áreas, siendo la langostilla (*P. planipes*) el crustáceo más abundante.

Hemisquilla californiensis es un crustáceo que se distribuye desde Santa Bárbara, California hasta Panamá. Se encuentra desde la zona costera hasta 50 m de profundidad, aunque se puede encontrar hasta 100 m. Habita a temperaturas variables. Presenta mayor abundancia en primavera en zonas cercanas a la costa y rara vez se encuentra en zonas oceánicas. Es común encontrarla en esteros, desembocadura de los ríos y en bahías (Hendrix, 1995). Cuando el pez guitarra se encuentra en áreas protegidas y someras se alimenta de los crustáceos más abundantes, siendo este el caso de *H. californiensis*.

Por otro lado, la segunda especie presa en importancia, la langostilla bentónica adulta (*P. planipes*), realiza desplazamientos masivos sobre la plataforma continental del Océano Pacífico de Baja California. Durante la estación fría (diciembre a abril), la langostilla presenta una mayor abundancia en aguas poco profundas, que coincide con su periodo de reproducción. A partir de abril, el recurso se desplaza a zonas más profundas, donde la temperatura del fondo se

encuentra por debajo de los 16° C (Auriolles-Gamboa, 1995). Cuando el pez guitarra se encuentra fuera de las zonas protegidas (como sería Laguna San Ignacio) se alimenta principalmente de la langostilla, coincidiendo con el hecho de que es uno de los crustáceos más abundantes en la plataforma continental.

Considerando los movimientos batimétricos de la langostilla y los movimientos reproductivos del pez guitarra, se puede observar una sincronía en sus desplazamientos. Cuando aumenta la temperatura del agua (mayo-noviembre), la langostilla migra hacia zonas más profundas y de agua más fría; mientras que el pez guitarra migra hacia las zonas protegidas para llevar a cabo la reproducción. Al no haber langostillas para alimentarse, cambia sus presas, en este caso consume *H. californiensis*, el cual es el crustáceo más abundante mientras esta presente el pez guitarra.

Las variaciones estacionales en el alimento de los depredadores se han reportado en otros elasmobranquios. *T. semifasciata*, cambia parte de sus componentes alimentarios debido a que no se encuentran en la zona, un ejemplo de esto son los huevos de peces (ítem presa) que están prácticamente ausentes durante el otoño, alimentándose con mayor frecuencia sobre crustáceos (Talent, 1976). *S. californica* presenta variación en cuanto a la importancia de sus componentes, que si bien algunas se encuentran durante todo el año, no se encontraban en la misma proporción en los estómagos (Escobar-Sánchez, 2004).

5.3.4. Análisis ecológicos

5.3.4.1. Amplitud trófica

Cuando un depredador se alimenta de una amplia variedad de presas es el reflejo de su capacidad depredatoria. El espectro trófico del pez guitarra comprende 40 presas. La dominancia de *H. californiensis*, *P. planipes*, *P. xantusi* y *F. californiensis*, indica que el pez guitarra incide sobre la fauna bentónica y que

podría realizar una selección de las presas de acuerdo a su estrategia de alimentación y a sus requerimientos.

Colwell y Futuyma (1971) mencionan que la amplitud trófica es menor cuando todos los individuos se encuentran alimentándose de una o de pocas presas, por lo que se considera más especializado. De manera que el pez guitarra, a pesar del número tan elevado de presas que consume, la preferencia que tiene sobre ciertas presas hace que sea considerado como un depredador especialista. Las mismas preferencias son observadas por zona, entre sexo y estadio de madurez, indicando una amplitud de nicho reducida, con una mayor selección de presas, las cuales parecen ser las más abundantes en la zona de estudio.

Escobar-Sánchez (2004) observó este mismo patrón en *S. californica*, al presentar una amplitud trófica reducida, en donde las hembras como los machos presentan una selección de presas. Asimismo, Vögler *et al.* (2003) determinan que *Squatina guggenheim* presenta una amplitud baja en ambos sexos, indicando una dieta selectiva.

5.3.4.2. Traslapo de dieta

En general se observaron los mismos componentes tróficos por sexo o estadio de madurez del pez guitarra, indicando un traslape de dieta elevada. Se registraron 25 presas similares en el espectro de ambos sexos, siendo *H. californiensis*, *P. planipes*, *P. xantusi* y *F. californiensis*, las más importantes.

A pesar de la segregación por sexo (Downton-Hoffmann, 1996; 2001) que presenta el pez guitarra, durante la época reproductiva se encuentran juntos en la misma zona de estudio, lo que podría representar una sobreposición de nicho durante este tiempo. Colwell y Futuyma (1971) mencionan que al existir una

sobreposición alta podría existir una probable competencia interespecífica; sin embargo, si las especies presa son abundantes dicha competencia podría reducirse. Asimismo, tomando en cuenta la abundancia de las presas en el contenido estomacal del pez guitarra, podría indicar que al parecer son las especies más abundantes en la zona.

Este mismo patrón fue observado en *S. californica* en el Golfo de California (Escobar-Sánchez, 2004), con un valor de sobreposición trófica alto ($\lambda = 0.989$) y 12 componentes alimenticios similares en el espectro de ambos sexos, lo que indica que estos tiburones también están compartiendo el mismo hábitat para alimentarse de las presas más abundantes y disponibles de la zona del estudio.

6. EDAD Y CRECIMIENTO

6.1. MATERIAL Y METODOS

Las vértebras se extrajeron de un área cercana a la región branquial, obteniéndose en promedio seis vértebras de cada individuo. Una vez, colectadas, se procedió a eliminar el exceso de carne y posteriormente se conservaron en alcohol etílico al 70%. En el laboratorio se procedió a limpiarlas y procesarlas según el método utilizado en Cailliet *et al.* (1983) y Downton-Hoffmann (2001).

Para establecer la relación existente entre la longitud total del organismo y el diámetro de las vértebras, se tomaron en cuenta los datos de la muestra total y por sexos. A estos datos se les aplicó un análisis de regresión lineal simple:

$$Y = a + bX$$

Donde **Y** es la longitud total (cm), **X** es el diámetro de la vértebra (mm) y **a** y **b** son constantes. Una vez obtenidas las pendientes, se les aplicó la prueba estadística de dos o más pendientes, con el fin de conocer si existe diferencia significativa entre las pendientes (Zar, 1984). La prueba fue aplicada entre zonas y sexos.

Con la información de peso y talla se estimó la relación peso-longitud de esta especie por sexos. La función que describe la relación peso-longitud es de tipo potencial, expresada mediante la fórmula (Bagenal y Tesch, 1978):

$$P = q * L^b$$

Donde **P** es el peso del organismo (g), **L** es la longitud total (cm), **q** es la constante de proporcionalidad y **b** es el exponente. El exponente **b**, indica el tipo de crecimiento que presentan los organismos; cuando varia de 2.8 a 3.2 significa que los organismos muestran un crecimiento isométrico, esto es, que los

individuos bajo este modelo crecen sin cambiar sus proporciones corporales. Los parámetros a y b de la relación se estimaron mediante el ajuste de una línea de regresión a los datos transformados logarítmicamente de la siguiente manera (Bagenal y Tesch, 1978):

$$\log W = \log a + b \log LT$$

Siendo los parámetros de la función peso-longitud estimados como $\mathbf{q}$ que es el antilogaritmo de $\mathbf{a}$ y $\mathbf{b}$ es una constante. Se aplicó la prueba estadística de dos o más pendientes, con el fin de conocer si existe diferencia significativa entre las pendientes (Zar, 1984).

La edad en los elasmobranquios es determinada a partir del conteo de bandas opacas y traslúcidas que se pueden observar en las vértebras, estas bandas presentan una forma concéntrica (Cailliet *et al.*, 1985; 2006). Para la interpretación y conteo de las bandas de crecimiento se utilizaron los criterios de Cailliet *et al.* (1986, 2006) y Branstetter y McEachran (1986), quienes mencionan que las bandas opacas son las depositaciones de calcio durante el crecimiento de verano y las traslúcidas corresponden al crecimiento de invierno.

Se realizaron cortes de las vértebras con el fin de poder llevar a cabo el conteo de las bandas y determinar los grupos de edad. Una vez obtenidos los cortes se procedió a contar el número de bandas presentes en cada estructura a partir del centro del corte hacia alguno de los lados. Las vértebras se examinaron entre dos lectores al mismo tiempo, eliminando aquellas vértebras en las cuales las bandas no fueron legibles o porque presentaron alguna deformidad en su estructura.

Asimismo, se estimó la estructura por edades y tallas, las cuales se realizaron mediante un análisis de frecuencias de las edades.

La validación de la formación de las bandas de crecimiento se determinó mensualmente mediante el incremento marginal de las bandas hialinas en las vértebras, midiendo el ancho del margen desde la última banda de crecimiento (Cailliet, 1990; Cailliet y Goldman, 2004). Así también se comparó el incremento del margen hialino con la información del ciclo reproductivo que presenta, realizando gráficos para observar el comportamiento de dicho margen y determinar la época de formación.

El retrocálculo de longitudes se realizó tomando en cuenta la ecuación que resultó del análisis de todos los datos, la cual fue la siguiente:

$$Ln = 20.7 + \left[(LT - 20.7) * \left(\frac{rn}{V} \right) \right]$$

Donde **Ln** es la longitud a la banda de crecimiento n, **rn** es la distancia del centro de la vértebra al radio n, **Lt** es la longitud total (cm) y **V** es el radio total de la vértebra.

La estimación de los parámetros del modelo de crecimiento se llevó a cabo una vez obtenida la información de la edad, la cual se conjuntó con la longitud total correspondiente para observar la distribución de tallas por cada grupo de edad, entre sexos y para machos y hembras.

Posteriormente, se llevó a cabo el cálculo de los parámetros de crecimiento para machos y hembras, según el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938):

$$Lt = L_{\infty} (1 - \exp^{-k(t-t_0)})$$

Donde **Lt** es la longitud total (cm), **L_∞** es la longitud máxima teórica de la especie y **K** es al constante de crecimiento, **t** es la edad y **t₀** es la edad teórica a una longitud cero.

El modelo de Gompertz (Moreau, 1987),

$$Lt = L_{\infty} \exp(-\exp(-K(t - t_0)))$$

Donde **Lt** es la longitud total (cm) a la edead **t**, **L_∞** es la longitud máxima promedio de la especie y **K** es al constante de crecimiento, **t** es la edad y **t₀** es el punto de inflexión de la curva.

El modelo Logístico (Moreau, 1987),

$$Lt = \frac{L_{\infty}}{1 + \exp-(K(t - t_0))}$$

Donde **Lt** es la longitud total (cm) a la edad **t**, **L_∞** es la longitud máxima promedio de la especie y **K** es al tasa instantánea de crecimiento, **t** es la edad y **t₀** es el punto de inflexión donde **Lt = L_∞/2**.

6.2. RESULTADOS

6.2.1. Procesamiento de las vértebras

Los cortes obtenidos de las vértebras tuvieron un grosor de 0.3 mm aproximadamente, con forma de reloj de arena o dos triángulos encontrados, los cuales presentaron dos brazos de cada lado o *corpus calcareum* en donde se observaron las marcas de crecimiento (Fig. 40).

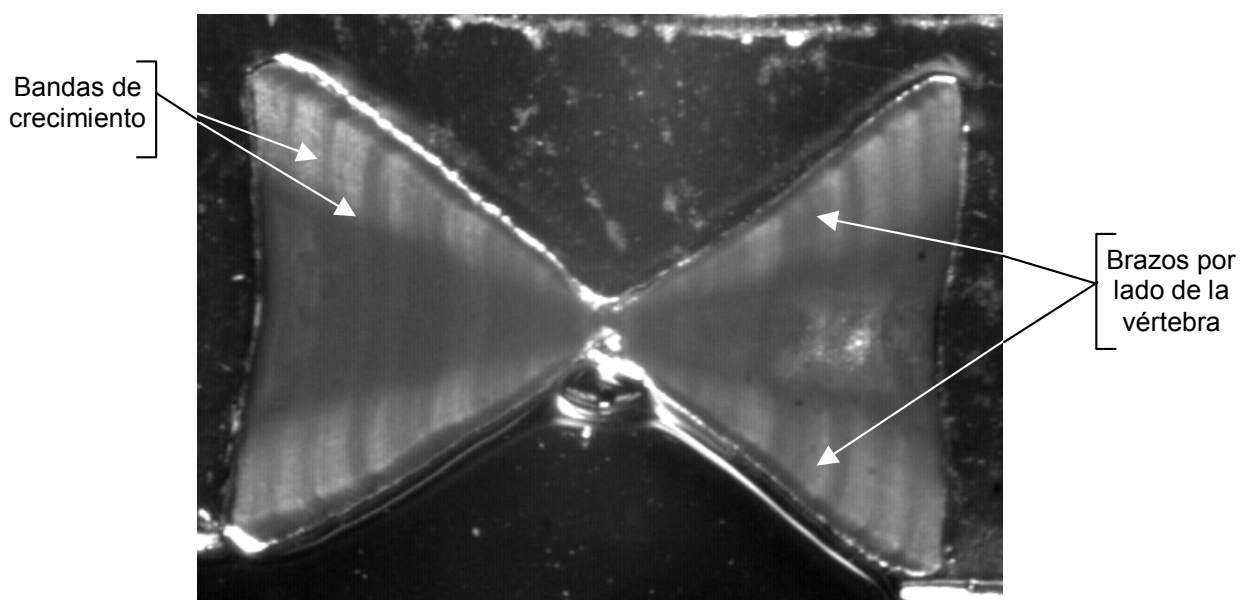


Fig. 40. Corte longitudinal de una vértebra de *R. productus*, mostrando los brazos y las marcas de crecimiento.

La prueba de análisis de varianza, utilizada para determinar si los dos lados o brazos del corte de la vértebra eran simétricos ($P < 0.05$, nivel de confianza 0.9983), mostró evidencia para decir que no existen diferencias en la longitud de los lados o brazos y por esto las medidas se realizaron sobre el lado que presentó las bandas de crecimiento más claras.

6.2.2. Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total

La estimación de los parámetros a y b de la relación lineal entre el diámetro de la vértebra y la longitud total, para el pez guitarra en las dos zonas de estudio, así como los valores del coeficiente de determinación, se presentan en la Tabla XIV. También se presentan los resultados de la prueba estadística de “t” de Student, para las pendientes y elevaciones entre zonas de estudio.

Tabla XIV. Valores de a y b, coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre zonas, para la relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total.

		Valor	N	r ²	t crit.	t tablas
Laguna San Ignacio Hembras	b	10.389	46	0.96	5.9840 -2.6622	1.96
	a	12.912				
Bahía Almejas Hembras	b	8.101	275	0.83		
	a	34.165				
Laguna San Ignacio Machos	b	11.429	32	0.95	1.4084 0.3889	1.96
	a	9.027				
Bahía Almejas Machos	b	10.398	66	0.85		
	a	14.574				
Laguna San Ignacio	b	10.395	78	0.97	5.2174 -2.2355	1.96
	a	13.236				
Bahía Almejas	b	8.890	341	0.91		
	a	25.969				

El coeficiente de determinación en todos los casos fue muy elevado, oscilando entre 0.83 y 0.97, lo que significa que existe un buen ajuste lineal. La prueba estadística realizada indicó que hay diferencias significativas ($P < 0.05$), entre las zonas de Laguna San Ignacio y Bahía Almejas, para las relaciones del diámetro de la vértebra y la longitud total de las hembras y para el total de la muestra. Para los machos la prueba estadística indicó que no hay diferencia significativa entre las zonas.

En la figura 41 se presentan los diagramas de dispersión de los valores observados y las líneas de regresión encontradas para hembras y machos en las

dos zonas de estudio. Para las hembras se observó que las rectas presentan diferencias para las dos zonas de estudio. En el caso de los machos, se observó que las rectas son muy similares para ambas localidades (Tabla XIV).

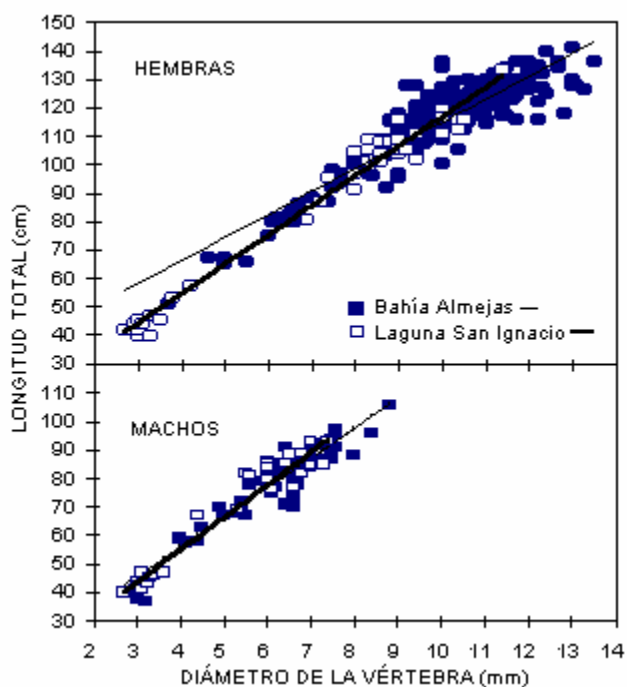


Fig. 41. Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de *R. productus* para hembras y machos.

En la figura 42 se presenta la gráfica de los valores observados y las relaciones encontradas para el total de los organismos, de las dos zonas estudiadas. También se observó que las rectas presentan diferencias para ambos lugares, acorde con la prueba estadística aplicada (Tabla XIV).

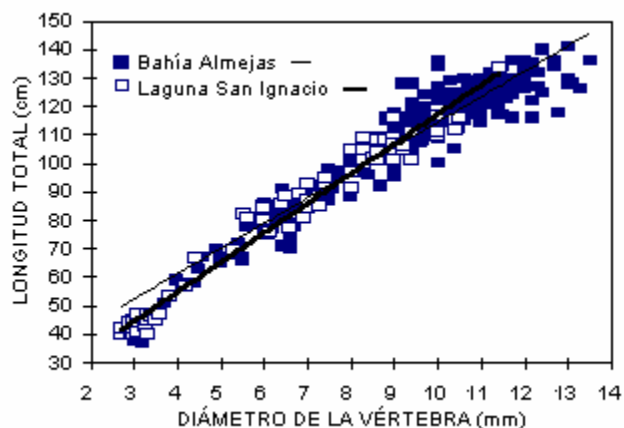


Fig. 42. Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), para el total de los organismos en las dos áreas.

La estimación de los parámetros a y b de la relación lineal entre el diámetro de la vértebra y la longitud total, entre hembras y machos del pez guitarra, así como los valores del coeficiente de determinación, se presentan en la Tabla XV. También se presentan los resultados de la prueba estadística de “ t ” de Student, para las pendientes y elevaciones entre sexos.

Tabla XV. Valores de a y b , coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre sexos, para relación la entre el diámetro de la vértebra y la longitud total.

		Valor	n	r^2	t crit.	t tablas
Laguna San Ignacio Hembras	b	10.389	46	0.96	1.9871	1.96
	a	12.912			1.8945	
Laguna San Ignacio Machos	b	11.429	32	0.95		
	a	9.027				
Bahía Almejas Hembras	b	8.101	275	0.83	3.5281 -3.7527	1.96
	a	34.165				
Bahía Almejas Machos	b	10.398	66	0.85		
	a	14.574				
Hembras totales	b	9.054	321	0.90	4.2489 -1.0132	1.96
	a	24.513				
Machos totales	b	10.885	98	0.92		
	a	11.577				

El coeficiente de determinación fue muy elevado, oscilando entre 0.83 y 0.96, lo que también significa que existe un buen ajuste lineal en todos los casos. La prueba estadística realizada para las pendientes de las relaciones del diámetro de la vértebra y la longitud total, indicó que hay diferencias significativas ($P < 0.05$), entre sexos de Laguna San Ignacio y para el total de hembras y de machos. Para las elevaciones no se encontró diferencias significativas. En Bahía Almejas, la prueba indicó que hay diferencias significativas entre hembras y machos.

En la figura 43 se presentan los diagramas de dispersión de los valores observados y las líneas de regresión para hembras y machos, de Laguna San Ignacio y Bahía Almejas. En el caso de Laguna San Ignacio, se observó que las rectas son muy similares para ambos sexos, a pesar de que presentaron diferencias significativas en la prueba estadística de pendientes, no siendo así para las elevaciones (Tabla XV). Para Bahía Almejas se observó que las rectas presentan diferencias entre ambos sexos, acorde con la prueba estadística aplicada (Tabla XV).

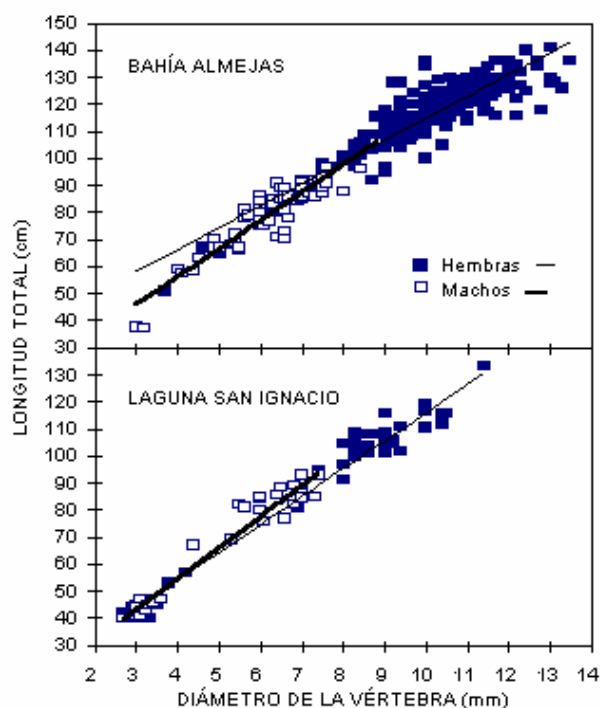


Fig. 43. Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de *R. productus* para Bahía Almejas y Laguna San Ignacio.

También se determinó la relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total para el total de hembras y machos (Fig. 44), observándose que las rectas son similares para ambos sexos, en donde la prueba de pendientes indicó que hay diferencias significativas entre sexos, no siendo así para las elevaciones (Tabla XV).

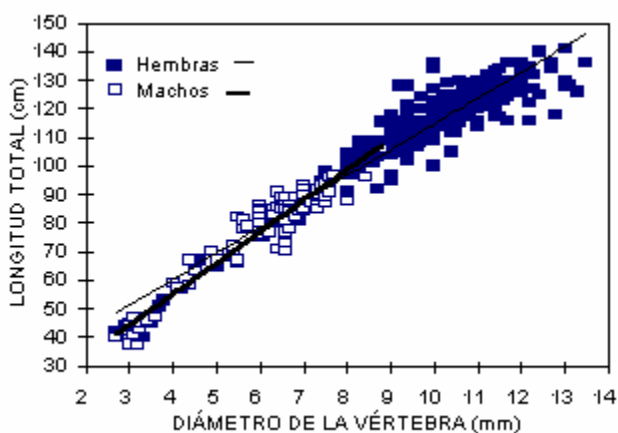


Fig. 44. Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de *R. productus* para el total de hembras y machos.

6.2.3. Relación peso-longitud total

Para calcular la relación entre el peso y la longitud total, para el pez guitarra en las dos zonas de estudio, la estimación de los parámetros a y b , así como los valores del coeficiente de determinación (Tabla XVI). También se presentan los resultados de la prueba estadística de “ t ” de Student, para las pendientes y elevaciones entre zonas de estudio.

Tabla XVI. Valores de a y b, coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre zonas de estudio, para la relación peso-longitud total.

		Valor	N	r^2	T crit.	t tablas
Laguna San Ignacio Hembras	b	3.104	46	0.99	0.1078 -5.8594	1.96
	a	0.0000023				
Bahía Almejas Hembras	b	3.099	275	0.97		
	a	0.0000025				
Laguna San Ignacio Machos	b	2.966	32	0.99	0.7886 -3.9565	1.96
	a	0.0000038				
Bahía Almejas Machos	b	2.905	66	0.97		
	a	0.0000054				
Laguna San Ignacio	b	3.092	78	0.99	-3.0419 -5.7916	1.96
	a	0.0000023				
Bahía Almejas	b	3.199	341	0.98		
	a	0.0000015				

El coeficiente de determinación en todos los casos fue muy cercano a uno, lo que significa que existió una buena proporcionalidad entre las variables. La prueba estadística de pendientes, indicó que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$), en las relaciones entre el peso y la longitud total de los hembras y machos de Laguna San Ignacio y Bahía Almejas. Para el total de la muestra de cada zona se presentaron diferencias en los resultados de la prueba estadística.

La prueba estadística de elevaciones, a diferencia de la de pendientes, indicó que si hay diferencias significativas ($P < 0.005$) en las relaciones entre el peso y la longitud total de los hembras y machos de Laguna San Ignacio y Bahía Almejas. También se obtuvieron estos resultados para el total de la muestra de cada zona.

Los diagramas de dispersión de los valores observados y las del modelo potencial entre el peso y la longitud total para hembras y machos en las dos zonas de estudio, se presentan en la figura 45. Tanto para hembras como para machos, se observó que las curvas son similares en ambos lugares, acorde con la prueba

estadística de pendientes. Sin embargo, la prueba estadística de elevaciones, indicó que si hay diferencias significativas entre las zonas de estudio (Tabla XVI).

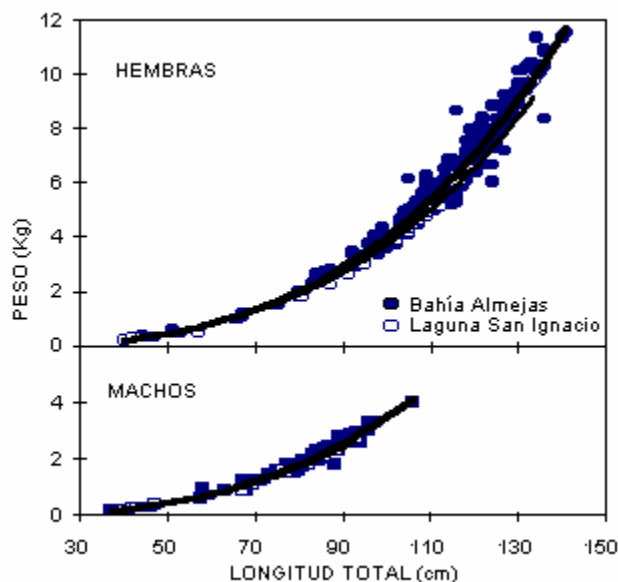


Fig. 45. Relación peso-longitud de *R. productus* para hembras y machos.

En la figura 46, se presenta la gráfica de los valores observados y las relaciones encontradas entre el peso y la longitud para el total de los organismos en las dos zonas. Se observó que las curvas son muy similares, sin embargo, la prueba estadística de pendientes y elevaciones indicó que hay diferencias significativas (Tabla XVI).

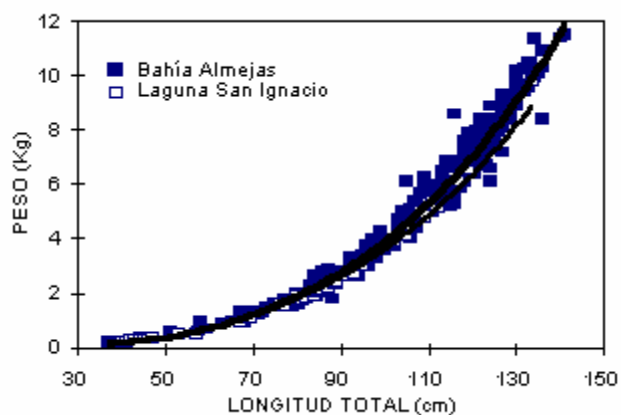


Fig. 46. Relación peso-longitud para el total de los organismos en las dos áreas.

Para evaluar las diferencias en las pendientes y elevaciones de la relación entre el peso y la longitud total del pez guitarra para hembras y machos, se estimaron los parámetros a y b (Tabla XVII).

Tabla XVII. Valores de a y b, coeficiente de determinación y resultados de la prueba estadística de pendientes y elevaciones entre sexos, para la relación peso-longitud total.

		Valor	N	r^2	t crit.	t tablas
Laguna San Ignacio Hembras	b	3.104	46	0.99	-2.3631	1.96
	a	0.0000023			-3.4091	
Laguna San Ignacio Machos	b	2.966	32	0.99		
	a	0.0000038				
Bahía Almejas Hembras	b	3.099	275	0.97	-3.0552	1.96
	a	0.0000025			-7.8206	
Bahía Almejas Machos	b	2.905	66	0.97		
	a	0.0000054				
Hembras totales	b	3.165	321	0.99	-4.1635	1.96
	a	0.0000018			-7.8441	
Machos totales	b	2.999	98	0.98		
	a	0.0000035				

El coeficiente de determinación en todos los casos fue muy cercano a uno, lo que significa que existe un buen ajuste entre las variables. La prueba estadística de pendientes y elevaciones, indicó que hay diferencias significativas ($P < 0.05$), en las relaciones peso y longitud total entre hembras y machos de

Laguna San Ignacio y Bahía Almejas. Para el total de hembras y machos se obtuvieron los mismos resultados en la prueba estadística.

El valor de la pendiente cercano o igual a 3, indicó que esta especie crece de forma isométrica, lo que significa que todas las partes del cuerpo crecen proporcionalmente, haciendo posible la aplicación de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy.

En la figura 47 se presentan los diagramas de dispersión de los valores observados y las curvas del modelo potencial encontradas para hembras y machos, de Laguna San Ignacio y Bahía Almejas. En el caso de las dos zonas, se observa que las curvas son muy similares para ambos sexos, sin embargo presentaron diferencias significativas entre hembras y machos en la prueba estadística de pendientes y elevaciones (Tabla XVII).

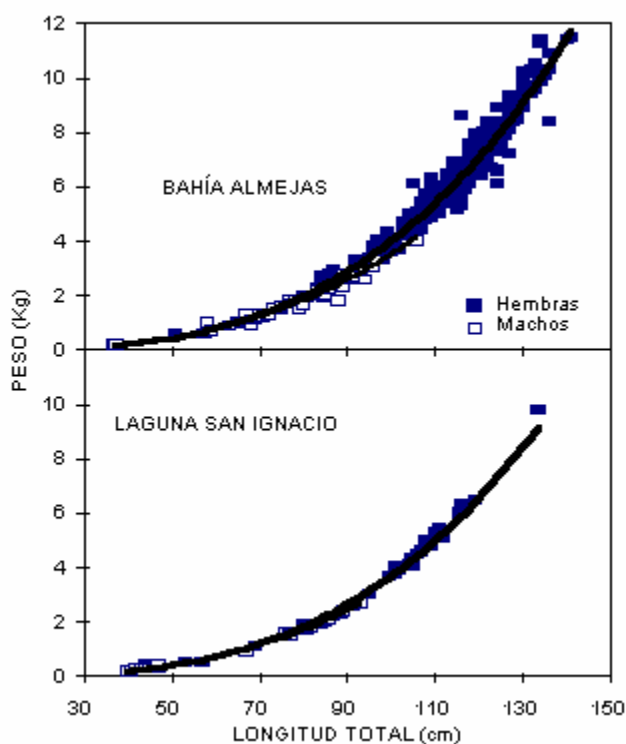


Fig. 47. Relación peso-longitud de *R. productus* para Bahía Almejas y Laguna San Ignacio.

También se determinó la relación peso y longitud para el total de hembras y de machos (Fig. 48), observándose que las curvas son muy similares para ambos sexos. Sin embargo, la prueba de pendientes y elevaciones indicó que hay diferencias significativas (Tabla XVII). Así mismo, se observó que las hembras alcanzan un peso máximo de 11.5 Kg, mientras que los machos un máximo de 4.2 Kg.

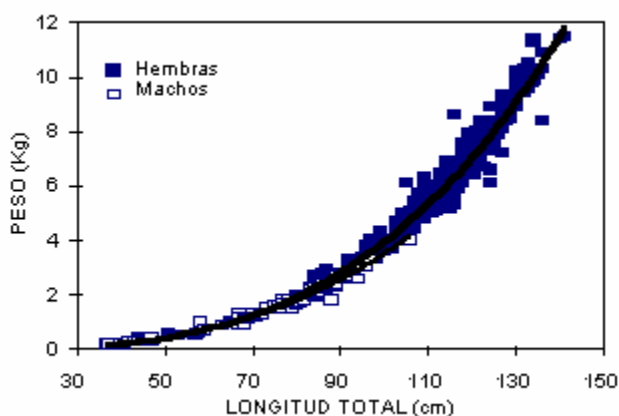


Fig. 48. Relación peso-longitud de *R. productus* para el total de hembras y machos.

6.2.4. Determinación de la edad

La edad determinada a través del número de bandas de crecimiento en las vértebras, permitió identificar hasta 17 grupos de edad. Para las hembras se encontraron organismos desde el grupo de edad 0 al 16, dominando los grupos 10, 11 y 12. Para los machos se registraron individuos desde el grupo de edad 0 al 11, dominando los grupos de 5 y 6 bandas de crecimiento (Fig. 49).

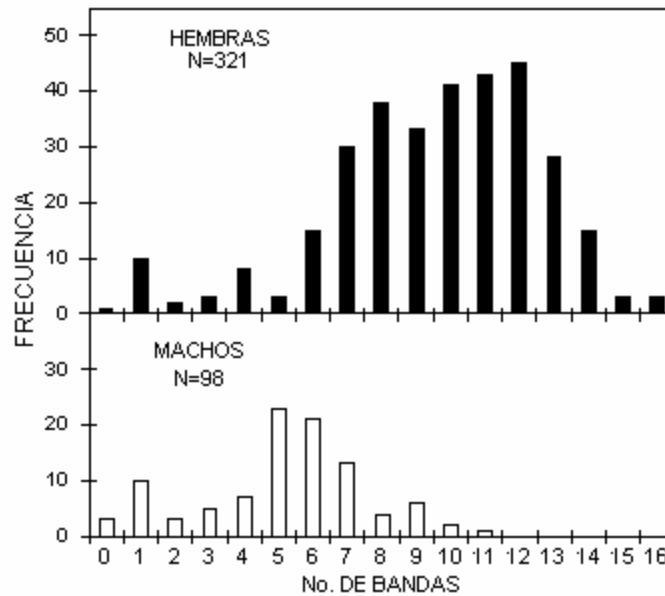


Fig. 49. Grupos de edad determinados a partir de las bandas de crecimiento en las vértebras de hembras y machos de *R. productus*.

6.2.5. Estructura por edades

En la estructura por edades del pez guitarra para la muestra total, se observó que las hembras pueden alcanzar edades mayores que los machos, llegando hasta 16 bandas de crecimiento, a diferencia de los machos que sólo llegan a 11 bandas (Fig. 49).

La prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov indicó que se presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$), entre las distribuciones de edades de hembras y machos.

En la estructura por edades en Bahía Almejas, se observó que las hembras llegan a tener hasta 16 bandas de crecimiento en las vértebras, dominando los grupos de edad 10, 11 y 12. En el caso de los machos se observó que llegan a tener hasta 11 bandas de crecimiento, dominando los grupos de edad 5 y 6 (Fig.

50). En Laguna San Ignacio las hembras presentaron un máximo de 14 bandas de crecimiento, mientras que los machos presentaron un máximo de 8 bandas (Fig. 50).

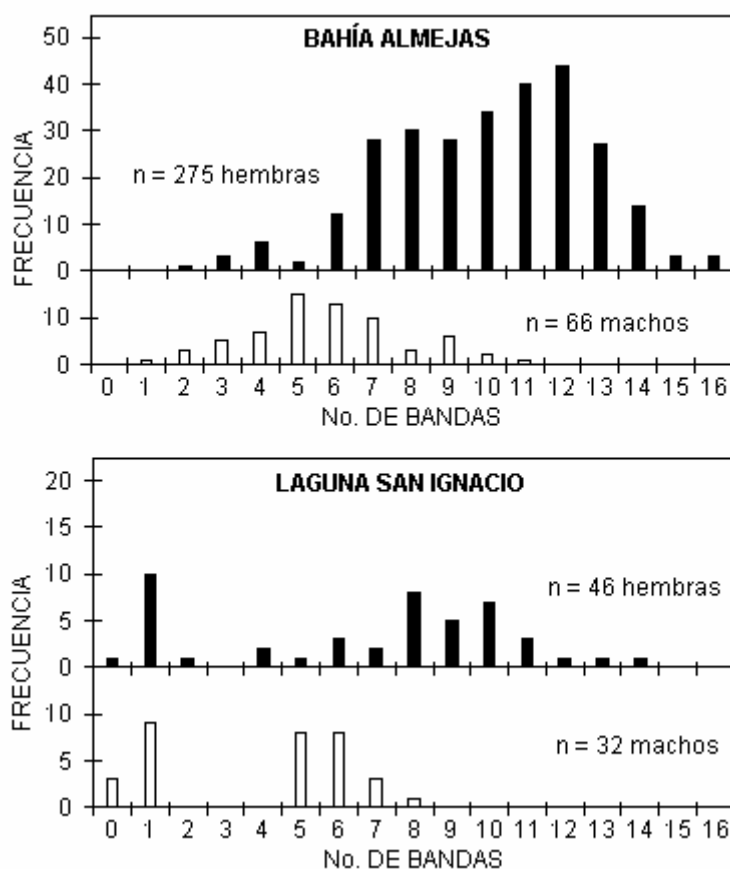


Fig. 50. Estructura por edades por sexo de *R. productus* para Bahía Almejas y Laguna San Ignacio.

Los resultados encontrados en las estructuras de tallas y edades, así como en las relaciones peso-longitud y diámetro de la vértebra y longitud total, para hembras y machos, indicaron que no hay diferencias entre las áreas de muestreo por lo que en adelante se llevaron a cabo las estimaciones para cada sexo.

6.2.6. Validación de la edad

Al analizar mensualmente el promedio del ancho del margen hialino, para determinar la periodicidad de formación de la banda de crecimiento en las vértebras del pez guitarra, se tienen indicios de que la periodicidad puede ser anual, ya que se encontró que, en los meses en que el ancho del margen hialino tiene sus valores máximos (de marzo a junio), corresponden a la época de temperaturas superficiales del mar mínimas. Por otro lado, el valor mínimo del ancho del margen hialino que se observó en agosto, corresponde con un valor alto de temperatura superficial del mar (Fig. 51). Sin embargo, no se contó con muestras continuas a lo largo del año, ya que esta especie sólo se presenta en las zonas de estudio, tres meses al año y el resto del año sólo es capturada de manera incidental.

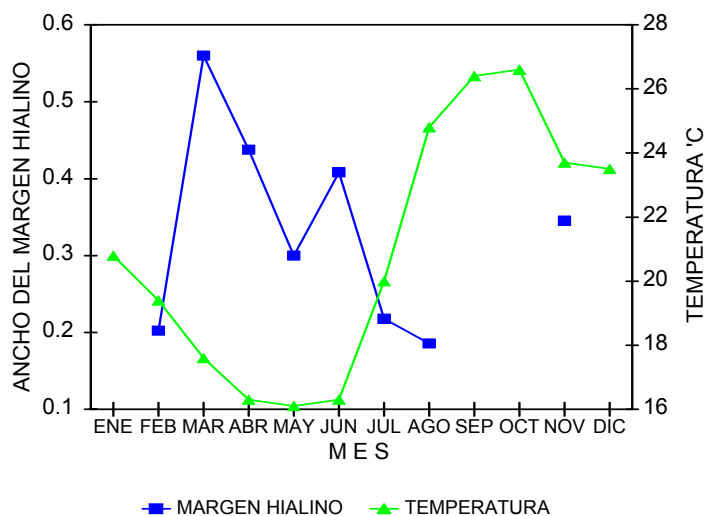


Fig. 51. Comportamiento del ancho del margen hialino con respecto a la temperatura superficial del mar promedio mensual a través de un ciclo anual.

6.2.7. Retrocálculo de longitudes

No obstante que los resultados de las pruebas de pendientes y elevaciones entre el diámetro de la vértebra y la longitud total, indicaron que hay diferencias significativas entre zonas y entre sexos (Fig. 52), el retrocálculo de longitudes se realizó tomando en cuenta la ecuación que resultó del análisis de todos los datos.

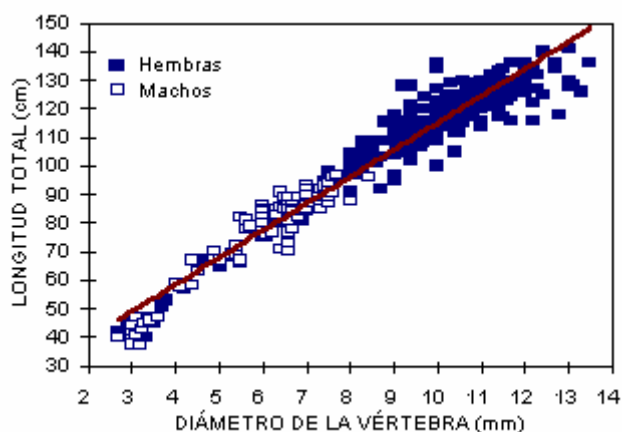


Fig. 52. Relación entre el diámetro de la vértebra (mm) y la longitud total (cm), de *R. productus* para el total de la muestra.

6.2.3. Crecimiento y estimación de los parámetros de crecimiento

En virtud de que tanto en las estructuras de tallas y edades, como en la relación peso y longitud, se observaron diferencias significativas entre hembras y machos, el análisis del crecimiento individual de *R. productus*, se llevó a cabo para cada sexo por separado. La figura 53, muestra la distribución de frecuencia de tallas por grupo de edad, para hembras y machos. Se observó una secuencia lógica, donde los individuos del grupo modal de mayor talla, presentan un mayor número de bandas de crecimiento.

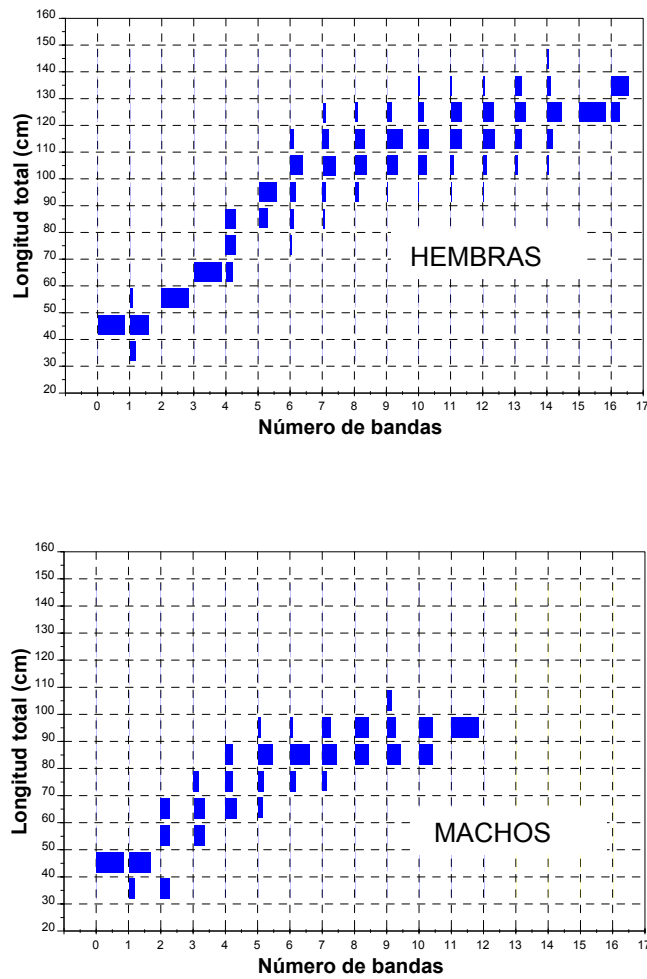


Fig. 53. Distribución de la frecuencia de tallas por grupo de edad en hembras y machos de *R. productus*.

En la figura 54 se observan los ajustes al modelo de crecimiento de von Bertalanffy para ambos sexos, realizados solo con los datos observados. Fue notoria la diferencia del crecimiento entre hembras y machos, ya que los primeros alcanzan una talla asintótica alrededor de 100 cm, con una k de 0.24, mientras que esta talla en las hembras, es de aproximadamente 137 cm y un valor de k de 0.16 (Tabla XVIII).

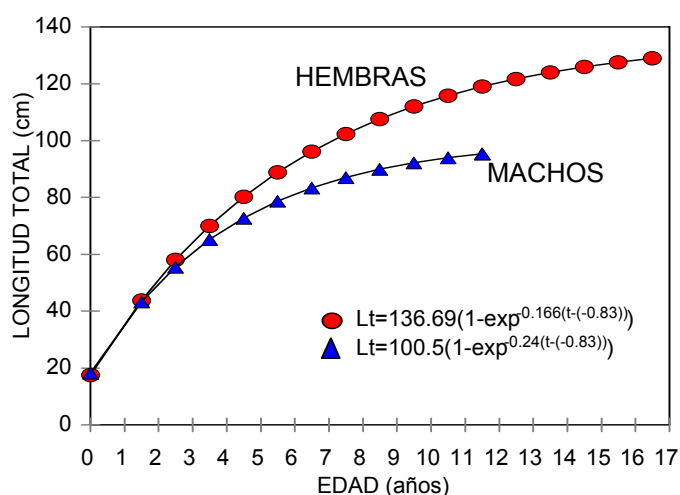


Fig. 54. Estimaciones del modelo de crecimiento de von Bertalanffy para hembras y machos con los datos observados.

Tabla XVIII. Parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy para hembras (n=321) y machos (n=98) de *R. productus*, determinados a partir de los datos observados.

	VON BERTALANFFY			
	L_{∞}	k	t_0	r^2
HEMBRAS	136.69	0.166	-0.83	0.994
MACHOS	100.5	0.24	-0.83	0.994

La tabla XIX, muestra los resultados en la estimación de los parámetros de crecimiento L_{∞} , k y t_0 , de los modelos de von Bertalanffy, curva Logística y Gompertz, a partir de los datos retrocalculados, para hembras y machos. También se muestran los valores del coeficiente de determinación, los cuales fueron muy altos en todos los casos.

Tabla XIX. Parámetros de crecimiento de los tres modelos, obtenidos para hembras (n=321) y machos (n=98) de *R. productus*, determinados a partir de los datos retrocalculados.

	HEMBRAS				MACHOS			
	L_{∞}	K	t_0	r^2	L_{∞}	K	t_0	r^2
von Bertalanffy	153.73	0.11	-1.14	0.998	100.2	0.224	-0.86	0.996
Curva Logística	129.99	0.31	4.22	0.988	91.66	0.54	2.16	0.996
Gompertz	135.8	0.22	2.64	0.994	94.04	0.38	1.19	0.996

En la figura 55 se presenta la gráfica de los modelos de crecimientos de von Bertalanffy, Logístico y Gompertz para hembras del pez guitarra. Se observó que prácticamente no hay diferencias entre los modelos de Gompertz y Logístico, mientras que el de von Bertalanffy, presentó ligeras diferencias con respecto a los otros dos.

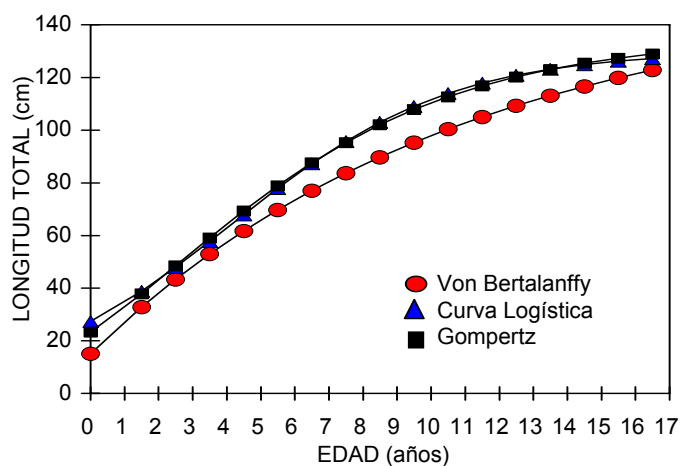


Fig. 55. Estimación de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Logístico y Gompertz, con los datos retrocalculados para las hembras de *R. productus*.

Para el caso de los machos, a diferencia de las hembras, los tres modelos de crecimiento fueron muy similares entre sí (Fig. 55). Por otro lado, para ambos sexos se observó una longitud a la edad cero, alrededor de 20 cm LT (Figs. 55 y 56), la cual es muy cercana a la longitud observada en los neonatos de *R. productus*.

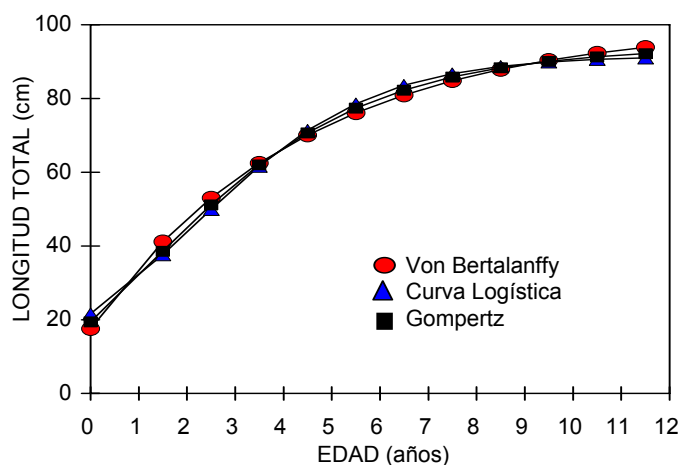


Fig. 56. Estimación de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy, Logístico y Gompertz, con los datos retrocalculados para los machos de *R. productus*.

6.3. DISCUSIÓN

6.3.1. Procesamiento de las vértebras

En algunos elasmobranquios se realiza algún tipo de migración, ya sea de grandes distancias o sólo hacia áreas más profundas. Este es el caso de *Rhinobatos productus*, que llega a las bahías para concluir el desarrollo embrionario y llevar a cabo la cópula (Villavicencio-Garayzar, 1993 c; Downton-Hoffmann, 1996). Este comportamiento de la especie provocó limitaciones en el muestreo, obteniendo el mayor número de individuos en los meses de mayo, junio y julio. En el resto del año las muestras fueron muy escasas o no se obtuvieron. Este tipo de conducta coincide con lo reportado para esta especie en otras zonas como Bahía Monterey, California (Herald *et al.*, 1960), Estero Punta Banda, Baja California (Beltrán-Félix *et al.*, 1986) y Bahía Almejas (Villavicencio-Garayzar, 1993 c; Downton-Hoffmann, 1996).

Los cortes obtenidos de las vértebras, tuvieron un grosor de 0.3 mm y la prueba estadística aplicada, indicó que no presentan diferencias significativas entre los lados o brazos. Por esto las medidas fueron realizadas hacia cualquier lado. Sólo dos cortes del total de vértebras de *R. productus* muestreadas, fueron ilegibles; mientras que los 419 cortes restantes fue posible asignarlos a un grupo de edad.

6.3.2. Relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total

La relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total de *R. Productus*, presentó una tendencia lineal con valores muy altos del coeficiente de determinación. Las pruebas estadísticas aplicadas, indicaron que hay diferencias significativas entre las relaciones encontradas para las zonas de estudio y para sexos. Sin embargo, en este estudio se consideró realizar la regresión con el total

de los organismos, ya que la diferencia encontrada entre las pendientes se debe principalmente a que un grupo de los organismos capturados en Laguna San Ignacio, correspondió a tallas de organismos muy pequeños, que aun no tenían un año de vida, ocasionando que la pendiente resulte mas elevada. Por el contrario, en Bahía Almejas se tiene un grupo de organismos de tallas grandes y edades mayores de tres años, esto ocasionó que la pendiente fuera menos elevada, por lo que en este trabajo se utilizó la relación obtenida para la muestra total.

En trabajos realizados en el sur de California para esta misma especie, también se encontraron relaciones lineales entre el diámetro de la vértebra y la longitud total, las cuales no presentaron diferencias entre hembras y machos (Timmons y Bray, 1997). Sin embargo, los diámetros de las vértebras de los organismos del sur de California, fueron mayores, a pesar de que los intervalos de tallas, en ambos trabajos, son similares. Otros autores también han encontrado relaciones lineales para estas variables en varias especies de tiburones (Gruber y Stout, 1983; Schwartz, 1983; Cailliet *et al.*, 1985; Branstetter y McEachran, 1986; Branstetter, 1987; Killam y Parsons, 1989; Natanson *et al.*, 1995; Wintner y Cliff, 1996; Kwang-Ming *et al.*, 1999).

6.3.3. Relación peso-longitud total

La relación entre el peso y la longitud total del pez guitarra, presentó una tendencia exponencial con valores muy altos del coeficiente de determinación. Los valores del parámetro de isometría b , encontrados para hembras y machos en el presente estudio, fueron de 3.16 y 2.99, respectivamente, mientras que Downton-Hoffmann (1996) encontró valores de 3.14 para hembras y 3.04 para machos. Esto significa que en ambos estudios, el crecimiento de esta especie es isométrico. Los valores de b obtenidos en este estudio para machos y hembras, no difieren en gran medida de los obtenidos para otros Rhinobatidos, como son las hembras de *Zapterix brevirostris* donde se obtuvo un valor de 2.94 (Da Silva,

1987) y para ambos sexos de *R. horkelii* de Brasil, con un valor de 3.06 (Lessa, 1982). En otros elasmobranquios como *Narcine entemedor* en Bahía Almejas, México, se obtuvo un valor de 2.98 (Villavicencio-Garayzar, 2000) y en *Triakis semifasciata* de 3.05 en la Bahía de San Francisco (Smith, 1984).

6.3.4. Determinación de la edad

De acuerdo al conteo de bandas de crecimiento en las vértebras de *R. productus*, se encontraron 16 grupos de edad en las hembras y 11 en los machos. Este resultado indica que las hembras son más longevas que los machos. Timmons y Bray (1997), encontraron edades máximas de 11 años tanto para hembras como para machos de esta misma especie. Por otro lado, Rossow (1984) encontró para *R. annulatus* en la Bahía de Algoa, Sudáfrica, una edad máxima de 7 años, utilizando las vértebras completas teñidas con nitrato de plata. Sin embargo, los autores antes mencionados no realizaron cortes de las vértebras, dificultándose en gran medida la determinación de la edad, lo que podría explicar la diferencia que se presenta con los resultados obtenidos en este trabajo. Este problema está documentado para *Carcharhinus obscurus*, en donde Schwartz (1983), trabajando con vértebras completas, encontró hembras de hasta 7 años y machos de 6, mientras que Natanson *et al.* (1995), trabajando con cortes de vértebras de la misma especie, encontró hembras de hasta 33 y machos de 25 años de edad. Asimismo, Natanson *et al.* (2006), menciona que para *Isurus oxyrinchus* se presentaron estas mismas diferencias.

6.3.5. Estructura por edades

En el análisis de la estructura por edades del total de la muestra para *R. productus*, se encontró que las hembras alcanzan hasta 16 bandas, dominando los organismos entre 10 y 12 bandas de crecimiento. Los machos alcanzan hasta

11 bandas, predominando los grupos de 5 y 6 bandas de crecimiento. Esto difiere de lo encontrado para las hembras de la misma especie por Timmons (1991) y Timmons y Bray (1997), en la Bahía de Monterey, California, pero coincide con los resultados encontrados para machos quienes también presentan 11 bandas de crecimiento.

En trabajos realizados por otros autores también se han observado diferencias en las edades entre hembras y machos. Smith y Merriner (1987), encontraron para *R. bonasus* que las hembras presentaron 13 bandas y los machos 8 bandas de crecimiento. Natanson *et al.* (1995), mencionan que las hembras de *C. obscurus* alcanzan 33 bandas y los machos 25 bandas de crecimiento. En el tiburón *C. limbatus*, Killam y Parsons (1989), mencionan que no se presentan diferencias significativas en el crecimiento entre hembras y machos, como sucede con las especies antes mencionadas.

6.3.6. Validación de la edad

Debido a que sólo se contó con muestras representativas en mayo, junio y julio del año tipo, resultado del comportamiento natural de esta especie en el área de estudio, se puede considerar que la prueba del ancho del margen hialino para la validación aplicada no es concluyente, pero se tiene la evidencia de una periodicidad anual. De acuerdo a la prueba de seguimiento mensual del ancho del margen hialino en los cortes de las vértebras del pez guitarra, la formación de la banda hialina se presenta en los meses de marzo a junio, mientras que la banda opaca se forma durante el resto del año. Esto nos indica que la periodicidad en la formación del conjunto de una banda opaca y una hialina puede ser anual. En un trabajo sobre la misma especie en Monterey California, se determinó que las depositaciones de las bandas de crecimiento en las vértebras son anuales (Timmons y Bray, 1997), este estudio fue realizado con dos organismos en cautiverio marcados con terramicina, obteniendo como resultado que la banda

hialina inicia su formación entre enero y febrero y la opaca entre agosto y noviembre, indicando una formación de bandas anual, apoyando a lo encontrado en el presente estudio. Otras especies como *R. horkelii* (Lessa, 1982) y *R. annulatus* (Rossouw, 1984), presentaron la misma periodicidad anual. Esta última especie presenta la formación de la banda hialina, en un periodo relativamente corto, entre abril y julio.

En otros elasmobranquios también se presenta esta periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento en las vértebras (Smith, 1984; Waring, 1984; Branstetter y McEchran, 1986; Smith y Merriner, 1987; Killam y Parsons, 1989; Natanson, *et al.*, 1995; Kwang-Ming, *et al.*, 1999 y Villavicencio-Garayzar, 2000). En peces óseos como *Paralabrax maculatofasciatus*, también presentan una periodicidad anual (Andrews, 2005).

Por otro lado, al cotejar los resultados obtenidos del ancho del margen hialino con la temperatura superficial del mar, se observa un comportamiento en el cual la banda hialina se forma cuando se presentan las temperaturas superficiales del mar más bajas. Asimismo, en los meses en los cuales no es posible la captura del pez guitarra, es cuando se presentan las temperaturas superficiales del mar más altas en el área, las cuales también coinciden con la temporada en la cual se estaría formando la banda opaca. Esta periodicidad refuerza la información sobre la formación anual de las bandas. Esta relación también ha sido utilizada para las rayas *R. horkelii*, *R. annulatus* y *Rhinoptera bonasus*, (Lessa, 1982; Rossouw, 1984; Smith y Merriner, 1987), además de los peces óseos *Istiophorus platypterus*, *Opisthonema libertate* y *Paralabrax maculatofasciatus*, (Alvarado-Castillo, 1993; Carmona y Alexandres, 1994; Andrews, 2005).

6.3.7. Retrocálculo de longitudes

Para llevar a cabo el retrocálculo de longitudes de *R. productus*, se tomó como base la relación entre el diámetro de la vértebra y la longitud total para el total de la muestra, encontrando un valor de 20.7, el cual es muy cercano a la talla de nacimiento observada para esta especie. En otras especies de elasmobranquios también se ha utilizado el retrocálculo de longitudes, con la finalidad de aumentar el tamaño de muestra y obtener una menor desviación estándar en la estimación de la talla promedio para cada grupo de edad (Schwartz, 1983; Branstetter y McEchran, 1986; Killam y Parsons, 1989; Natanson, *et al.*, 1995).

6.3.8. Crecimiento y estimación de los parámetros de crecimiento

El crecimiento en elasmobranquios ha sido comúnmente descrito por la curva de crecimiento de von Bertalanffy, usando una gran variedad de técnicas para ajustar el modelo a los datos observados. Sin embargo, los modelos tienden a ajustarse a una simple curva que se supone que es la adecuada para el “típico” crecimiento de una especie. Asimismo, tratar con la variación entre los individuos es difícil, ya que existen varios factores que determinan el crecimiento individual como son la genética de cada organismo, el tipo y abundancia del alimento, eficiencia en la conversión de la energía, además de los factores ambientales (Cailliet *et al.*, 1986; Cailliet *et al.*, 1990).

Debido a las diferencias encontradas en la prueba de elevaciones en las relaciones peso-longitud, así como en las estructuras de tallas y edades para hembras y machos, el crecimiento individual de *R. productus* fue estimado para cada sexo. De los tres modelos de crecimiento aplicados, se consideró que el más apropiado es el de von Bertalanffy, ya que el valor de la longitud infinita se

ajusta mejor a las tallas máximas observadas y es utilizado por la mayoría de los autores permitiendo la comparación de los resultados.

Los valores de los parámetros del modelo de crecimiento de von Bertalanffy, estimados con los datos observados, fueron muy parecidos a los obtenidos con los datos retrocalculados. Solo se observan ligeras diferencias en el caso de las hembras.

La longitud infinita del modelo de von Bertalanffy, estimada con los datos observados, fue ligeramente menor a las tallas máximas muestreadas tanto en machos como en hembras. Sin embargo, el valor de este parámetro para los datos retrocalculados, fue ligeramente mayor en las hembras y prácticamente iguales en los machos, aunque hay que tomar en cuenta que en cada grupo de edad existen valores de longitud mayores y menores al promedio, por lo que, la longitud infinita no estaría representando a los valores más altos, sino a los valores promedio. En el estudio realizado por Timmons y Bray (1997), consideran que el crecimiento de *R. productus* es lineal y obtienen valores de longitud infinita muy elevados, de 594 cm en hembras y 142 cm LT en machos, los cuales se encuentran muy por encima de las tallas máximas encontradas, de 130 y 114 cm LT para hembras y machos respectivamente.

En estudios realizados en otros batoideos, los valores de las longitudes infinitas también fueron mayores en hembras que en los machos, como en, *Raja brachyura*, *R. clavata*, *R. montagui*, *R. binoculata*, *R. rhina* y *Rhinoptera bonasus* (ancho de disco) (Holden, 1972; Smith y Merriner, 1987; Zeiner y Wolf, 1993).

Los valores de k del modelo de von Bertalanffy estimados para hembras y machos con los datos observados, fueron ligeramente mayores a los valores encontrados con los datos retrocalculados. Los valores de k obtenidos en machos fueron ligeramente mayores que en hembras, lo que indica que los machos alcanzan más rápido la longitud asintótica. Los valores de k para ambos sexos

obtenidos en el presente estudio, son comparables con los reportados para otros batoideos como son *Rhinobatos annulatus* ($k=0.24$ ambos sexos), *Raja brachyura* ($k=0.19$ en hembras y machos), *R. clavata* ($k=0.21$ en machos y $k=0.13$ en hembras), *R. montagui* ($k=0.152$ ambos sexos), *R. erinacea* ($k=0.352$ ambos sexos), *R. binoculata* ($k=0.43$ en machos y $k=0.37$ en hembras), *R. rhina* ($k=0.26$ en machos y $k=0.16$ en hembras), *Rhinoptera bonasus* ($k=0.126$ en machos y $k=0.119$ en hembras) (Holden, 1972; Rossouw, 1984; Waring, 1984; Smith y Merriner, 1987; Zeiner y Wolf, 1993). Por otro lado Holden (1977), propone que el valor de k en tiburones y rayas varía entre 0.1 y 0.3, al igual que Cailliet y Goldman (2004), quienes proponen que para peces guitarra, torpedos y rayas el valor de k varía entre 0.2 y 0.5, estando las estimaciones del presente estudio dentro de estos intervalos.

El parámetro t_0 , considerado por la mayoría de los autores sólo como un “parámetro de ajuste” del modelo de von Bertalanffy, es un término que tiene significado biológico, el cual sería el tiempo transcurrido durante el período embrionario. El valor de este parámetro siempre debe ser negativo y su valor absoluto representa el tiempo transcurrido desde la fecundación hasta el momento del nacimiento (Félix-Uraga, 1990). Tomando en cuenta que en el presente estudio se determinó con los datos observados, un valor de $t_0 = -0.83$ tanto para hembras como machos, entonces el periodo de gestación de esta especie sería de aproximadamente 10.1 meses, lo que se acerca bastante al tiempo de la gestación en esta especie que es de poco mas de 11 meses (Downton-Hoffmann, 1996). Para otros elasmobranquios como *R. terraenovae* (-0.98) y *C. limbatus* (-0.88), se reportan valores similares (Branstetter y McEachran, 1986 y Killam y Parsons, 1989).

7. DEMOGRAFÍA

7.1. MATERIAL Y MÉTODOS

La información necesaria para la generación de las tablas de vida del pez guitarra se obtuvo a partir de la biología reproductiva, como son la talla de primera madurez, proporción sexual y fecundidad; los parámetros de la curva de crecimiento de von Bertalanffy y la longevidad fueron obtenidos de los estudios de edad y crecimiento; asimismo para determinar la sobrevivencia se calculó la mortalidad natural utilizando diferentes métodos indirectos.

Sobrevivencia l_x

Para determinar la sobrevivencia se considero la longevidad de *R. productus* establecida en 16 años para las hembras, estimando la sobrevivencia mediante la siguiente función:

$$N_t = N_0 \exp^{-zt}$$

Donde **Z** es la mortalidad total, que para este caso sólo se representó por la mortalidad natural, **N_t** es el número de individuos en la edad **t**, **N₀** es el número inicial de individuos, que en los análisis demográficos normalmente se determina como uno, haciendo un análisis de “rendimiento por recluta” que examina si la población se reemplazaría a si misma a través de un recluta (Simpfendorfer, 2004).

Se utilizaron seis métodos indirectos para determinar la tasa de mortalidad natural del pez guitarra: Pauly (1980), Jensen (1996) A, B y C, Peterson y Wroblevski (1984) y Hoenig (1983), este último estima la mortalidad total, que en caso de poblaciones sin explotación o levemente explotadas es igual a la mortalidad natural (Cortés, 1995). El resto de los análisis de sensibilidad de las

tasas de crecimiento a los parámetros de entrada, fueron probados con tres de las seis mortalidades.

La estimación de la mortalidad natural mediante la ecuación de Pauly (1980) basada en longitudes:

$$\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_{\infty} + 0.6543 \log K + 0.4634 \log T$$

Este método relaciona la mortalidad natural con los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy (L_{∞} y K) y la temperatura promedio (T) del hábitat del pez, ha sido frecuentemente utilizada en otros elasmobranquios (Simpfendorfer, 1999a, 1999b, 2000; Cortés, 2002; Guerrero-Maldonado, 2005).

La temperatura utilizada en este estudio fue de 18.24° C, obtenida a partir del promedio anual de las temperaturas del área de estudio de 1992 hasta 2005.

El método de Hoenig (1983) determina la mortalidad total; sin embargo, en poblaciones sin explotación o levemente explotadas Z es igualada a la mortalidad natural ($Z=M$), este método es el más utilizado en técnicas demográficas en elasmobranquios (Cailliet 1992; Cortés, 1995, 2002; Simpfendorfer, 1999b; Simpfendorfer *et al.*, 2004; Guerrero-Maldonado, 2005) y esta dada por:

$$\ln Z = 1.46 - 1.01 \ln E_{\max}$$

Donde Z es la mortalidad total y $E_{\max}$ es la edad máxima. La $E_{\max}$ utilizada en el presente estudio fue la de las hembras ya que son las más longevas (ver sección de Edad y Crecimiento). El supuesto de esta ecuación se refiere a que los peces más longevos tienen una mortalidad natural menor; mientras que los menos longevos presentan una mortalidad total mayor (Sparre y Venema, 1997).

El método A de Jensen (1996), determina la relación entre los parámetros de vida y la mortalidad natural, usando las interacciones óptimas entre la reproducción y la sobrevivencia, obteniendo la siguiente ecuación:

$$M = \frac{1.65}{x_m}$$

Donde x_m es la edad de madurez.

En el método B, Jensen (1996) plantea que existe una relación simple teórica entre el valor de K de la ecuación de von Bertalanffy y la mortalidad natural:

$$M = 1.5K$$

En el método C, Jensen (1996) vuelve a analizar los datos de Pauly (1980) y demuestra con una relación simple que el ajuste de los datos es muy aproximado a los que proporciona la relación compleja de Pauly:

$$M = 1.60K$$

Donde el resultado de esta relación simple es muy parecido al valor teórico del método B, sugiriendo que los métodos proporcionados por Jensen, sirven como una aproximación para la determinación de la mortalidad natural (Simpfendorfer *et al.*, 2004).

El método de Peterson y Wroblewski (1984), relaciona la mortalidad natural con el peso seco del organismo, la ecuación fue originalmente para peces pelágicos, larvas de peces y quetognatos, y ha demostrado predecir bien las tasas de mortalidad a más de 16 ordenes de magnitud de masa (Cortés, 1999).

Este modelo supone que los organismos con menor peso como los neonatos y juveniles tienen una mortalidad mayor debido principalmente a la depredación; mientras que los organismos con mayor peso (adultos), presentan una mortalidad menor. Siendo la ecuación:

$$M = 1.92W^{-0.25}$$

Donde **M** es la tasa de mortalidad por año y **W** es el peso en gramos.

La relación peso-longitud total fue obtenida para el pez guitarra en la sección de edad y crecimiento, utilizando la ecuación obtenida para el total de las hembras:

$$W = 1.8 \times 10^{-6} LT^{3.165}$$

Donde **W** es el peso total en kilogramos y **LT** es la longitud total. El peso húmedo fue utilizado en lugar del peso seco, ya que se ha observado que aporta mejores estimaciones para elasmobranquios (Cortés, 2002: Beerkircher *et al.*, 2003).

Fecundidad por edad b_x

Según lo obtenido en la sección de Biología Reproductiva del pez guitarra, la proporción sexual embrionaria es de 1H:1M, por lo que la fecundidad fue dividida por la mitad para obtener únicamente la parte proporcional a las hembras, ya que uno de los supuestos de la tabla de vida, es que la tasa reproductiva es determinada únicamente por las hembras. La fecundidad debe ser en números reales que no sean negativos, los ceros utilizados indican que aun no se reproducen a esa edad, cuando ya se encuentran en reproducción, los números pueden no ser enteros debido a que la fecundidad es un promedio.

La talla de primera madurez también fue determinada en la sección de Biología Reproductiva, encontrando diferencias entre hembras y machos. Sin embargo, debido al supuesto ya mencionado, únicamente se va a considerar a las hembras. La talla de primera madurez sucede a los 100 cm LT, coincidiendo con los 7 años de edad. El periodo reproductivo de esta especie es de un año.

Construcción de las tablas de vida

Para realizar las tablas de vida, se utilizó la metodología estándar que se describe a continuación (Simpfendorfer, 1999 a; Gotelli, 2001):

La Tasa Neta Reproductiva (R_0), es el número de hijas que reemplazaran a cada hembra al final de su vida:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x b_x$$

Donde l_x es la proporción original de la cohorte que sobrevive hasta la edad x y b_x es el número promedio de hembras nacidas de una hembra de edad x (Gotelli, 2001). La “Tasa Neta Reproductiva” es una medida de incremento que está en función del tiempo generacional.

El “Tiempo Generacional” (G), es el tiempo promedio que transcurre en años entre el nacimiento de los padres y la descendencia (Krebs, 2001):

$$G = \frac{\sum_{x=0}^{\infty} l_x b_x x}{R_0}$$

Posteriormente se calcula la aproximación de la tasa intrínseca de crecimiento r , que es la capacidad de crecimiento de la población:

$$r = \frac{\ln(R_0)}{G}$$

Todos los valores de la tasa intrínseca de crecimiento reportados en los resultados se ajustaron por medio de la ecuación de Euler:

$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x b_x e^{-rx} = 1$$

A pesar de que la R_0 y la r son parámetros comparativos, para realizar los análisis de sensibilidad se utilizó la tasa anual de crecimiento (λ) por lo que también fue estimada:

$$e^r = \lambda$$

Otro parámetro comparativo es el T_{doble} , el cual se define como el tiempo en el cual la población se duplica y se estimó por medio de la siguiente ecuación:

$$T = \ln\left(\frac{2}{r}\right)$$

A partir de los valores antes mencionados se construyó la tabla de vida utilizando los siguientes parámetros: $S(x)$ sobrevivencia; $b(x)$ fecundidad por edad solo de crías hembras; $l(x)$ es la proporción original de la cohorte que sobrevive desde la edad cero; $g(x)$ es la probabilidad de sobrevivencia de una edad a la edad siguiente; $e^{-rx} * (l(x) * b(x))$ es la aproximación a la tasa intrínseca de crecimiento que debe ser refinada con la ecuación de Euler. Una vez generada esta tabla se calculó lo siguiente: R_0 , tasa neta reproductiva; G , tiempo generacional (años); r ,

tasa intrínseca de crecimiento; T_{doble} , tiempo de duplicación poblacional; λ , tasa finita poblacional.

Sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a la los parámetros de entrada

Sensibilidad a la mortalidad natural

Para probar la sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a la mortalidad natural se generaron seis escenarios cada uno con un valor de mortalidad dependiendo del método utilizado, para este caso se tomaron en cuenta los métodos de Hoenig (1983), Peterson y Wroblewski (1984) y Pauly (1985). Tres escenarios fueron desarrollados mediante la estimación de la mortalidad utilizando los métodos antes mencionados. Los otros tres se modelaron probando la sensibilidad a la mortalidad natural duplicándola en el primer año de vida utilizando los tres modelos anteriores, siguiendo la teoría propuesta por Branstetter, (1990), quien plantea que los neonatos presentan una mortalidad mayor en el primer año de vida, debido a que la depredación es mayor cuando son organismos pequeños.

Sensibilidad a la edad máxima

La sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional al parámetro de edad máxima (E_{max}) también fue probada, generando tres escenarios más. Estos escenarios fueron modelados con los mismos parámetros de entrada que el escenario 2 (Tabla XXIII); se decidió tomar estos parámetros de entrada ya que en este escenario se utiliza la mortalidad natural variable por edad de Peterson y Wroblewski (1984). En cada escenario se vario la E_{max} , a 11, 13 y 21 años: se tomo la determinación de disminuir la edad máxima a 11 años, ya que en los datos con los cuales se construyo el modelo de edad y crecimiento de Timmons (1991)

se tiene como edad máxima tanto en hembras como en machos. También se decidió tomar en cuenta una Emax de 13 años como un valor intermedio entre la edad de 11 y 16 años propuesta en el presente estudio y de igual manera también se decidió elevar la edad máxima a 21 años para ver el comportamiento de la población en caso de que presentara una edad máxima mayor a la propuesta.

Sensibilidad a la edad de primera reproducción

Para probar la sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional al parámetro de la edad de primera reproducción (1ª rep), se generaron dos escenarios más. Al igual que en Emax, los parámetros de entrada para modelar estos escenarios fueron los mismos que se utilizaron en el escenario 2 (Tabla XXIII). En cada escenario se varió la edad de primera reproducción un año, con el fin de ver el comportamiento de la población en caso de que presentara la edad de 1ª rep, un año anterior o posterior al propuesto en el presente trabajo que es de 7 años.

Escenarios con mortalidad por pesca

La mortalidad por pesca fue incorporada mediante la ecuación tradicional de mortalidad, a la tabla de vida mediante la mortalidad total que es el resultado de la sumatoria de la mortalidad natural más la mortalidad por pesca:

$$Z = M + F$$

Donde **Z** es la tasa de mortalidad total, **M** es la tasa de mortalidad natural y **F** es la tasa de mortalidad por pesca.

Los modelos para estimar las tasas de mortalidad, requieren datos confiables, que reflejen series de tiempo de captura y esfuerzo. Debido a que los

datos eran relativamente escasos, y en tiempos distintos, se hicieron aproximaciones a la mortalidad total por medio de tres diferentes métodos:

Curvas de captura linealizada (Ricker, 1975)

Ecuación de Z de Beverton y Holt (1956) basada en la edad

Ecuación de Z de Beverton y Holt (1956) basada en las tallas

Las curvas de captura se basan en el concepto de que si se sigue el trayecto de una cohorte, ésta sólo puede desaparecer como resultados de la mortalidad. Entonces, si se conoce el número de individuos de cada edad, la mortalidad puede ser estimada. Los supuestos de la curva de captura son (Simpfendorfer, 2004):

- Los datos son representativos de toda la estructura de edades de la población.
- Las edades son determinadas exactamente.
- La mortalidad total es constante a través de todas las edades.
- El reclutamiento es constante entre años.
- Todos los organismos de la población son igualmente vulnerables al arte de pesca y la vulnerabilidad es constante en el tiempo.

Con los datos se generaron curvas de captura, los datos fueron utilizados como un “pseudo-cohorte” y se siguió el supuesto de que el reclutamiento es constante año con año.

Los organismos fueron agrupados por edad y transformaron a logaritmo natural (Ln) y fueron graficados contra la edad, posteriormente se realizó una regresión lineal simple:

$$\ln(frec) = a + bEdad$$

Donde **ln (frec)** es el número de organismos por grupo de edad, **a** es una constante, **b** es el valor de la mortalidad total. Los puntos que se tomaron en cuenta para la regresión fueron a partir de la frecuencia más alta, ya que las primeras edades aun no están totalmente reclutadas a las capturas.

Las ecuaciones para obtener Z de Beverton y Holt (1956) basadas en la edad y en la talla. La estimación se basa en la talla o edad media de la captura y los parámetros de von Bertalanffy (Sparre y Venema, 1997):

Para edad:

$$Z = \frac{1}{\bar{t} - t'}$$

Donde **Z** es la tasa de mortalidad total, $\bar{t}$ es la talla media de captura y t' es la edad en donde los peces de esa edad y más grandes están sometidos a una explotación plena (Sparre y Venema, 1997).

Para edad:

$$Z = K * \frac{L_{\infty} - \bar{L}}{\bar{L} - L'}$$

Donde **K** y **L_∞** son los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy; $\bar{L}$ es la talla media de los peces de longitud L' y mas grandes, y L' es la talla en la que todos los peces de ese tamaño y más grandes están sometidos a una explotación plena (Sparre y Venema, 1997).

Sensibilidad a la mortalidad total

Se generaron nueve escenarios para simular la respuesta del crecimiento poblacional a las distintas tasas de explotación. Tres de estos escenarios fueron

modelados únicamente con la tasa de mortalidad total (Z), otros tres fueron generados incrementando la mortalidad natural en un 50% y finalmente, tres escenarios más en los cuales la mortalidad natural se duplicó. Para realizar la comparación de estos escenarios se grafico la tasa anual reproductiva.

Sensibilidad a la edad de reclutamiento

Para probar la sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a la edad de reclutamiento, se generaron otros nueve escenarios, simulados con los valores de los tres modelos utilizados para determinar la mortalidad total (Z). Los parámetros de entrada para modelar estos escenarios fueron los mismos que se utilizaron en los escenarios 15, 16 y 17 (Tabla XXVII). En cada escenario se vario la edad de reclutamiento un año, para poder observar el comportamiento de la población en caso de que la edad de reclutamiento disminuyera a 7, 6 ó 5 años en lugar de 8 años, como fue calculado con los datos en el presente trabajo. La tasa anual reproductiva fue graficada para hacer más sencilla la comparación entre los escenarios.

Estimación de F crítica (F_{crit})

A partir de los datos de entrada utilizados para el escenario dos, se estimaron las mortalidades por pesca críticas (F_{crit}) a diferentes edades de primera captura. Para determinar el valor crítico de F , se consideró que R_0 y λ son iguales a uno y r es igual a cero, es decir, que la población no tiene crecimiento positivo ni negativo (Simpfendorfer, 1999 a).

Para el cálculo de la F_{crit} se asumió que la mortalidad por pesca es constante en todas las clases de edad a partir de la cual empieza a tener efecto la mortalidad por pesca, y se calculó con la ayuda de la función de “solver” en Excel versión XP (Microsoft corporation, 2002). Se generaron doce escenarios en los

cuales Z crítica (mortalidad total crítica) fue incorporada por edad, iniciando de la edad 0 a la edad 11. La $F_{\text{crít}}$ fue estimada despejando la mortalidad por pesca por medio de la ecuación de mortalidad total.

7.2. RESULTADOS

7.2.1. Sobrevivencia l_x

Se utilizaron seis modelos para determinar la tasa de mortalidad natural. Los valores obtenidos por cada modelo presentaron resultados similares (Tabla XX), con valores que van desde 0.24 hasta 0.30. Para la realización de las tablas de vida se decidió tomar en cuenta tres de los seis modelos: Hoenig (1983) basado en longevidad, Peterson y Wroblewski (1984) (P y W, (1994)) con una mortalidad variable por edad (MVE) y Pauly (1980) que utiliza los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy y el promedio de la temperatura.

Tabla XX. Estimación de la mortalidad natural para las hembras de *Rhinobatos productus*.

Modelo	Mortalidad Natural (M)
Jensen (1996) A	0.24
Jensen (1996) B	0.25
Jensen (1996) C	0.27
Hoenig (1983)	0.26
Pauly (1980)	0.30
Peterson y Wroblewski (1984)	MVE

En la tabla XXI se muestran los porcentajes de sobrevivencia por edad generados con los valores de mortalidad natural. En todos los esquemas se duplicó la mortalidad en la edad cero con excepción de Peterson y Wroblewski (1984). Se puede observar que la mortalidad calculada con la ecuación de Pauly (1980) es la más alta, proporcionando los valores de sobrevivencia más bajos; mientras que las obtenidas mediante Hoenig (1983) y Jensen (1996) son similares. La ecuación de Peterson y Wroblewski (1984) presenta baja sobrevivencia en las primeras edades y va aumentando conforme aumenta la edad.

Tabla XXI. Supervivencia anual por edad según los seis esquemas de mortalidad.

% de Supervivencia por edad						
Edad	Jensen (1996)			Hoenig (1983)	Pauly (1980)	P y W (1984)
	A	B	C			
0	62.4	60.8	58.8	59.2	54.7	60.7
1	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	66.6
2	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	72.8
3	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	74.0
4	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	76.9
5	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	78.4
6	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	79.6
7	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	79.9
8	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	80.3
9	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	80.7
10	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	80.9
11	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	81.0
12	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	81.5
13	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	81.7
14	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	82.0
15	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	82.3
16	79.0	78.0	76.7	77.0	74.0	82.4

En la figura 57 se muestran las curvas de supervivencia utilizando la mortalidad natural obtenida con los seis métodos. Se puede observar que la curva obtenida con los valores del método de P y W (1984) es muy similar a la obtenida con los demás métodos, en los cuales se duplicó la mortalidad natural en el primer año de vida, observando que el primer valor de P y W (1984) coincide con el primero de los demás valores, indicando una mayor mortalidad por depredación en este año de vida. Asimismo, se puede observar que la cohorte de los 16 años es muy cercana a cero pero no se extingue, por lo que, se parte del hecho de que la cohorte se extingue totalmente a esta edad, al no prolongar el análisis.

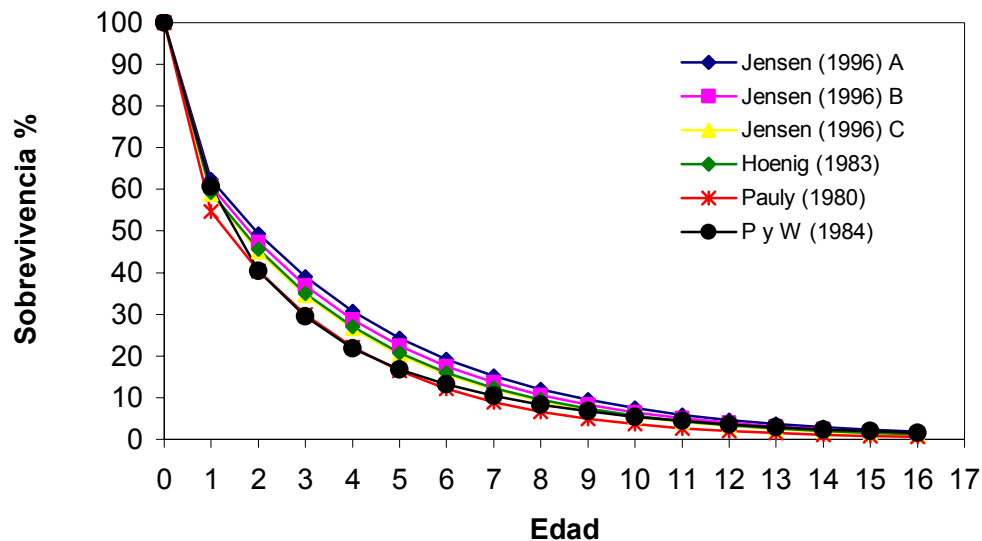


Fig. 57. Curvas de sobrevivencia utilizadas para generar los diferentes escenarios de tablas de vida.

7.2.2. Fecundidad b_x

En la fecundidad obtenida en el apartado de Biología Reproductiva se observó que las hembras presentan una proporción sexual de 1:1, es decir un macho por cada hembra, esta proporción fue obtenida a partir de los embriones de aquellas hembras que no presentaron ningún rastro de haber expulsado embriones. Asimismo, también se obtuvo la fecundidad, encontrando que el número de embriones aumenta según se incrementa la talla materna (Fig. 19), obteniendo la siguiente regresión lineal:

$$Y = -30.889 + 0.355LT$$

$$r^2=0.915 \quad n=35$$

Donde **Y** es el número de embriones por hembra y **LT** es la longitud total de las madres. Para realizar el análisis de la tabla de vida se determinó el número de embriones por edad y posteriormente la fecundidad fue dividida por la mitad, para así

considerar únicamente a las hembras (Tabla XXII). Se consideró que todas las hembras maduras son reproductivamente activas cada año a partir de la talla de primera madurez y que las hembras más viejas no exhiben senescencia reproductiva. No se tienen reportes de descenso en las tasas reproductivas de tiburones conforme aumenta la edad (Cortés, 1998).

La edad de primera madurez es de 7 años para las hembras y se considero igual que la edad de primera reproducción, ya que al determinar la edad de primera madurez se tomaron en cuenta a las hembras en las cuales los embriones estaban listos para nacer.

Tabla XXII. Fecundidad por edad utilizada para la generación de las tablas de vida del pez guitarra, indicando únicamente la producción de hembras.

Edad	Talla	Fecundidad
7	100	2.35
8	105	3.25
9	110	4.1
10	115	5
11	118	5.5
12	120	6
13	123	6.5
14	125	7
15	128	7.5
16	130	8

7.2.3. Tabla de vida

En las tablas de vida del pez guitarra, se utilizó la talla de primera madurez en hembras (100 cm LT) basada en el presente análisis, que es alcanzada a los 7 años de edad, la proporción sexual de un macho por cada hembra y la fecundidad, que es variable según la edad, produciendo de 4 a 18 embriones por hembra, siendo esta producción dependiente de la talla materna.

De los datos obtenidos a partir de la edad y el crecimiento se utilizaron los parámetros de $L_{\infty} = 137$ cm LT y $K = 0.166$ a partir de la curva de crecimiento de von Bertalanffy, también se incorporó la edad determinada a partir de las bandas de crecimiento, que en hembras llega hasta los 16 años y la sobrevivencia, la cual fue determinada con la mortalidad natural variable por edad obtenida mediante la ecuación de Peterson y Wroblewski (1984).

La tabla de vida generada para el pez guitarra, utilizando los parámetros de entrada calculados para la mortalidad y la natalidad variables por edad, indicaron que es una población saludable y que va en incremento (Tabla XXIII). La tasa reproductiva (R_0) fue de 2.144 por generación, el tiempo generacional (G) fue de 10.85 años y la tasa intrínseca de crecimiento (r) fue de 0.070. Esto sugiere que la población se esta incrementando alrededor de un 7.5% por año sin mortalidad por pesca.

Tabla XXIII. Tabla de vida generada para el pez guitarra.

Edad	S(x)	b(x)	$l(x)=$ $S(x)/S(0)$	$g(x)=$ $l(x+1)/l(x)$	$l(x)*b(x)$	e^{-rx*} $(l(x)*b(x))$	Euler
0	1	0	1	0.607			
1	0.607	0	0.607	0.666			
2	0.405	0	0.405	0.728			
3	0.295	0	0.295	0.740			
4	0.218	0	0.218	0.768			
5	0.168	0	0.168	0.783			
6	0.131	0	0.131	0.796			
7	0.105	2.35	0.105	0.799	0.246	0.150	0.149
8	0.084	3.25	0.084	0.802	0.272	0.155	0.153
9	0.067	4.1	0.067	0.806	0.275	0.146	0.144
10	0.054	5	0.054	0.808	0.271	0.134	0.132
11	0.044	5.5	0.044	0.810	0.241	0.111	0.109
12	0.035	6	0.035	0.815	0.213	0.092	0.090
13	0.029	6.5	0.029	0.816	0.188	0.075	0.074
14	0.024	7	0.024	0.821	0.165	0.062	0.060
15	0.019	7.5	0.019	0.822	0.145	0.051	0.049
16	0.016	8	0.016	0	0.128	0.041	0.040
Ro=					2.144	1.018	1

Ro= 2.144

G= 10.85

r= 0.070

Euler= 0.072

λ = 1.075

T_{doble}= 3.324

7.2.4. Sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a los parámetros de entrada

Se realizaron los primeros escenarios únicamente con la mortalidad natural, determinando que la población se encuentra creciendo de manera “sana”, es decir sin mortalidad por pesca, dando como resultado un crecimiento positivo (Tabla XXIV). En estos escenarios podemos observar que la tasa neta reproductiva (R_0) varío de 2.76 a 1.30. El tiempo generacional (G) no presentó grandes cambios manteniéndose de 10.85 a 10.22. La tasa de crecimiento poblacional ajustada con la ecuación de Euler varió de 0.025 a 1.000. Asimismo, la tasa finita de crecimiento (λ) presentó el valor máximo en el primer escenario con 1.105 y el mínimo en el quinto escenario con 1.025.

En esta misma tabla se observa que la sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a la mortalidad natural duplicada en el primer año de vida (escenarios 4, 5 y 6), son moderadas, provocando un cambio en λ del 3% en los dos escenarios (1 y 4) en los cuales se aplicó una mortalidad de 0.26, con una mortalidad de 0.30 (escenarios 3 y 6) la diferencia en el crecimiento poblacional fue de 3.2% y para los escenarios obtenidos con la mortalidad variable por edad la diferencia fue del 5% (2 y 5).

Tabla XXIV.- Parámetros resultantes del análisis demográfico del pez guitarra, aplicando únicamente la mortalidad natural en los escenarios 1 a 3 y mortalidad duplicada en el primer año de vida en los escenarios del 4 al 6.

Escen.	$E_{Max.}$	Fec.	M	1ª rep	R_0	G	r	Euler	λ	T_{doble}
1	16	FVE	0.26	7	2.76	10.49	0.097	0.100	1.105	3.00
2	16	FVE	MVE	7	2.14	10.85	0.070	0.072	1.075	3.32
3	16	FVE	0.30	7	1.83	10.22	0.059	0.060	1.062	3.50
4	16	FVE	0.26	7	2.13	10.49	0.072	0.074	1.076	3.30
5	16	FVE	MVE	7	1.30	10.85	0.024	0.025	1.025	4.40
6	16	FVE	0.30	7	1.35	10.22	0.030	0.030	1.030	4.21

En la tabla XXV, se observa que la sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a la edad máxima (E_{max}) son moderadas ya que provocaron un cambio en λ de 3% en el primer escenario, 5.7% en el segundo escenario y un 8.5% en el último escenario, presentando una diferencia en la tasa anual de crecimiento de 5.5% entre las edades máximas de 11 y 21 años. En la figura 58 se observa que la tasa anual de crecimiento poblacional es sensible al parámetro de E_{max} (rombos grises), en donde se da la λ mas pequeña cuando la edad máxima es menor, siendo más grande cuando la E_{max} es mayor. La tasa anual de crecimiento es 1% mayor utilizando la E_{max} de 21 años en relación a la E_{max} obtenida en este estudio que es de 16 años (rombo negro).

Tabla XXV.- Parámetros resultantes del análisis demográfico del pez guitarra, aplicando la mortalidad natural obtenida mediante el método de P y W (1984) en los escenarios 7 a 9, variando la edad máxima E_{max} .

Escen.	E_{Max}	Fec.	M	1ª rep	Ro	G	r	Euler	λ	T _{doble}
7	11	FVE	MVE	7	1.31	8.99	0.030	0.030	1.030	4.21
8	13	FVE	MVE	7	1.71	9.81	0.054	0.055	1.057	3.59
9	21	FVE	MVE	7	2.15	10.85	0.070	0.082	1.085	3.20

La sensibilidad que presenta el crecimiento poblacional a la edad de primera reproducción es baja (Tabla XXVI), observando una diferencia en la tasa de crecimiento anual de 3.3% entre el escenario 10 y 11 que representan las edades de primera reproducción de 6 y 8 años respectivamente. Indicando que el crecimiento poblacional podría ser mayor si la edad de primera reproducción fuera de 6 años, a pesar de que la diferencia entre el escenario 2 y 10 es solo de 1.7% (Fig. 58, rombos azules).

Tabla XXVI. Parámetros resultantes del análisis demográfico de *R. productus*, aplicando la mortalidad natural variable por edad de P y W (1984) escenario 2 y variando la edad de primera reproducción (1ª rep), escenarios 10 y 11.

Escen.	E_{Max}	Fec.	M	1ª rep	Ro	G	r	Euler	λ	T _{doble}
2	16	FVE	MVE	7	2.14	10.85	0.070	0.072	1.075	3.32
10	16	FVE	MVE	6	2.41	10.32	0.085	0.088	1.092	3.12
11	16	FVE	MVE	8	1.90	10.35	0.056	0.057	1.059	3.55

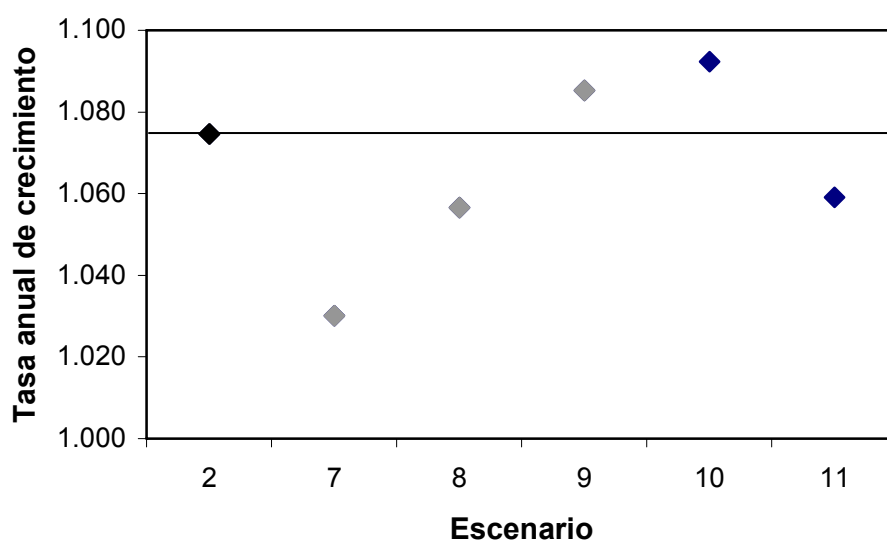


Fig. 58. Tasa anual de crecimiento poblacional (λ) resultado de la simulación de tablas de vida aplicando la mortalidad natural (rombo negro), probando la sensibilidad a la E_{max} (rombos grises) y edad de 1ª madurez (rombos azules).

7.2.5. Escenarios con mortalidad por pesca

Los resultados de los métodos utilizados para estimar la mortalidad total (Z) se muestran en la tabla XXVII, variando de 0.33 a 0.36. Siendo muy similares los valores obtenidos por Curva de Captura y por tallas de Beverton y Holt (1965), el valor de Z más alto fue obtenido por el método de Beverton y Holt (1965) (B y H 1956) estimado con las edades.

Tabla XXVII. Estimación de la mortalidad total (Z) para las hembras de *Rhinobatos productus*.

Modelo	Mortalidad Total (Z)
Curva de Captura	0.33
Beverton y Holt (1956) por talla	0.33
Beverton y Holt (1956) por edad	0.36

Se plantearon los escenarios utilizando la mortalidad por pesca obtenida, determinando que la población se encuentra sometida a la pesquería. Los tres primeros escenarios (12 a 14) de la tabla XXVIII indican que la población aun crece exponencialmente, obteniendo una tasa de crecimiento poblacional del 3.8% al aplicar la mortalidad por pesca obtenida mediante el modelo de Curva de Captura y 3.7% mediante el modelo de Beverton y Holt (1956) por tallas, siendo estos dos escenarios muy similares, a diferencia del modelo de B y H (1956) por edades en el cual el crecimiento es de 3%.

Los escenarios 15, 16 y 17, fueron generados aumentando un 50% la mortalidad natural, encontrando que se comportan de la misma manera que los escenarios anteriores (12 a 14) pero con valores de λ menores indicando un crecimiento entre 2.2% a 1.1%. También se generaron los escenarios 18, 19 y 20 en los cuales se aumento la mortalidad natural en un 100%, tanto el escenario obtenido con la mortalidad por pesca derivada de la curva de captura (18) como el obtenido con la ecuación por tallas de B y H (1956) (19), sugieren que la población aun crece (Tabla XXVIII). Sin embargo, el resultado planteado con Z obtenida mediante la ecuación por edades de B y H (1956), muestra un escenario negativo, es decir, que la población no se puede recuperar estando sometida a esa presión de pesca y una mortalidad natural elevada.

Tabla XXVIII. Escenarios del análisis demográfico del pez guitarra, aplicando la mortalidad por pesca, aumentando la mortalidad natural en un 50% (escenarios 15-17) y un 100% (escenarios 18-20).

Escen.	E_{Max}	Z	E Rec	Ro	G	r	Euler	λ	T_{doble}
12	16	0.33	8	1.45	10.04	0.037	0.037	1.038	3.98
13	16	0.33	8	1.44	10.03	0.036	0.037	1.037	4.00
14	16	0.36	8	1.34	9.88	0.030	0.030	1.030	4.20
15	16	0.33	8	1.23	9.69	0.021	0.022	1.022	4.53
16	16	0.33	8	1.22	9.67	0.020	0.021	1.021	4.58
17	16	0.36	8	1.11	9.48	0.011	0.011	1.011	5.18
18	16	0.33	8	1.07	9.38	0.007	0.007	1.007	5.67
19	16	0.33	8	1.05	9.36	0.006	0.006	1.006	5.87
20	16	0.36	8	0.95	9.14	-0.006	-0.006	0.994	---

En la figura 59 se puede observar que al aplicar la mortalidad por pesca los primeros valores (rombos negros) indican un crecimiento poblacional, siendo mas bajo en el escenario 14. Aumentando la mortalidad natural en un 50% se observa que el comportamiento es similar pero con valores de λ menores (rombos grises) y al duplicar la mortalidad natural se observa que el crecimiento poblacional es muy bajo y en el escenario 20 el crecimiento es negativo (rombos azules).

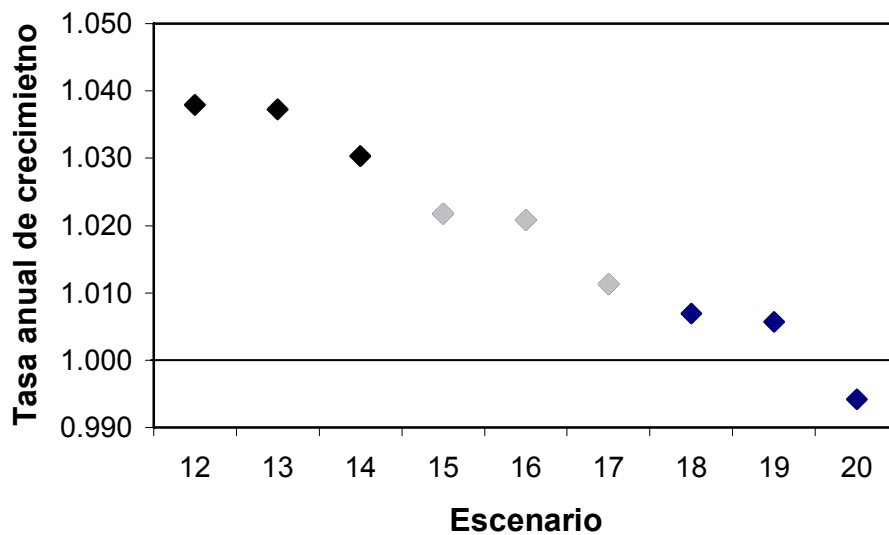


Fig. 59. Tasa anual de crecimiento poblacional (λ) aplicando la mortalidad por pesca (rombo negro), probando la sensibilidad al aumento de M en un 50% (rombos grises) y un 100% (rombos azules).

Se generaron 9 escenarios más en los cuales se varió la edad de reclutamiento (Tabla XXIX) simulados con los valores de los tres modelos utilizados para determinar la mortalidad total. Con el modelo de Curva de Captura (escenarios 21-23), podemos ver que el comportamiento de la población si se disminuyera la edad de reclutamiento de 8 a 7 años, la población aun se mantendría en crecimiento, incluso bajando dicha edad hasta 5 años la población aun presentaría un crecimiento anual del 1.2%. Este mismo comportamiento fue encontrado al aplicar el modelo de B y H (1956) por tallas (escenarios 24-26). Aplicando el modelo de B y H (1956) por edades (escenarios 27-29) da resultados más bajos, es decir que si la edad de reclutamiento se baja a 7 o 6 años la población aun puede tener un crecimiento de 1.7 a 0.5% anual respectivamente, sin embargo si esta edad llega hasta 5 años, la población empezaría a tener una disminución de aproximadamente 0.4% anual.

Tabla XXIX. Escenarios del análisis demográfico del pez guitarra, variando la Edad de Reclutamiento aplicando la mortalidad total obtenida mediante la Curva de Captura (escenarios 21-23), B y H (1956) por tallas (escenarios 24-26) y B y H (1956) por edades (escenarios 27-29).

Escen.	E_{Max}	Z	E Rec	Ro	G	r	Euler	λ	T _{doble}
21	16	0.33	7	1.31	10.04	0.027	0.027	1.027	4.31
22	16	0.33	6	1.20	10.04	0.018	0.018	1.018	4.70
23	16	0.33	5	1.12	10.04	0.011	0.011	1.012	5.16
24	16	0.33	7	1.31	10.04	0.027	0.027	1.027	4.31
25	16	0.33	6	1.20	10.04	0.018	0.018	1.018	4.70
26	16	0.33	5	1.12	10.04	0.011	0.011	1.012	5.16
27	16	0.36	7	1.18	9.88	0.017	0.017	1.017	4.78
28	16	0.36	6	1.05	9.88	0.005	0.005	1.005	5.93
29	16	0.36	5	0.96	9.88	-0.004	-0.004	0.996	---

En la figura 60 se muestran las diferentes respuestas de la tasa anual de crecimiento cuando se aplica la mortalidad total variando la edad de reclutamiento. En los primeros tres escenarios (rombos negros) se aplica la mortalidad total obtenida mediante el método de Curva de Captura bajando la edad de reclutamiento hasta 5 años, siendo la línea punteada la que indica en donde se encuentra el crecimiento poblacional cuando la edad de reclutamiento es de 8 años. Los escenarios 24, 25 y 26 son muy similares a los anteriores y fueron obtenidos mediante el método de B y H (1956) por tallas (rombos grises) y los últimos tres escenarios (rombos azules) obtenidos mediante B y H (1956) por edades, presenta valores más bajos e incluso el último indica un crecimiento negativo.

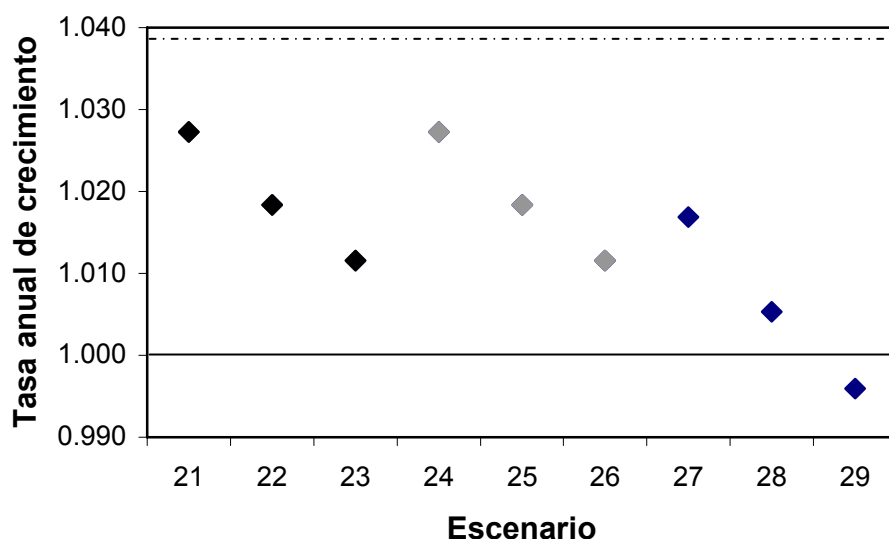


Fig. 60. Tasa anual de crecimiento poblacional (λ) variando la edad de reclutamiento aplicando la mortalidad total obtenida mediante la Curva de Captura (rombo negro), B y H (1956) por tallas (rombos grises) y B y H (1956) por edades (rombos azules).

7.2.6. Estimación de F crítica (F_{crit})

Se considera la tasa instantánea de mortalidad por pesca o F crítica (F_{crit}), cuando la población cambia sus tasas de crecimiento hacia un crecimiento igual a cero. Por lo que para determinar la F_{crit} , se trabajó bajo el supuesto de que la captura se realizará sobre estos organismos a edades diferentes, determinadas como edad de primera captura ($1^a capt.$) y que la mortalidad por pesca se mantiene constante durante todas las edades a partir de la edad de primera captura. Los parámetros de entrada utilizados fueron la fecundidad variable por edad y la mortalidad variable por edad. Los valores de la F_{crit} variaron de 0.07 para la edad 0 hasta 0.49 en la edad 8 (Tabla XXX). Los resultados obtenidos para las edades 9 y 10 no fueron considerados ya que corresponden valores de F_{crit} y Z muy elevados.

Tabla XXX. Estimaciones de F_{crit} para *Rhinobatos productus*, como resultado de la simulación por medio de análisis demográficos.

1ª capt.	E_{Max}	Fec.	C_{rep}	M	1ª rep.	R_o	r	T_{doble}	λ	F_{crit}	Z
0	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.07	0.34
1	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.08	0.35
2	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.09	0.36
3	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.11	0.37
4	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.12	0.39
5	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.15	0.41
6	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.19	0.46
7	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.29	0.55
8	16	FVE	1	MVE	7	1.00	0.00	0.00	1.00	0.49	0.75
9	16	FVE	1	MVE	7	---	---	---	---	---	---
10	16	FVE	1	MVE	7	---	---	---	---	---	---

En la figura 61 se puede observar como aumentan los valores según aumenta la edad de captura, llegando hasta un valor de 1.27 y presentando un incremento abrupto entre la edad 8 y 9.

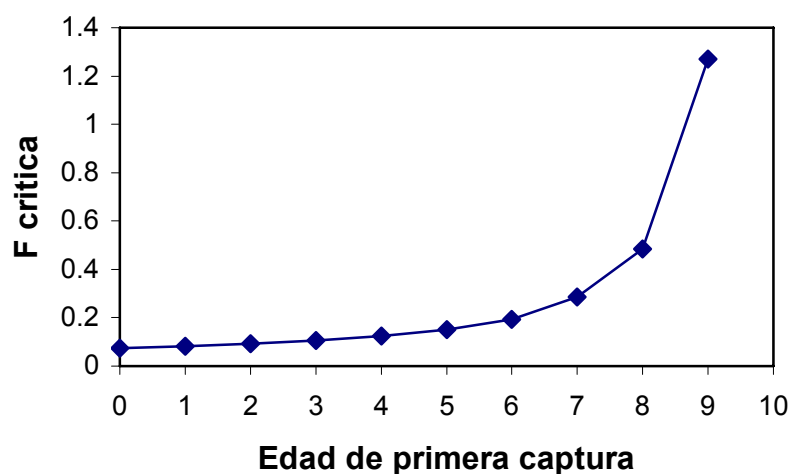


Fig. 61. Valores de F_{crit} a diferentes edades de primera captura para *Rhinobatos productus*, estimados mediante la simulación de tablas de vida.

7.3. DISCUSIÓN

7.3.1. Sobrevivencia I_x

La mortalidad es uno de los parámetros clave para entender la dinámica de cualquier población, ya que si no se conoce qué tan rápido son removidos los organismos de una población, es muy difícil realizar los modelos sobre la dinámica de la población o estimar las tasas sustentables de explotación u otros parámetros útiles para el manejo de poblaciones. A pesar de esto, se han realizado muy pocos estudios enfocados a este tema, debido principalmente a que cuantificar las tasas de mortalidad en forma directa como es el marcaje y telemetría, es un trabajo complicado y muy costoso, además de la gran cantidad de datos que se requieren (Mollet y Cailliet, 2002; Simpfendorfer *et al.*, 2004).

En consecuencia se ha utilizado la estimación de la mortalidad por métodos indirectos, que se basan en la relación entre los parámetros de vida y la mortalidad, por lo que, al utilizar estos métodos como datos de entrada para los modelos, es prudente construir múltiples escenarios que utilicen el mayor número posible de estimaciones indirectas de mortalidad, esto permite un mayor entendimiento sobre la incertidumbre asociada a estas estimaciones (Simpfendorfer *et al.*, 2004).

Los seis modelos indirectos utilizados para determinar la mortalidad natural (M) en este trabajo fueron muy similares, incluyendo el modelo variable por edad. Otros autores también utilizaron varios modelos para determinar la mortalidad. Simpfendorfer (1999 a), utilizó para *Carcharhinus obscurus* cinco modelos, siendo cuatro de ellos muy similares, asimismo, Cortés (1999) también utilizó cuatro modelos para *Carcharhinus plumbeus*, los cuales fueron marcadamente consistentes. Guerrero-Maldonado (2005), utilizó tres modelos indicando que son muy similares entre ellos aunque solo uno es el que mas se ajusta a *Prionace glauca*. Por otro lado, también es posible que cada método de resultados diferentes debido a la incertidumbre asociada a estas estimaciones, como lo obtenido por

Simpfendorfer (1999 b) que utilizó siete modelos para *Rhizoprionodon taylori*, los cuales fueron muy distintos entre ellos, haciendo mas complicada la determinación de los aspectos demográficos.

Existen ventajas y desventajas dentro de los diversos modelos para determinar M mediante métodos indirectos. Una de las ventajas es que puede ser obtenida a partir de los datos sin ser muy costosa, sin embargo, cuando los modelos se basan en la ecuación de von Bertalanffy, presentan una mayor incertidumbre (Mollet y Cailliet, 2002). El modelo de Pauly (1980) propone una relación entre la mortalidad natural, estos parámetros y el promedio de la temperatura anual, siendo esta última la que da la posibilidad de que organismos que habitan en aguas cálidas tengan una M mayor que su equivalente que viva en aguas frías; sin embargo no puede ser aplicado si no se tienen los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (Simpfendorfer *et al.*, 2004). Por otro lado, Jensen (1996) reanaliza los datos utilizados por Pauly y produce una ecuación mas sencilla, que a su vez es muy cercana a la ecuación que desarrolla utilizando únicamente el valor de K (Simpfendorfer *et al.*, 2004), sugiriendo que este método podría dar buenas aproximaciones de la mortalidad natural.

Sin embargo, el método más utilizado para la estimación de mortalidades en especies de tiburones es el de Hoening (1983), el cual utiliza la edad máxima observada para predecir la mortalidad total, planteando una relación directa entre la mortalidad y la longevidad, considerando que las especies de vida larga tienen tasas de mortalidad menores que las de vida corta (Simpfendorfer *et al.*, 2004).

Por otro lado, Peterson y Wroblewski (1984) asumen que la mortalidad natural se debe principalmente a la depredación. Ellos derivaron la ecuación de la relación entre M y el peso seco de peces pelágicos, larvas de peces y quetognatos, indicando que los organismos con menor peso como neonatos y juveniles tienen mayor depredación que aquellos con mayor peso (adultos). Sin embargo, a pesar de que fue desarrollado para organismos de tallas pequeñas se

ha observado que da buenas estimaciones para elasmobranquios (Cortés, 1999, 2002; Beerkircher *et al.*, 2003; Guerrero-Maldonado, 2005).

Es común que M o F se manejen como valores constantes durante todas las edades, siendo que en los primeros años de pesca podrían tener una mortalidad considerablemente menor que la de los años siguientes. Además, también es necesario considerar que durante su primer año de vida tanto tiburones como rayas son más vulnerables a los depredadores, por lo que varios autores (Branstetter, 1990; Cailliet, 1992; Cortés y Parsons, 1996; Cortés, 1998; Guerrero-Maldonado, 2005), determinan duplicar la mortalidad natural durante el primer año de vida con el objetivo de compensar dicha mortalidad, asumiendo como constantes M y F los demás años de vida. Por lo que, el considerar un modelo como es el de Peterson y Wroblewski (1984), permite considerar una mortalidad natural variable por edad y no solo en el primer año de vida y de esta manera solo considerar como constante la mortalidad por pesca.

Sin embargo, aun con la mayor o menor incertidumbre que pueden presentar todos los modelos aplicados, todos los valores de mortalidad natural obtenidos para el pez guitarra fueron similares. En base a esto, se considero que el método de Peterson y Wroblewski (1984) es el que mejor se ajusta a *Rhinobatos productus*, porque plantea que la M dependiente del peso del organismo, indicando que los más pequeños presentan mayor depredación que aquellos que ya alcanzaron la talla adulta. Además de que presenta un buen ajuste en la curva de sobrevivencia. Guerrero-Maldonado (2005) plantea que este método es el que mejor se ajusta al tiburón azul. Este método también fue aplicado por Cortés (1999) y Beerkircher *et al.*, 2003, para *C. plumbeus* y *C. falciformis* respectivamente, dando un buen ajuste.

7.3.2. Fecundidad b_x

En demografía se debe considerar la 'edad de madurez' relevante como la edad de primera reproducción, que es la edad de primera madurez más el periodo de gestación (Mollet y Cailliet, 2002). En este trabajo la talla de primera madurez es igual a la talla de primera reproducción, ya que fue determinada cuando las hembras presentaban embriones en los oviductos, los cuales estaban listos para ser expulsados en esa temporada, es decir, se encontraban por concluir el desarrollo embrionario. Además, es importante agregar que las hembras listas para llevar a cabo la copula por primera vez no fueron consideradas para determinar la edad de primera reproducción, debido a que la época en la cual se da la copula es muy específica y por un periodo de tiempo corto (dos a tres semanas) y coincide con la migración tanto de hembras como de machos hacia aguas mas profundas.

El considerar la edad de primera madurez en lugar de la edad de primera reproducción, puede sobreestimar las tasas de crecimiento poblacional ya que se esta proporcionando un año mas a la reproducción en edades donde la cohorte todavía es numerosa; como en *Isurus oxyrinchus*, en donde Mollet *et al.*, (2000) dieron resultados muy elevados porque también consideraron a las hembras que estaban preñadas por primera vez y que debieron ser excluidas del análisis. Para solventar esto, algunos autores agregan el periodo de gestación a la edad de primera madurez como sucede con el tiburón azul (Guerrero-Maldonado, 2005), en el cual a la talla de primera madurez se le agrego el periodo de gestación, quedando la talla de primera reproducción en seis años en lugar de cinco.

Asimismo, en este tipo de estudios es importante considerar que en algunos elasmobranquios se observa un aumento en el número de embriones conforme se incrementa la talla materna, *R. productus* presenta esta relación, observando a las hembras de edades mas pequeñas con las camadas mas chicas (entre 4 y 8 embriones) y las de mayor edad con las mayores camadas (entre 16 y 18 embriones). Esto también fue observado en otros *Rhinobatos* como son *R. horkelii*

(Lessa *et al.*, 1986), *R. annulatus* (Rossouw, 1984) y *R. hynnicephalus* (Wenbin y Shuyuan, 1993). Sin embargo, de todas las especies del género, *R. productus* es la más fecunda. Esta relación también se observa en otros elasmobranquios como son *Sphyrna tiburo* (Márquez-Farias *et al.*, 1998), *Carcharhinus plumbeus* (Sminkey y Musick, 1996), *Rhizoprionodon taylori* (Simpfendorfer, 1999 b).

7.3.3. Tabla de vida

Los análisis demográficos o tablas de vida, se han utilizado en elasmobranquios a partir de las últimas décadas. Las tablas de vida utilizan los parámetros de vida, cuantificando el grado en el que las poblaciones son afectadas por los factores ambientales y bajo diferentes condiciones (Simpfendorfer, 2004). En los últimos años estos análisis demográficos se han utilizado ampliamente para evaluar las tasas de crecimiento poblacional con la finalidad de proponerlos en los planes de manejo. La información sobre las condiciones en las que se encuentran las poblaciones de elasmobranquios y como responden al incremento en la mortalidad como sería la pesca, depredación o enfermedad, así como las estimaciones de los parámetros de vida, puede ser crítica al momento de tomar dichas decisiones de manejo en aquellas especies en peligro o sometidas a pesca (Cailliet, 1992; Cortés y Parsons, 1996; Mollet y Cailliet, 2002; Simpfendorfer, 2004).

Las tablas de vida muestran una “fotografía” de las poblaciones en comparación con otros modelos más complejos, que pueden incorporar aspectos de la dinámica espacio-temporal de la población, con la desventaja de que requieren información más detallada que generalmente no está disponible para tiburones (Cortés, 1999). La simplicidad es el valor principal de las tablas de vida, que a su vez puede ser su desventaja. Las tablas de vida proporcionan buena información en relación a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional o la tasa de mortalidad por pesca en la cual la población empieza a declinar. Sin embargo, no provee información acerca de la abundancia poblacional o sobre la cuota de biomasa

extraíble. En este sentido, son necesarias las series de tiempo de captura y esfuerzo pesquero que reflejen cambios en las abundancias poblacionales (Simpfendorfer, 2004). Por otro lado, las tablas de vida tienen ventajas que pueden ser utilizadas a favor del manejo de las poblaciones de elasmobranquios, permitiendo la comparación con otros modelos y entre las tasas de crecimiento poblacional interespecíficas o intraespecíficas, además de la evaluación de varios escenarios con diferentes esquemas de pesca (Cortés, 2002; Simpfendorfer, 2004).

La demografía del pez guitarra, fue razonablemente bien representada por los parámetros de vida utilizados. La tabla de vida indica que con una mortalidad y fecundidad variables por edad, edad máxima de 16 años y la edad de primera reproducción a los 7 años, se determinó que la población se está incrementando alrededor de un 7.5% por año, con un tiempo generacional de 10.85 años y la tasa reproductiva de 2.144 por generación, indicando que es una población saludable y que va en incremento. Un comportamiento similar lo presenta *T. semifasciata* y *P. glauca* (Cailliet, 1992; Guerrero-Maldonado, 2005).

Para desarrollar las tablas de vida es necesario contar con una estructura de edades estable. Una población que es explotada podría estar lejos de una distribución de este tipo, por lo que los cálculos realizados con los datos de estas poblaciones podrían estar sesgados, debido a la explotación selectiva sobre los organismos más grandes y viejos, ocasionando que los modelos no sean confiables (Miller *et al.*, 2003). El pez guitarra ha sido explotado en el área de estudio por varios años, sin embargo, no se tienen registros específicos sobre las cantidades extraídas o la intensidad de pesca ya que en los registros de la Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca (SAGARPA) no distinguen por especie, solo quedan determinados con el nombre de guitarra, pudiendo encontrar la guitarra pinta (*Zapterix exasperata*), la raya eléctrica (*Narcine entemedor*) y el pez guitarra o guitarra común (*R. productus*), por lo tanto es difícil determinar de qué especie se trata.

Sin embargo, es posible suponer que el pez guitarra tiene una población con una estructura de edades estable ya que la longitud máxima encontrada para las hembras del pez guitarra fue de 141.5 cm LT en el área de estudio durante todo el periodo de muestreo que incluyó desde 1992 hasta 2005. En este tiempo se podría haber registrado algún cambio dentro de la composición de tallas, por otro lado en la literatura Talent (1985) y Timmons (1991), reportan organismos de 150 cm LT para la Bahía de Monterey, California, lo que permite suponer que la composición de tallas es sana. Asimismo, es razonable suponer que la distribución de edades era estable antes de la explotación, aunque no hay más información demográfica que pueda servir como base para estas comparaciones, como lo han hecho para otras especies como *T. semifasciata* y *Carcharhinus plumbeus* (Au y Smith, 1997; Cortés, 1999).

Los resultados obtenidos con las tablas de vida presentan una naturaleza estática que también debe ser considerada en las estimaciones de las tasas de crecimiento de una población ya que pueden ser subestimados. Esto se debe a que en las tablas de vida no se incluyen los efectos compensatorios (incremento en el crecimiento y en la tasa reproductiva, disminución de la mortalidad y edad de primera reproducción, etc.) especialmente a bajos niveles poblacionales (Simpfendorfer, 2004).

Las tablas de vida no incorporan elementos que simulen la compensación de los mecanismos denso-dependientes o migratorios (Cortés, 1998; 2002). En particular para *R. productus* no existe información relativa a estos mecanismos denso-dependientes y es muy poco lo que se conoce sobre su migración. Este es el caso de *C. plumbeus* y *P. glauca* (Cortés, 1999; Guerrero-Maldonado, 2005) y otros elasmobranchios de los cuales se conoce poco o no existen trabajos de compensación denso-dependiente (Cortés, 1998; Walker, 1998). Esta compensación podría estar asociada con un incremento en la sobrevivencia adulta, sin embargo, es poco probable que esto ocurra en las poblaciones de tiburones, debido a que su sobrevivencia generalmente es alta y constante (Cortés, 2002).

Por otro lado, Sminkey y Musick (1996) encontraron evidencia de pequeños cambios compensatorios denso-dependientes en la tasa de crecimiento de los juveniles de *C. plumbeus*, después de haber sido sometidos a una gran explotación; sin embargo, la edad de primera madurez se mantuvo igual que como estaba antes de la explotación, a pesar de que la edad de primera madurez puede ser uno de los mecanismos por medio de los cuales las poblaciones de tiburones pueden compensar la explotación (Cortés, 2002).

Otro posible mecanismo de regulación de la población son los cambios en las tasas de sobrevivencia de los neonatos o juveniles. Cortés y Parsons (1996), mencionan que al aumentar el número de crías de *Sphyrna tiburo* podría aumentar la probabilidad de sobrevivencia individual de los neonatos y podría actuar un mecanismo de regulación. Sin embargo, debido al tipo de reproducción vivípara lecitotrófica trofonemata que presenta *R. productus* y además tiene una relación del número de embriones dependiente de la talla materna, es muy poco probable que pudiera presentar un incremento en el número de crías por hembra. Esto mismo fue mencionado por Cortés (2002) para *P. glauca*, el cual presenta un tipo de reproducción vivípara placentaria limitando el espacio corporal.

Otra posible respuesta de la población a las altas tasas de explotación podría ser el cambio en la periodicidad reproductiva; sin embargo, estos cambios no se ha descrito en las poblaciones de tiburones (Cortés, 2002). En este caso, *R. productus* presenta una ciclo reproductivo muy específico, dependiente de la temperatura, no permitiendo así un cambio dentro de su periodicidad reproductiva que es anual. Este efecto también podría ser poco probable en otras rayas como son: *R. hynnicephalus*, *R. annulatus*, *R. hoirkelii* y *N. entemedor* (Wenbin y Shuyuan, 1993; Rossouw, 1984; Lessa *et al.*, 1986; Villavicencio-Garayzar, 2000), que presentan un ciclo reproductivo similar al del pez guitarra.

Por otro lado, la migración crea una incertidumbre al no tener conocimiento de como actúa como mecanismo compensatorio tanto en las poblaciones explotadas como en las no explotadas. No obstante, la migración debe ser estimada e integrada a estos análisis, sin embargo no se ha hecho en elasmobranquios (Cortés, 1995).

Es muy importante considerar que si en las tablas de vida se utilizan características demográficas incorrectas pueden aportar interpretaciones estadísticas equivocadas. Por lo que son muy útiles los análisis de sensibilidad, ya que pueden examinar un intervalo de valores potenciales al modificar los parámetros de entrada como son la fecundidad o la mortalidad (Cortés, 2002), y pueden ampliar el panorama de respuestas de una población.

7.3.4. Sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a los parámetros de entrada

Dentro de los análisis de sensibilidad realizados con las tablas de vida, uno de los puntos más importantes es la posibilidad de modificar los parámetros de entrada, con el fin de evaluar el efecto del cambio de un parámetro en el tiempo, al recalcular las tasas de crecimiento poblacional. Esto se debe a que cambia el valor de una sola característica demográfica en el tiempo y considera solo un número limitado de escenarios.

Para las pruebas de sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a la mortalidad natural se eligieron tres métodos, con el fin de explorar la incertidumbre de este parámetro. Otros autores también realizaron estas pruebas de sensibilidad en otros elasmobranquios como son *C. obscurus* y *P. glauca* (Simpfendorfer, 1999 a; Guerrero-Maldonado, 2005). En el pez guitarra se observa una variación del 8% en las tasas de crecimiento poblacional indicando que son muy sensibles a los cambios en la mortalidad natural, al igual que las especies antes mencionadas. Sin embargo, es importante considerar que los resultados pueden variar considerablemente

cuando se usan diferentes métodos para estudiar la mortalidad natural (Simpfendorfer, *et al.*, 2004; Beerkircher *et al.*, 2003).

Asimismo, la mayoría de los modelos consideran la M y F como constantes en todas las edades. Lo que significa que en uno o más años de vida podrían ser susceptibles a mayores o menores mortalidades naturales de lo que son consideradas por los modelos (Simpfendorfer, 2004). Por lo que es importante considerar un modelo que maneje M variable por edad, permitiendo que se incorpore la variabilidad a la sobrevivencia o duplicar M en el primer año de vida. Los resultados muestran que en las primeras tres simulaciones la diferencia entre las lambdas es de 4.5%, y en las siguientes tres en las cuales se ha duplicado la mortalidad en el primer año de vida la diferencia es de 5.1%, tomando en cuenta que en este ultimo se plantea una mayor mortalidad por depredación en el primer año de vida.

La diferencia en la tasa de crecimiento poblacional determinada mediante el modelo de Pauly (1980) es de 3.2% entre los valores constantes durante todas las edades y duplicando el primer año de vida, con el modelo de Hoenig (1983) la diferencia fue de 3% y el modelo de P y W (1984) la diferencia fue de 5%. Estas diferencias son importantes ya que corroboran la sensibilidad de este parámetro en las tablas de vida. Sin embargo, en el presente estudio se utilizó el modelo de P y W (1984), sin duplicar el primer año de vida, ya que considera una mortalidad natural variable por edad (Fig. 44), lo que indica que ya se esta considerando que en el primer año de vida se presenta una mayor mortalidad que en las demás edades. Esta sensibilidad a la mortalidad como parámetro de entrada se ha observado en otros trabajos como son los de Cortés (1998), Simpfendorfer (1999 a) y Guerrero-Maldonado (2005). Además, se ha observado que los neonatos de *S. tiburo*, tienen mayor depredación dependiendo del área en la que se encuentren, siendo mayor en la bahía de Florida que en la de Tampa; sin embargo, se considera que la edad cero es la que tiene una mayor depredación, por lo cual también fue duplicada la mortalidad en esta etapa de vida (Cortés y Parsons, 1996).

Estas diferencias en las tasas de crecimiento ocasionadas por la mortalidad natural se ven reflejadas en el número de hembras que llegan a la edad de primera reproducción, siendo menor cuando la mortalidad es mayor. En este caso el 16% de hembras llegan a la edad reproductiva con la tasa de mortalidad menor y solo un 6% llega cuando se tiene la mayor mortalidad natural. Esto mismo fue observado por Guerrero-Maldonado (2005) para *P. glauca*, en el cual presenta valores de 14% y 22.7% para mortalidades mayores y menores respectivamente.

En las tablas de vida es importante considerar la longevidad de los organismos como parámetro de entrada, ya que permite observar que tanto es afectada la población si la edad máxima se llegara a modificar. Este parámetro resultó no ser tan sensible como la mortalidad natural. Sin embargo, se observa una diferencia en la tasa de crecimiento poblacional del 5.5% entre el escenario con la Emax mas baja (11 años) y la más alta (21 años). En este sentido el crecimiento poblacional sería mucho menor (3%) si la edad máxima llegara a bajar hasta los 11 años y por el contrario, presentaría un crecimiento del 8.5% con la edad máxima de 21 años. La edad máxima propuesta en este trabajo es de 16 años, siendo solo un 1% menor a la Emax de 21 años.

Es posible que estas diferencias se deban a que es menor el número de años que le restan a la población reproductiva cuando la edad máxima es menor, por lo que la recuperación poblacional es más lenta y por lo tanto más susceptible a los cambios, lo contrario se presenta cuando se tienen Emax más grandes. En el caso de *P. glauca* (Guerrero-Maldonado, 2005), este parámetro fue el menos sensible para esta especie, permaneciendo muy similares las tasas de crecimiento poblacional.

La edad máxima reportada por otros autores, comparada con sus respectivas tasas de crecimiento indica que es muy variable la respuesta que tienen las poblaciones, lo que puede deberse a la información que se tenga de cada especie.

En el caso de *N. brevirostris* se tiene una Emax de 26 años y una λ de 1.02 (Hoening y Gruber, 1990), *C. obscurus* llega hasta 50 años y presenta una λ de 1.04 (Simpfendorfer 1999 a) y *R. terranova* solo llega a los 10 años y tiene una λ de 1.04 (Cortés, 1995), estas tres especies tienen un crecimiento poblacional muy cercano, a pesar de que la segunda le dobla la edad a la primera y la tercera solo llega a los 10 años. Por otro lado, especies como *P. glauca* con 15 años (Guerrero-Maldonado, 2005) y *S. tiburo* con 12 años (Cortés y Parsons, 1996), presentan una λ de 1.42 y 1.33 respectivamente, siendo especies no muy longevas y con tasas de crecimiento elevadas, siendo importante tomar en cuenta que ambas especies tienen fecundidades elevadas.

En este estudio, se tiene que el pez guitarra no es una especie muy longeva (16 años), sin embargo, la tasa de crecimiento poblacional que presenta es baja ($\lambda = 1.07$) al igual que la tasa reproductiva. Si la comparamos con especies como *P. glauca*, *R. taylori* y *S. tiburo* que tienen características similares de historia de vida, con longevidades relativamente cortas, crecimiento rápido y primera reproducción temprana (Cortés, 2002), lo que sitúa a estas especies entre los tiburones de alto potencial reproductivo, se puede observar que *R. productus* no se acerca mucho a las características de estas especies. Sin embargo, es más cercana a las características que muestran las especies de elasmobranquios con bajo potencial reproductivo, presentando un crecimiento poblacional bajo, son longevas, de madurez tardía y con tasas de mortalidad natural baja.

Por el contrario las tasas de crecimiento poblacional son menos sensibles a la edad de primera reproducción dando una diferencia del 3.3% entre las edades de primera reproducción 6 y 8 años, siendo la edad de primera reproducción reportada en este trabajo de 7 años. Esta edad de primera reproducción equivale al 43% de la edad máxima encontrada en el presente estudio. De los datos reportados en otros trabajos se encontró que para *C. obscurus* la Emax fue de 50 años y la de primera reproducción de 20 años, que equivalen al 40% (Simpfendorfer 1999 a), en *C. plumbeus* equivale al 50% (Sminkey y Musick, 1996), en *Pristis perotteti* y *P*

pectinata equivale al 33% y para *P. glauca* equivale de 35 a 37% (Cortés, 1999; Guerrero-Maldonado, 2005). En general, estas especies a pesar de que presentan crecimientos poblacionales distintos no sobrepasan el 50% de la edad máxima reportada, lo que permite suponer que este parámetro no afecta en gran medida la estimación del crecimiento poblacional, siempre y cuando este parámetro tenga una buena aproximación.

Cailliet (1992) menciona que no hay forma para evaluar que tan reales son las estimaciones de la tasa reproductiva, el tiempo generacional o la tasa intrínseca de crecimiento, además de que es muy difícil realizar comparaciones de los valores de R_0 , G y r debido a los diferentes enfoques y suposiciones. Sin embargo, resulta interesante y estos parámetros poblacionales son lo suficientemente sensibles que permiten ser comparados con otros parámetros de historia de vida ya publicados. En el presente estudio las comparaciones se realizan utilizando la tasa de crecimiento poblacional, que a pesar de que también es un parámetro de la tabla de vida, es muy sensible y permite las comparaciones con otras especies.

7.3.5. Escenarios con mortalidad por pesca

Con el fin de evaluar el efecto de la mortalidad por pesca en las tasas de crecimiento poblacional, se generaron 18 escenarios diferentes (12-29). Considerando la tabla de vida generada con la mortalidad variable por edad (Escenario 2) y utilizando las Z calculadas mediante los diferentes métodos, la población del pez guitarra del Océano Pacífico oriental puede soportar los niveles de explotación pesquera a los cuales esta siendo sometida.

Al igual que se considero en los parámetros de entrada para evaluar diferentes escenarios, los escenarios con mortalidad por pesca también fueron evaluados en diferentes situaciones simuladas. Las respuestas a la simulación cuando se incrementa en un 50% la mortalidad natural una vez iniciada la pesquería

indica que a pesar de que la población solo presenta un crecimiento del 1.1% al 2.2%, aun se mantiene sin llegar a niveles en los cuales no pueda recuperarse. No siendo así si la mortalidad natural, la cual se aumenta en 100%, en donde el último escenario (20) ya presenta un crecimiento negativo y los escenarios 18 y 19 presentan crecimientos muy bajos (0.7% y 0.6%). Estos escenarios fueron realizados con el fin de observar el comportamiento poblacional si se llegara a presentar algún cambio en M debido a diversos factores, ya sean ambientales o biológicos, manteniendo el mismo nivel de explotación pesquera.

La teoría predice que si la mortalidad es alta, los peces grandes serán más escasos y si la mortalidad por pesca es baja los peces grandes serán más abundantes (Gulland y Rosenberg, 1992). De igual manera, si se pescan organismos de edades muy chicas también puede tener consecuencias en cuanto al crecimiento poblacional, como es el reemplazo de los organismos más grandes y traer como consecuencia un crecimiento negativo de la población. Para evaluar esto se realizaron simulaciones bajando la edad de primera captura, observando las diferentes respuestas se tiene que la población aun puede seguir creciendo satisfactoriamente si la edad de reclutamiento baja un año, tal vez dos, pero si llega a bajar hasta los cinco años entonces la población ya no podría soportar los niveles de pesca bajando así sus niveles poblacionales, presentando un crecimiento negativo.

La talla de primera captura determinada en el presente estudio sucede a los ocho años, un año más que la edad de primera reproducción, lo que permite que el reclutamiento de nuevos organismos a la población no sea muy bajo. En el tiburón ángel del Pacífico coinciden tanto la talla de primera reproducción como la edad de captura lo que podría estar afectando en cierta forma su crecimiento poblacional (Cailliet *et al.*, 1992). El tiburón azul presenta capturas desde edades muy tempranas, lo que hace difícil la determinación de las tasas de mortalidad total, sobreestimándola, no permitiendo que gran parte de la población llegue a la edad de primera reproducción (Reyes-González, 2001, Guerrero-Maldonado, 2005).

Por otro lado, es importante considerar que las distribuciones por edad fueron determinadas a partir de conteos directos para determinar la edad y el crecimiento, además de tener una buena representación de todas las tallas, lo que permite que las tasas de mortalidad calculadas sean mas bajas, es decir, sin sobreestimar las capturas. Sin embargo, como todos los métodos para calcular la mortalidad por pesca, los tres utilizados en el presente trabajo tienen sus suposiciones, de las cuales algunas pudieron ser violadas.

Una de las suposiciones indica que no hay selectividad en el arte de pesca, considerando que todas las edades o tallas tienen la misma probabilidad de ser capturadas. Beerkircher *et al.* (2003), mencionan que los patrones de selectividad de los diferentes tipos de arte de pesca pueden afectar los resultados de la evaluación mediante modelos demográficos, en poblaciones explotadas que están siendo administradas.

En el caso de la guitarra, los patrones de selectividad están enfocados principalmente a las tallas más grandes y los organismos capturados cubren las edades o tallas máximas, sugiriendo que las hembras de menos de 100 cm LT son poco capturadas, por lo que el supuesto de que no hay selectividad en el arte de pesca es incorrecto. Beerkircher *et al.* (2003), encontraron que el supuesto de “selectividad nula del arte de pesca” utilizado en las curvas de captura, era posiblemente violado en la pesquería de *C. falciformis*, debido a que no eran capturados organismos de tallas grandes, al igual que en *P. glauca* para el Pacífico mexicano (Guerrero-Maldonado, 2005).

Tomando en cuenta que la estimación de Z mediante las curvas de captura se basan en la pendiente de la regresión, hace necesaria una buena representación de las ultimas edades en la captura para que no se sobreestime el valor de mortalidad. En el caso del pez guitarra, si se tiene la representación de

estas últimas edades, por lo que se puede suponer que se tiene una buena estimación de Z.

Por otro lado, el modelo de B y H (1956) para las estimaciones de Z para tallas o edades también considera que las artes de pesca no presentan selectividad. Por lo que podemos considerar que para el pez guitarra se tiene una buena estimación de Z, ya que las últimas edades o tallas están bien representadas.

Beerkircher *et al.* (2003), mencionan que para poder determinar los patrones de selectividad en *C. falciformis*, requieren del conocimiento de la distribución por edades; característica poblacional que solo puede ser determinada con métodos de muestreo que no sean selectivos por talla o por lo menos que el arte de pesca utilizado para la toma de los datos sea menos selectivo. El determinar estos patrones migratorios es muy importante cuando se pretende recopilar información adecuada para el manejo de las pesquerías, información que debe ser recopilada por especie.

Para el pez guitarra la información que se tiene sobre la composición de tallas es importante, ya que esta dando información de manera indirecta sobre la selectividad del arte de pesca, indicando que la captura se realiza principalmente sobre los organismos más grandes y en su mayoría después de la talla de primera reproducción, además se cuenta con la representación de todas las tallas a partir de los neonatos, lo que ayudaría a la elaboración de un plan de manejo pesquero de la especie. Esto mismo sucede con el tiburón ángel del Pacífico, en donde la mayoría de los tiburones capturados eran mayores a 100 cm LT y por lo tanto maduros, siendo muy pocos los tiburones capturados por debajo de esta talla, indicando ya sea que la población crece rápidamente a través de estas tallas, lo que contradice lo encontrado con von Bertalanffy o que estas clases de edad viven en otro lugar (Cailliet *et al.*, 1992).

Por otro lado, los tres métodos están basados en el supuesto de una mortalidad constante a través de las edades o tallas. Es importante considerar que no todas las edades tienen el mismo régimen de explotación, por lo que para reducir el error asociado a este supuesto, se tomó la determinación de someter a la mortalidad por pesca únicamente a las edades explotadas. Esto mismo se determinó en los análisis demográficos realizados para el tiburón ángel del Pacífico, en el cual una vez que empieza a operar la pesquería, se asume que M y F son constantes, además para este tiburón la talla de primera reproducción y la F inician a la misma edad y talla, lo que en un futuro podría dar un cambio en las regulaciones en donde se limite la talla a la cual se da la primera captura de estos tiburones, asegurando que por lo menos presentaran una reproducción adecuada para reemplazarlos (Cailliet *et al.*, 1992).

La migración es otro componente importante que se debe considerar cuando los organismos no son capturados por los artes de pesca. Los elasmobranquios tienden a tener patrones migratorios muy complejos, incluyendo esquemas de segregación por tallas y sexos (Pratt, 1979; Nakano 1994). Por lo que este componente migratorio es una fuente de error tanto para la estimación de las tasas de mortalidad, como para los análisis de tablas de vida. El pez guitarra es una especie que realiza migraciones anuales, llegando a las áreas protegidas para realizar una parte de su ciclo reproductivo y se va después de haber efectuado la cópula (Villavicencio-Garayzar, 1993 c; Downton-Hoffmann, 1996; 2001). Asimismo, también presenta segregación por sexos, ya que a las áreas protegidas llegan primero las hembras maduras y algunos juveniles inmaduros y posteriormente, dos meses después llegan los machos maduros para concluir con el ciclo reproductivo (Villavicencio-Garayzar, 1993 c; Downton-Hoffmann, 1996; 2001). Este mismo comportamiento se puede observar en otras especies como son *Rhizoprionodon taylori*, *R. horkelii*, *R. hynnicephalus*, *Narcine entemedor* y *Z. exasperata* (Simpfendorfer, 1992; Lessa *et al.*, 1986; Wenbin y Shuyuan, 1993; Villavicencio-Garayzar, 1993 a; 1995).

7.3.6. Estimación de F crítica (F_{crit})

En un principio las tablas de vida incluían comúnmente los valores de sobrevivencia a edades específicas basados únicamente en la mortalidad natural. A pesar de esto, es sencillo incluir los valores de mortalidad por pesca, tomando como base la sobrevivencia tomada a partir de la mortalidad total. En varios estudios realizados en poblaciones de tiburones, han utilizado esta herramienta para determinar si las tasas de mortalidades actuales o pasadas eran sustentables, así como para ver a que nivel de pesca se encuentran y en que momento la población empieza a declinar ($r = 0$) (Simpfendorfer, 1999 b; 1999 a). Sin embargo, es solo el primer paso, ya que es importante transformar el valor de la mortalidad por pesca a niveles de captura, para lo cual es necesario contar con información sobre las capturas y la abundancia (Simpfendorfer, 2004).

A pesar de esto, las tablas de vida son uno de los aspectos más importantes dentro de la modelación demográfica, ya que da la posibilidad de examinar la respuesta de las poblaciones a diferentes niveles de mortalidad por pesca, variando los parámetros de entrada y dando como respuesta información necesaria para la regulación de las poblaciones que están siendo explotadas (Au y Smith, 1997; Cortés, 1998; Smith *et al.*, 1998; Simpfendorfer, 1999 b; Beerkircher *et al.*, 2003).

Uno de los resultados que resulta ser útil para la determinación del potencial pesquero de las especies es la F crítica, principalmente en poblaciones que están siendo explotadas de forma intensa. El pez guitarra puede soportar niveles de explotación moderados en comparación con otros elasmobranquios, por lo que es importante determinar los niveles adecuados de F crítica para cada edad, permitiendo así un buen nivel de recuperación en la población.

Los resultados de la F crítica en el pez guitarra son bajos para las edades tempranas, aumentando un poco entre las edades cuatro y seis, llegando en las

edades siete y ocho hasta 0.29 y 0.49. Estos valores se encuentran cercanos a los reportados por Cailliet (1992), en donde *Triakis semifasciata* tiene una F crítica de 0.084 si se pesca a los cuatro años. Sminkey y Musick (1996) encontraron que el valor de F crítica de *C. plumbeus* sería igual a 0.25 si se pescara a partir de los 178 cm. Cortés (1998), demostró mediante las tablas de vida que *Negaprion brevirostris*, *Carcharhinus plumbeus* y *C. obscurus* no pueden tolerar mortalidades por pesca tan altas como las propuestas en el plan de manejo federal de tiburones costeros (0.25) en Estados Unidos. Simpfendorfer (1999 b), encontró que *R. taylori*, presenta una F crítica de 0.27 si fuese pescado a la edad de un año y Guerrero-Maldonado (2005) muestra que el tiburón azul tiene una F crítica de 0.22 a 0.96 si la edad de primera captura fuese cero y cinco años respectivamente. Es importante resaltar que las F críticas reportadas por estos dos últimos autores son de las mas altas.

A pesar de que el pez guitarra es una especie con una longevidad relativamente corta, el crecimiento medianamente rápido y la primera reproducción moderadamente temprana y presenta una fecundidad baja, lo que la hace susceptible a los niveles altos de explotación, a diferencia de otras especies como son el tiburón azul y el tiburón martillo que pueden soportar niveles de explotación mucho más altos (Guerrero-Maldonado, 2005).

La simulación con las F críticas demuestra que si la edad de primera captura comienza en las primeras edades, es decir de cero a cuatro años, la población no podría mantener los niveles de explotación ya que serian muy bajos, los niveles de explotación se incrementarían si se iniciara la pesca en edades más avanzadas incluso desde los cinco años, sin embargo no serian los indicados. Considerando estas simulaciones, el mejor nivel de pesca seria a partir de los ocho años, la cual coincide con la edad de reclutamiento de la especie determinada en el presente estudio. Si la explotación se efectuara a edades más grandes, se permitiría el nacimiento de más hembras, con lo que se tendría a la población en crecimiento.

Es importante considerar que los valores de F crítica no se deben utilizar como valores absolutos de explotación. Estos valores se deben utilizar como índices comparativos de pesca, ya que de otra forma se arriesga a la población a quedar en niveles de pesca que se encuentran cerca de los valores en los que la población empieza a decrecer. Asimismo, estos valores son únicamente aproximaciones a los valores verdaderos, ya que los resultados de F crítica están en función de los parámetros de entrada y pueden variar debido a la incertidumbre asociada a la mortalidad natural, la fecundidad por edad y la E_{max} , de los cuales se obtuvieron las tasas de crecimiento poblacional.

8. DISCUSIÓN GENERAL

Los elasmobranquios son un recurso pesquero susceptible de ser sobreexplotado debido a las características biológicas de las especies de tener una madurez lenta y un bajo número de embriones, por lo cual el conocimiento biológico de las especies permitirá aportar elementos para el manejo de pesquerías o su conservación. El pez guitarra *Rhinobatos productus*, es una especie que se explota comercialmente en la costa occidental del Océano Pacífico desde Bahía de Monterey, California, hasta Baja California Sur, incluyendo el Golfo de California. Su carne es comercializada como tiburón, lo que ha incrementado su demanda y lo hace susceptible a la sobreexplotación, por lo cual es importante aportar conocimiento de la biología y aspectos demográficos de esta especie, para recomendar la regulación adecuada de explotación.

Los elasmobranquios tienden a utilizar las bahías y lagunas costeras para su reproducción ya que son lugares protegidos con una alta productividad (Talent, 1985; Beltrán *et al.*, 1986; Lessa *et al.*, 1986). El pez guitarra es encontrado principalmente en dos lagunas costeras: Bahía Magdalena y Laguna San Ignacio. Bahía Magdalena se encuentra influenciada por surgencias prácticamente todo el año (Bakun, 1973), proporcionando así suficientes fuentes de alimento para los organismos que habitan en éstas zonas; mientras que en Laguna San Ignacio se presenta un sistema de enriquecimiento por corrientes de mareas durante todo el año.

El carácter migratorio del pez guitarra dificulta determinar con precisión los periodos de gestación; sin embargo, fue posible determinar el ciclo reproductivo de esta especie, la cual presenta dos fases: el desarrollo embrionario activo (mayo-agosto), y la diapausa o aletargamiento del desarrollo embrionario (agosto-abril). En este último período sucede la emigración hacia aguas profundas y regresa a las bahías hasta el siguiente año, como sucede con *R. annulatus* y *R. horkelli* (Rossouw, 1984; Lessa *et al.*, 1986) en Sudáfrica y Brasil respectivamente.

Durante el tiempo que *R. productus* se encuentra en aguas profundas, dejan de ser accesibles para la pesquería y por lo tanto los organismos capturados en esta temporada son considerados como pesca incidental.

Este comportamiento limita la posibilidad de obtener muestras durante todo el año, sin embargo fue posible determinar con respecto al crecimiento, que durante agosto-abril se forma la banda hialina, coincidiendo con Cailliet *et al.* (1983) y Branstetter y McEachran (1986), los cuales mencionan que en la mayoría de los elasmobranquios, las bandas hialinas corresponden al crecimiento de invierno. Por otro lado, al cotejar los resultados obtenidos del ancho del margen hialino con la temperatura superficial del mar, se observa un comportamiento en el cual la banda hialina se forma cuando se presentan las temperaturas superficiales del mar más bajas.

La temperatura superficial del mar más baja registrada en ambas zonas de estudio se presenta en abril y mayo (12 a 14 °C). El desarrollo embrionario de *R. productus* es dependiente de la temperatura. Cuando es más baja, los embriones salen de la diapausa, iniciando un desarrollo embrionario activo, el cual dura tres meses a partir de finales de abril o principios de mayo hasta los últimos días de julio. Las crías nacen a finales de julio o al inicio de agosto. El nacimiento sucede previo al cambio a una mayor temperatura (27 a 29 °C) durante agosto-septiembre.

Cuando la temperatura es elevada, propicia que las crías presenten un crecimiento exponencial en los primeros meses de vida (Simpfendorfer, 1992), lo que les permite aumentar casi el doble de tamaño en poco tiempo, con lo cual pueden reducir el riesgo a la depredación, ya que en este periodo la mayoría de las especies presenta una alta mortalidad por depredación (Branstetter, 1990; 1993).

Asimismo, de manera simultánea al desarrollo embrionario, también se realiza el desarrollo de los ovocitos. Al momento de parir el pez guitarra, ya tiene ovocitos para ser ovulados y quedan en el ovario únicamente aquellos de diámetro más pequeños que son los que serán ovulados hasta el siguiente año. Durante todo el ciclo reproductivo, es posible encontrar hembras con embriones o huevos en los oviductos y sólo presenta un periodo corto (15 días), en el cual los oviductos están vacíos y sucede a finales de julio y principios de agosto cuando la temperatura superficial del mar es más alta, como sucede con *R. annulatus* y *R. horkelli* (Rossouw, 1984; Lessa *et al.*, 1986). Asimismo durante este periodo sucede la formación del margen opaco (julio-agosto) en las vértebras, el cual continua su formación hasta noviembre-diciembre. Esta periodicidad refuerza la información sobre la formación anual de las bandas de crecimiento. Esta relación asociada a la temperatura del agua también ha sido utilizada para las rayas *R. horkelii*, *R. annulatus* y *Rhinoptera bonasus*, (Lessa, 1982; Rossouw, 1984; Smith y Merriner, 1987).

Durante el tiempo que permanece el pez guitarra en las áreas protegidas de las bahías, sucede el crecimiento embrionario, el cual a pesar de ser lecitotrófico, también es trofonemata, lo que implica que tiene que producir leche intrauterina para complementar el desarrollo de las crías. De manera simultánea se presenta el desarrollo de los ovocitos, en donde el vitelo se está incorporando a los ovocitos que van a ser ovulados cuando suceda la expulsión de las crías. Una vez que se concluye el desarrollo embrionario, a finales de julio y principios de agosto suceden varios eventos: nacen las crías y posteriormente se realiza la copula, luego se presenta la ovulación y los embriones entran en diapausa embrionaria por ocho meses y medio aproximadamente, durante este periodo a mediados de agosto ambos sexos salen de las áreas reproductivas hacia aguas más profundas, para regresar hasta mayo del año siguiente. De manera simultánea a esta serie de eventos que suceden durante julio y agosto, también se presenta la formación del margen opaco, el cual corresponde al crecimiento de verano en la mayoría de

los elasmobranquios (Cailliet *et al.*, 1983; Branstetter y McEachran, 1986), y la formación del margen finaliza hasta noviembre.

En los elasmobranquios existe una tendencia a segregarse cuando alcanzan la madurez sexual, excepto en la época reproductiva (Wourms, 1977). Esta segregación por sexos se observó en los adultos de *R. productus* en California (Herald y Dempster, 1952; Herald, 1952; y Herald *et al.*, 1960) y en Bahía Almejas (Villavicencio-Garayzar, 1993 c), en donde las hembras de esta especie llegan primero a las áreas reproductivas a finales de abril, posteriormente llegan los machos durante los primeros días de julio, siendo mayor la proporción de machos en agosto. Los adultos de ambos sexos salen de estas zonas después de haber realizado la copula (finales de julio, principios de agosto); mientras que los neonatos del pez guitarra permanecen en el área hasta el siguiente año.

Para realizar los eventos anteriores durante el tiempo que permanecen en las áreas protegidas, el pez guitarra efectúa un gasto energético elevado, el cual es compensado con su alimento y las estrategias de alimentación que presenta. Esta raya se alimenta de los crustáceos más abundantes en las áreas donde habita, de manera que la búsqueda de alimento no represente un gasto importante de energía, presentando un comportamiento alimenticio de tipo emboscada. Las calorías que aportan los crustáceos no son muy elevadas si se compara con el aporte energético de un pez; sin embargo, al consumirlos en gran cantidad aportan energía suficiente para solventar sus requerimientos energéticos. Abitia-Cárdenas *et al.* (1997), Galván (1989) han reportado el alto consumo de crustáceos (*Pleuroncodes planipes*) por depredadores pelágicos en la costa occidental de Baja California Sur.

En general, el pez guitarra se alimenta de estomatópodos, camarones y jaibas cuando se encuentra en las áreas reproductivas. Siendo las especies más importantes en Bahía Almejas: *Farfantepenaeus californiensis*, *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus*; mientras que en Laguna San Ignacio las especies de

mayor importancia son: *Hemisquilla californiensis*, *Portunus xantusii* y *Pleuroncodes planipes*. Esta última especie es abundante fuera de las zonas reproductivas.

Es evidente la segregación por sexos que se presenta en esta especie; sin embargo no se registraron diferencias en el tipo de presas entre sexos, ni entre organismos maduros e inmaduros, lo que permite suponer que esta especie se esta alimentando de los crustáceos más abundantes en la zona. Cuando el pez guitarra se encuentra fuera de las áreas protegidas como es Laguna San Ignacio, el crustáceo más abundante fuera de la laguna es la langostilla (*Pleuroncodes planipes*).

En Laguna San Ignacio se observó una variación mensual en cuanto al alimento, siendo principalmente langostilla cuando se encuentran fuera de las áreas protegidas y estomatópodos cuando se encuentran dentro de la laguna. La langostilla presenta un ciclo migratorio opuesto al de *R. productus*, presentando su mayor abundancia en la temporada fría durante la cual realiza su reproducción y es accesible incluso en zonas poco profundas (Aurióles-Gamboa, 1995), durante este tiempo es cuando el pez guitarra se encuentra fuera de las áreas reproductivas y se alimenta principalmente de este organismo. En la temporada cálida, la langostilla migra a zonas profundas; mientras que el pez guitarra se desplaza hacia zonas someras y protegidas para realizar la reproducción. Cuando el pez guitarra se encuentra dentro de la laguna efectuando el desarrollo embrionario y concluyendo con el ciclo reproductivo, su alimento principal es *H. californiensis*, siendo el crustáceo mas abundante dentro de la laguna, además de jaibas y camarones. Es probable que en Bahía Almejas suceda algo similar, ya que también la langostilla es muy abundante frente al complejo lagunar de Bahía Magdalena; sin embargo, no se obtuvieron muestras de estómagos de la parte externa del complejo lagunar de Bahía Magdalena.

Se registraron diferencias en tamaño de las hembras, las cuales fueron 20% más grandes que los machos, estas diferencias entre sexos también se observaron en la estructura de tallas (machos hasta 112 cm y hembras 142 cm LT) y edades (11 y 16 años respectivamente), así como en la relación peso y longitud y el análisis del crecimiento individual de *R. productus*. Sin embargo, a pesar de las diferencias entre sexos, en Laguna San Ignacio se observó un traslapo de dieta entre hembras y machos, en donde ambos sexos se alimentan de los mismos organismos. Este mismo traslapo de dieta se observa tanto en machos maduros e inmaduros como en hembras maduras e inmaduras, indicando que están comiendo las mismas presas.

Para realizar los análisis demográficos o tablas de vida, se utilizaron los parámetros de vida, cuantificando el porcentaje en el cual las poblaciones son afectadas por los factores ambientales y bajo diferentes condiciones (Caswell, 1996). Dentro de los parámetros de vida utilizados para realizar la construcción de las tablas de vida del pez guitarra, se consideraron los parámetros obtenidos a partir de la edad y el crecimiento de L_{∞} y K , a partir de la curva de crecimiento de von Bertalanffy, en la cual se observa que la distribución de frecuencia de tallas por grupo de edad para hembras y machos, presenta una secuencia lógica, donde los individuos del grupo modal de mayor talla, presentan un mayor número de bandas de crecimiento. Asimismo fue notoria la diferencia del crecimiento entre machos y hembras al ajustarlos al modelo, ya que los machos alcanzan una talla asintótica alrededor de 100 cm LT, con una k de 0.24; mientras que en las hembras alcanza la talla asintótica a los 137 cm y un valor de k de 0.16.

También se incorporó a las tablas de vida la edad, determinada a partir de las bandas de crecimiento (16 años) y la sobrevivencia, la cual fue determinada con la mortalidad natural variable por edad obtenida mediante la ecuación de Peterson y Wroblewski (1984).

De la información obtenida de la biología reproductiva se considero la talla de primera madurez en hembras, la cual fue de 100 cm LT, que es alcanzada a los 7 años de edad, así como la proporción sexual de un macho por cada hembra y la fecundidad, la cual es variable según la edad. En *R. productus* se observa un aumento en el número de embriones conforme se incrementa la talla materna, en donde las hembras de mayor edad tienen mayores camadas (entre 16 y 18 embriones). En las tablas de vida solo se utilizan las hembras, debido al supuesto donde las tasas reproductivas son determinadas solo por las hembras.

Fue importante considerar en el presente estudio que la talla de primera madurez es igual a la talla de primera reproducción. Se determinó cuando las hembras presentaban embriones en los oviductos, los cuales estaban listos para ser expulsados en esa temporada. Además, es importante comentar que las hembras listas para realizar la copula por primera vez no fueron consideradas para determinar la edad de primera reproducción, debido a que la época en la cual sucede la copula es muy específica y por un periodo de tiempo corto (dos a tres semanas) y coincide con la migración tanto de hembras como de machos hacia aguas más profundas.

En general, los modelos indirectos para determinar la mortalidad natural se basan en la relación entre los parámetros de vida, como son la edad y el crecimiento; por lo que, al utilizar estos métodos como datos de entrada para los modelos, es prudente construir escenarios múltiples que utilicen el mayor número posible de estimaciones indirectas de mortalidad, lo cual permite una mayor comprensión de la incertidumbre asociada a estas estimaciones (Simpfendorfer *et al.*, 2004). Considerando la mayor o menor incertidumbre que pueden presentar todos los modelos aplicados, todos los valores de mortalidad natural obtenidos para el pez guitarra fueron similares. Con base en esta información, se considero que el método de Peterson y Wroblewski (1984), es el que mejor se ajusta a *Rhinobatos productus*, porque plantea la M dependiente del peso del organismo, indican que los peces guitarra más pequeños presentan una mayor depredación que aquellos que ya alcanzaron la talla adulta.

Durante el primer año de vida tanto tiburones como rayas son más vulnerables a los depredadores, por lo que varios autores (Branstetter, 1990; Cailliet, 1992; Cortés y Parsons, 1996; Cortés, 1998; Guerrero-Maldonado, 2005), duplican la mortalidad natural durante el primer año de vida con el objetivo de compensar dicha mortalidad, al realizar los análisis de demografía, asumiendo como constantes M y F los demás años de vida. Asimismo, en este estudio se decidió utilizar el modelo de Peterson y Wroblewski (1984), que permite considerar una mortalidad natural variable por edad y no solo en el primer año de vida y de esta manera solo considerar como constante la mortalidad por pesca.

Asimismo, las tablas de vida proporcionan una buena información en relación a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional o la tasa de mortalidad por pesca en la cual la población empieza a declinar. Sin embargo, no provee información acerca de la abundancia poblacional o sobre la cuota de biomasa extraíble. En este sentido, son necesarias las series de tiempo de captura y esfuerzo pesquero que reflejen cambios en las abundancias poblacionales (Simpfendorfer, 2004). Por otro lado, las tablas de vida tienen la ventaja que pueden ser utilizadas a favor del manejo de las poblaciones de elasmobranchios, permitiendo la comparación con otros modelos y entre las tasas de crecimiento poblacional interespecíficas o intraespecíficas, además de la evaluación de varios escenarios con diferentes esquemas de pesca (Cortés, 2002; Simpfendorfer, 2004).

La demografía del pez guitarra, estuvo bien representada por los parámetros de vida utilizados. La tabla de vida indicó que con una mortalidad y fecundidad variables por edad (edad máxima de 16 años y edad de primera reproducción a los 7 años), se determina que la población se está incrementando alrededor de un 7.5% por año, con un tiempo generacional de 10.85 años y la tasa reproductiva de 2.144 por generación, indicando que es una población saludable y que va en incremento, siendo susceptible de continuar pescado a esta especie con el mismo esfuerzo de pesca aplicado.

9. CONCLUSIONES

Rhinobatos productus en la costa occidental de Baja California sur es una especie migratoria, por lo que es capturada únicamente una parte del año, siendo los meses de mayo, junio y julio los de mayor abundancia, el resto del año es capturada solo de forma incidental, por lo que el pez guitarra presenta un ciclo reproductivo anual estacional.

La composición de tallas en hembras fue de 37 a 142 cm LT y en machos de 37 a 106 cm LT. La madurez sexual es alcanzada en machos a los 80 cm y en hembras a los 100 cm LT. Asimismo, alcanzan la talla de primera madurez una vez que han cubierto el 71.4 y 70.4% de la longitud total máxima observada para machos y hembras respectivamente. Las hembras son 20% más grandes que los machos.

La proporción de sexos fue dominada por las hembras durante todo el periodo de muestreo. Sin embargo, la proporción embrionaria fue de 1.065:1 hembras por macho.

Los embriones son observados en el oviducto únicamente en 3 meses del año. El crecimiento embrionario se inicia en mayo, después de haber salido de la diapausa y termina en julio o los primeros días de agosto, meses en los cuales se observan embriones de tallas grandes. La talla de nacimiento del pez guitarra es entre 20 y 24 cm LT.

La fecundidad de *R. productus* varió entre 4 y 18 embriones, siendo más común encontrar hembras con 8 o 10. Esta especie presenta una relación directa entre el número de embriones y la talla materna.

El desarrollo ovárico es estacional, presentándose simultáneamente al crecimiento embrionario.

En Bahía Almejas la guitarra se alimenta principalmente de *Farfantepenaeus californiensis*, *Callinectes bellicosus* y *Callinectes arcuatus*. Mientras que en Laguna San Ignacio se alimenta principalmente de *Hemisquilla californiensis*, *Pleuroncodes planipes* y *Farfantepenaeus californiensis*.

En Laguna San Ignacio no se registraron diferencias en la alimentación entre sexos, ni entre organismos maduros e inmaduros.

Existe una variación mensual del alimento en Laguna San Ignacio, además de una sobreposición de nichos entre hembras y machos.

En *R. productus*, existe una relación lineal entre el diámetro de la vértebra y la longitud total del pez.

La relación peso-longitud total es isométrica, observándose diferencias entre hembras y machos.

Los grupos de edad en hembras abarcan de 0 a 16, mientras que en los machos van de 0 a 11 bandas de crecimiento.

Se encontraron indicios de que la formación de las bandas de crecimiento es anual, presentando una relación estrecha con la temperatura, formando la banda hialina entre febrero y junio, cuando se presenta la temperatura mas baja.

Existe una secuencia lógica en el crecimiento de esta especie, donde los individuos más grandes presentan un mayor número de bandas, además de que existe una diferencia notable entre el crecimiento de hembras y machos.

El ajuste a los todos los modelos de crecimiento de Gompertz, Logístico y von Bertalanffy utilizados fue adecuado, aunque este último modelo se consideró más apropiado.

Esta especie presento un buen ajuste al parámetro de mortalidad obtenido mediante métodos indirectos, siendo el de mejor ajuste para esta especie el modelo de Peterson y Wroblewski (1984).

La tasa anual de crecimiento poblacional (λ), fue de 1.075 con base en los parámetros la especie generados para la costa occidental de Baja California Sur.

En el pez guitarra se observa una variación del 8% en las tasas de crecimiento poblacional indicando que son muy sensibles a los cambios en la mortalidad natural.

En relación a la edad máxima (E_{max}) no fue tan sensible como a la mortalidad natural, observando una diferencia en la tasa de crecimiento poblacional del 5.5% entre el escenario con la E_{max} mas baja (11 años) y la más alta (21 años).

Por el contrario las tasas de crecimiento poblacional son menos sensibles a la edad de primera reproducción dando una diferencia del 3.3% entre las edades de primera reproducción 6 y 8 años, siendo la edad de primera reproducción reportada en este trabajo de 7 años.

Considerando la tabla de vida generada con la mortalidad variable por edad (Escenario 2) y utilizando las Z calculadas mediante los diferentes métodos, la población del pez guitarra del Océano Pacífico oriental puede soportar los niveles de explotación pesquera a los cuales esta siendo sometida.

Los análisis realizados muestran que si el pez guitarra se pesca a partir de la edad de ocho años la población podría soportar niveles actuales de explotación, no siendo así si se llegara a pescar a edades menores a ésta.

La talla de primera captura determinada en el presente estudio sucede a los ocho años, un año más que la edad de primera reproducción, lo que permite que el reclutamiento de nuevos organismos a la población no sea muy bajo.

Los resultados de la F crítica en el pez guitarra son bajos para las edades tempranas, aumentando un poco entre las edades cuatro y seis, llegando en las edades siete y ocho hasta 0.29 y 0.49.

10. LITERATURA CITADA

- Abitia, C. L. A., Galván, M. F. y Rodríguez, R. J. 1997. Food habits and energy values of prey of striped marlin, *Tetrapturus audax* off the coast of Mexico. Fish. Bull. 95(2): 360-368.
- Allen, G. R. y D. R. Robertson. 1994. Peces del Pacífico Oriental Tropical. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Agrupación Sierra Madre y CEMEX. México. 327 pp.
- Alvarado-Castillo, R. M. 1993. Edad y crecimiento de *Istiophorus platypterus* (Shaw y Nodder, 1791) (Pisces: Istiophoridae) al sur del Golfo de California. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B. C. S., México. 57 pp.
- Álvarez-Borrego, S., A. Galindo y A. Chee. 1976. Características hidroquímicas en Bahía Magdalena, B. C. S. Ciencias Marinas. 2(2):94-110.
- Andrews, A. H., E. A. Laman, T. Bennett, E. Jones y G. M. Cailliet. 2005. Age and Growth of Spotted Sand Bass, *Paralabrax maculatofasciatus*, in Bahia de Los Angeles, Baja California, Mexico, with Age Validation using Otolith Edge Analysis. Bull. Southern California Acad. Sci. 104(1):14-25.
- Arcos-Huitrón, N. E. y J. R. Torres-Villegas. 1990. Ciclo reproductivo de la macarela del Pacífico *Scomber japonicus* Houttuyn (Pisces: Scombridae) en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Inv. Mar. CICIMAR. 5(1):37-45.
- Au, D. W. y S. E. Smith. 1997. A demographic method with population density compensation for estimating productivity and yield per recruit of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 415-420.
- Aurioles-Gamboa, D. 1995. Migración batimétrica de la langostilla bentónica en la plataforma continental del Pacífico de Baja California. pp. 79-92. En: La Langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento. Aurioles-Gamboa, D. y E. F. Balart (eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, México.
- Bagenal, T. B. y F. W. Tesch. 1978. Methods for assessment of fish production in freshwaters. Third edition. Blackwell Scientific Publications. 365 pp.
- Bakun, A. 1973. Costal upwelling indices, west coast of North America, 1976-71. NOAA Tech. Rep., NMFS SSRF-671. 103 pp.
- Bakun, A. y C. S. Nelson. 1976. Climatology of upwelling related processes of Baja California. CalCOFI Rep. 19: 107-127

- Bebee, W. y J. Tee-Van. 1941. Eastern Pacific Exploitation of the New York Zoological Society. XXVIII. Fishes from the tropical eastern Pacific. From Cedros Island, Lower California, South to the Galapagos. Part 3, Rays, Mantas and Chimaeras. Zoological, N.Y. 26(2):245-282.
- Beerkircher, L., M. Shivji y E. Cortés. 2003. A Monte Carlo demographic analysis of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*): implications of gear selectivity. Fish. Bull. 101: 168-174.
- Beltrán-Félix, J. L., M. G. Hammann, A. Chagoya G. y S. Alvarez. 1986. Ictiofauna del Estero de Punta Banda, Ensenada, Baja California, México, antes de una operación de dragado. Ciencias Marinas, 12(1):79-92.
- Bertalanffy, V. L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquires on growth laws, II). Hum. Biol. 10:181-213.
- Bizzarro, J.J., Robinson, H.J., Rinewalt, C.S., y Ebert, D.A. (En prensa). Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California. Environ. Biol. Fishes.
- Branstetter, S. 1987. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus* and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the northwestern Gulf of Mexico. Copeia 4:964-974.
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. 17-28. In: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematic, and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS 90.
- Branstetter, S. 1993. Conservation of Elasmobranchs. NOAA Tech. Rep. NMFS 115. 99 pp.
- Branstetter, S. y J. D. McEachran. 1986. Age and growth of four carcharhinid sharks common to the Gulf of Mexico: a summary paper, pp. 361-371. In: Indo-Pacific fish biology: Proceedings of the 2nd International Conference on Indo-Pacific Fishes. T. Uyeno, R. Aria, T. Taniuchi and K Matsura (eds.). Ichthyological Society of Japan, Tokyo, Japan.
- Briggs, J. C. 1974. Marine Zoogeography. Mc Graw-Hill. New York. 475 pp.
- Brusca, R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. (2nd. Ed.). University of Arizona Press, Tucson, Arizona. USA. 513 pp.
- Cailliet, M.G. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an update review. 157-165. In: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematic, and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS 90.

- Cailliet, G. M. 1992. Demography of the Central California population of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43: 183-193.
- Cailliet, G. M., L. K. Martin, J. T. Harvey, D. Kusher y B. A. Welden. 1983. Preliminary studies on the age and growth of blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. *In: Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes and Sharks.* E. D. Prince y L. M. Pulos (Eds). U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 8:189-191.
- Cailliet, G. M., L. J. Natanson, B. A. Welden y D. A. Ebert. 1985. Preliminary studies on the age and growth of the white shark, *Carcharodon carcharias*, using vertebral bands. *South. Cal. Acad. Sci. Mem.* 9:49-60.
- Cailliet, G. M., R. L. Radtke y B. A. Welden. 1986. Elasmobranch age determination and verification: a review, pp. 345-360. *In: Indo-Pacific fish biology: Proceedings of the 2nd International Conference on Indo-Pacific Fishes.* T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuura (Eds). Ichthyological Society of Japan, Tokyo, Japan.
- Cailliet, M.G., C.G. Yudin, S. Tanaka y T. Taniuchi. 1990. Growth characteristics of two populations of *Mustelus manazo* from Japan, based upon cross-readings of vertebral bands. 167-176. *In: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematic, and the status of the fisheries.* NOAA Tech. Rep. NMFS 90.
- Cailliet, M. G., H. F. Mollet, G. G. Pittinger, D. Bedford y L. J. Natanson. 1992. Growth and demography of the Pacific angel shark (*Squatina californica*), based upon tag returns off California. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43: 1313-1330.
- Cailliet, G. M., W. D. Smith, H. F. Mollet y K. J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ Biol Fish.* 77:211–228
- Cailliet, G. M. y K. J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *Biology of sharks and their relatives.* CRC Press LLC 399-447
- Capapé, C. 1975. Observations sur le régime alimentaire de 29 sélaciens pleurorèmes des côtes tunisiennes. *Archives de l'Institut Pasteur de Tunis.* 52 : 395-414.

- Capapé, C. y J. Zouali. 1979. Etude du regime alimentaire de deux selaciens communs dans le Golfe de Gabes (Tunisie): *Rhinobatos rhinobatos* (Linneus, 1758) y *Rhinobatos cemiculus* (Geoffroy Saint- Hilaire, 1817). Achs. Inst. Pasteur Tunis, 56(3):285-306.
- Carmona, R. y F. Alexandres. 1994. Determinación del crecimiento de *Opisthonema libertate* (Clupeiformes:Clupeidae), mediante lectura de otolitos. Rev. Biol. Trop. 42(1/2):233-238.
- Carrier, J. C. y C. A. Luer. 1990. Growth rates in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. Copeia. 3:686-692.
- Casey, J. G. 1964. Angler's guide to sharks of the Northeastern United States. Maine to Chesapeake Bay of sport fisheries and Wild Life Circular 179: 7-33.
- Castro-Aguirre, J. L. 1965. Peces sierras, rayas, mantas y peces afines de México. Anal. Inst. Nac. Invest. Biol.Pesq. 1:171-256.
- Castro-Aguirre, J. L. 1996. Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideiomorpha). Instituto de Biología, UNAM. México. 75 pp.
- Clarke, M. R. 1962. The identification of cephalopod beaks and their relationship between beak size and total body weight. Bull. British Mus. (Nat. Hist.) 8(10): 422-480.
- Clarke, M.R. 1986. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press. Oxford. 273 pp.
- Clothier, C. R. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. Calif. Dep. Fish and Game. Fish. Bull. 79: 1-83.
- COADS, data on CD-ROM. 1994. Eastern Pacific Ocean. NOAA/NMFS and OSTROM. Monterey, California. Vol. 5.
- Colwell, R. K. y D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology. 52 (4): 567 – 576.
- Compagno, L. J. V. 1990. Shark Exploitation and Conservation. pp. 391-414 In: H. L. Pratt, S. H. Gruber y T. Taniuchi (Eds.) Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Serv. Tech. Rep., 90.
- Contreras, F. 1988. Las lagunas costeras mexicanas. Centro de Ecodesarrollo. Secretaría de Pesca. 263 pp.

- Cortés, E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 93: 57-66 p.
- Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fish. Res.* 39: 199-208.
- Cortés, E. 1999. A stochastic stage-based population model of the sandbar shark in the Western North Atlantic. pp. 115-136. *In: Life in the slow lane: Ecology and conservation of long-lived marine animals.* Musick, J. A. (Ed.). Symposium 23 Ame. Fish. Soc. Bethesda, Maryland
- Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conser. Biol.* 16(4):1048-1062.
- Cortés, E. y S. H. Gruber. 1990. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Copeia.* 1: 204-218.
- Cortés, E. y G. Parsons. 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53:709-718.
- Cousseau, M. B. 1973. Taxonomía y biología del pez ángel, *Squatina argentina* Marini (Pisces: Squatinidae). *Physis.* 32: 261-263.
- Cruz-Agüero, J., F. Galván-Magaña, L. A. Abitia-Cárdenas, J. Rodríguez-Romero y F. J. Gutiérrez-Sánchez. 1994. Lista sistemática de los peces marinos de Bahía Magdalena, Baja California Sur (México). *Ciencias Marinas.* 20(1): 17-31.
- Da Silva, B. V. 1987. Length-weight relationship of the little guitarfish, *Zapterix brevirostris* (Chondrichthyes: Rhinobatidae), from Itaipu Inlet, Rio de Janeiro, Brazil. *Copeia*, 3: 787-789.
- Downton-Hoffmann, .C. A. 1996. Estrategia reproductiva de la guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres 1856) en la costa Occidental de Baja California Sur, México. Tesis de licenciatura. UABCS. La Paz, B.C.S., México. 51 pp.
- Downton-Hoffmann, C. A. 2001. Edad y crecimiento del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres 1856) en la costa Occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., México. 73 pp.
- Ebert, D. A. 1986. Observations on the elasmobranch assemblage of San Francisco Bay, California. *Dep. Fish and Game* 72(4):244-249.
- Ebert, D. A. 2004. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *Journal of Fish Biology.* 66:618–649.

- Eschmeyer, W. N., E. S. Herald y H. Hammann. 1983. A field guide to Pacific coast fishes of North América from the Gulf of Alaska to Baja California. Peterson Field guide Series. Houghton Mifflin Co. Boston. 336 pp.
- Escobar-Sánchez, O. 2004. Hábitos alimentarios del tiburón ángel *Squatina californica* (Ayres, 1859) en el suroeste del Golfo de California, México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., México. 99 pp.
- Félix-Uraga, R. 1990. Crecimiento de *Sardinops sagax caerulea* en Bahía Magdalena, México. Inv. Mar. CICIMAR. 5(1):27-31
- Ferry, L. A. y G. M. Cailliet. 1996. Simple size and data análisis: are we characterizing and comparing diet properly? pp. 71-80 *In*: Gutshop '96 Feeding ecology and nutrition in fish symposium proceedings. MacKinlay, D. and K. Shearer (Eds). Pysiology Section. San Francisco State University.
- Fischer W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem, (Eds.) 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental. FAO; Roma. (Vol. II-III, vertebrados) 647-1813 pp.
- Fouts, W. R. y D. R. Nelson. 1999. Prey capture by the Pacific Angel Shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. Copeia. 2: 304-312.
- Francis, M. P. y J. T. Mace. 1980. Reproductive biology of *Mustelus lenticulatus* from Kaikoura and Nelson. N.Z.J. Mar. Freshwat. Res. 14: 303-311.
- Galván, M. F. 1988. Composición y análisis de la dieta del atún aleta amarilla *Thunnus albacares* en el Pacífico mexicano durante 1984-1985. Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR IPN. La Paz, México. 86 pp.
- Garth, J. S. 1960. Distribution and affinities of the Brachyuran Crustacea. *In*: The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine Biotas. Syst. Zool. 9:105-123.
- Garth, J. S. y W. Stephenson. 1966. Brachyura of the Pacific coast of America. Brachyryncha: Portunidae. Allan Hancock Monogr. Mar. Biol. 1: 154 pp.
- Gómez, C. J. 1990. Variación de la distribución y abundancia de los estadios planctónicos de *Pleuroncodes planipes* (Crustacea: Galatheidæ) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis Profesional. UABCS. 86 pp.
- Gotelli, N. J. 2001. A primer of ecology. Sinauer Assoc. Inc. Publishers. 2a. ed. Sunderland, MA. E.U.A. 265 pp.

- Gruber, S. H. y R. G. Stout. 1983. Biological materials for the study of age and growth in tropical marine elasmobranch, the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS-8. 193-205.
- Guerrero-Maldonado, L. A. 2005. Pesquerías y análisis demográfico del tiburón azul (*Prionace glauca*, Linnaeus 1758) en el Pacífico Mexicano. Tesis de Maestría. CICESE. Baja California. 121 pp.
- Gulland, J. A. y A. A. Rosenberg. 1992. Examen de los métodos que se basan en la talla para evaluar las poblaciones de peces. FAO. Doc. Tec. de Pesca No. 323. FAO. Roma. 112 pp.
- Hendrix, M. E. 1995. Guía FAO para la identificación de estomatópodos. Pacífico Centro-Oriental. Vol. I. Invertebrados, Parte 1: 356-537.
- Herald, E. S. 1952. The 1952 Shark derbies at Elkhorn slough, Monterey Bay, and at Coyote Point, San Francisco Bay. Calif. Dept. Fish and Game. 2:237-243.
- Herald, E. S. y R. P. Dempster. 1952. The 1951 Shark Derby at Elkhorn Slough, California. Dept. Fish and Game. 38(1):133-134.
- Herald, E. S., W. Schneebeil, N. Green y K. Innes. 1960. Catch records for seventeen shark derbies held at Elkhorne Slough. Monterey Bay, California. Calif. Dept. Fish and Game 1:59-67.
- Hoening, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. Fish. Bull. 82(1): 898-905.
- Hoening, J. M. y S. H. Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. NOAA Tech. Rep. NMFS 90:1-16.
- Holden, M. J. 1966. The food of the spurdog, *Squalus acanthias*. J. Cons. Perm, Int. Explor. Mer. 30 (2): 255-266.
- Holden, M. J. 1972. The growth rates of *Raja brachyura*, *R. clavata* and *R. montagui* as determined from tagging data. J. Cons. Cons. Int. Explor. Mar. 34(2):161-168.
- Holden, M. J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranchs populations and some suggested solutions. pp. 117-137. In: Sea Fisheries Research. F.R.H. Jones (Eds.) John Willey & Sons. New York. 510 pp.
- Holden, M. J. 1977. Elasmobranchs. 187-215 p. In: Fish populations dynamics. J. A. Gulland (Ed.). J. Wiley and Sons. N. Y., New York.

- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*. 59 (1): 67-77.
- Hyslop, E. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Jour. of Fish Biol.* 17 : 411 - 429.
- Jones, B. C. y Geen, G. H. 1977. Food and feeding of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia waters. *Jour. Fish. Res. Board of Can.* 34: 2067–2078.
- Jordan, D. S. y B. W. Evermann. 1896-1900. The fishes of North and Middle America. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 47: 3313 p.
- Ketchen, K. S. 1972. Size at maturity, fecundity and embrionic growth of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 29:1717-1723.
- Killam, K. A. y G. R. Parsons. 1989. Age and growth of the Blacktip Shark, *Carcharhinus limbatus*, near Tampa Bay, Florida. *Fish. Bull.* 87:845-857.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological methodology. Addison Wesley Longman. E.U.A. 620 pp.
- Krebs, C. J. 2001. Ecología, estudio de la distribución y abundancia. Oxford Univ. Press. 2a. ed. México. 753 pp.
- Kwang-Ming, L., C. Che-Tsung, L. Tai-Hsiang y J. Shouu-Jeng. 1999. Age, growth, and reproduction of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus* in the Northwestern Pacific. *Copeia*. 1:68-74.
- Langton, R. W. 1982. Diet overlap between the Atlantic cod *Gadus morhua*, silver hake *Merluccius bilinearis* and fifteen other northwest Atlantic finfish. *U.S. Nat. Marine Fish. Serv. Fish. Bull.* 80: 745-759.
- Lessa, R. T. 1982. Biologie et dynamiques des populations de *Rhinobatos horkelii*, du plateau continental du Río Grande de Sul (Brasil). Universidad do Bretagne Occidentale, (Brasil). Tesis Doctoral, 238 pp.
- Lessa, R. T., C. M. Vooren y J. Lahaye. 1986. Desenvolvimento e ciclo sexual das Fêmeas, migrações e fecundidade de viola *Rhinobatos horkelii* (Müler y Henle, 1841) Do Sul Do Brasil. *Atlántica, Río Grande.* 8:5-34.
- Jones, M. L. y S. L. Swartz. 1984. Demography and phenology of gray whales and evaluation of whale watching activities in Laguna San Ignacio, B. C. S. México. In: The gray whale *Eschrichtius robustus*. M. L. Jones, S. L. Swartz y S. Leatherwood (Eds). Academic Press. 600 pp.

- Lynn, R. J. y J. J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Geophysical Research*. 92 (12):12947-12966.
- Márquez-Farias, J. F., J. L. Castillo-Geniz y M. C. Rodríguez-Cruz. 1998. Demografía del tiburón pech, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), en el sureste del Golfo de México. *Cien. Mar.* 24(1):13-34.
- Martin, L. K. y G. M. Cailliet. 1988. Age and growth determination of the bat ray *Myliobatis californica* Gill, in central California. *Copeia*, 3:762-773.
- Mathews, C. P. y J. Druck. 1975. Potencial pesquero y estudios ecológicos de Bahía Magdalena III. Las existencias de rayas con especial interés a las ya aprovechadas. *Ciencias Marinas*. 2(1): 67-72.
- Mathews, C. P. y V. Guardado. 1975. Potencial pesquero y estudios ecológicos de Bahía Magdalena II. Las existencias de gatas Heterodontidae. *Ciencias Marinas*. 2(1): 60-66
- Medved, R., C. E. Stillwell y J. G. Casey. 1988. The rate of food consumption of young sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*) in Chincoteague Bay, Virginia. *Copeia*. 4: 956-963.
- Meek, S. E. y S. F. Hildebrand. 1923-1928. The marine fishes of Panama. *Field. Mus. Nat. Hist., (Zool.)* 15: 1045 p.
- Melouk, M. A. 1949. The external features in the development of the Rhinobatidae *In: Publications of the Marine Biological Station Ghardaqa (Red Sea).* , Univ. Press, 7: 98 pp.
- Michael, S. W. 1993. Reef sharks and rays of the world. A guide to their identification, behavior, and ecology. *Sea challengers*. E. U. A. 106 pp.
- Miller, D. J. y R. N. Lea. 1972. Guide to the coastal marine fishes of California. *Calif. Dep. Fish and Game Fish Bull.* 157: 249 p.
- Miller, D. J. y S. C. Jorgenson. 1973. Meristic characters of some marine fishes of the western Atlantic Ocean. *Calif. Dep. Fish. Bull.* 71(1): 301- 312.
- Miller, T. J., M. G. Frisk y M. J. Forgarty. 2003. Comment on Mollet and Cailliet (2002): confronting models with data. *Mar. Freshwater Res.* 54: 737-738.
- Mollet, H. F., G. Cliff, H. L. Jr. Pratt, y J. D. Stevens. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *US National Marine Fisheries Service. Fish. Bull.* 98: 299-318.

- Mollet, H. F. y G. M. Cailliet. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices stage-based matrix models. *Mar. Freshwater Res.* 53:503-516.
- Monod, T. 1968. Le complexe urophore des poissons teleosteens. *Memories de L'Institute Fundamental D' Affrique Noire.* 81: 705 pp.
- Moreau, J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments. pp 81-113. *In: The Age and Growth of Fish.* R. C. Summerfelt and G. E. Hall (Eds.). The Iowa State University Press, Ames, Iowa 50010.
- Nakano, H. 1996. Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.* 31: 141-256.
- 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. *Fish. Bull.* 93:116-126.
- Natanson, L. J., N. E. Kohler, D. Ardizzone, G. M. Cailliet, S. P. Wintner y H. F. Mollet. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environ Biol Fish.* 77:367–383.
- Nelson, S. 1994. *Fishes of the World.* 3rd. ed. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA, 600 pp.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 39(2):175-192.
- Peterson, I. y J. S. Wroblevski. 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1117- 1120 p.
- Pinkas, L., M. S. Oliphant y L. K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Calif. Dep. Fish and Game. Fish Bull.* 152: 105 p.
- Pratt, L. H. 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fish.Bull.*, 77(2):445-470.
- Pratt, L. H. 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. pp. 97-110. *In: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematic, and the status of the fisheries.* NOAA Tech. Rep. NMFS 90.

- Pratt, H. L. y T. Otake. 1990. Recommendations for work needed to increase our knowledge of reproduction relative to Fishery management. pp. 509-510. *In*: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS 90.
- Reyes-González, J. J. 2001. Biología reproductiva y pesquería del tiburón azul (*Prionace glauca*) en la costa adyacente a Bahía de San Quintín, Baja California. Tesis de Maestría. CICESE. México. 67 pp.
- Rossouw, G. J. 1984. Age and growth of the sand shark *Rhinobatos annulatus*, in Algoa Bay, South Africa. *J. Fish. Biol.*, 25(2):213-222.
- Russo, R. A. 1975. Observations on the food habits of leopard shark (*Triakis semifasciata*) and brown smoothhounds (*Mustelus henlei*). *Calif. Fish and Game*. 61(2):95-103.
- Sandoval-Castillo, J., A. Rocha-Olivares, C. Villavicencio-Garayzar y E. Balart. 2004. Cryptic isolation of Gulf of California shovelnose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. *Mar. Biol.* 145(5): 983-988.
- Serviere-Zaragoza, E. 1993. Descripción y análisis de la ficoflora del litoral rocoso de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. Tesis Doctoral. U.N.A.M., México. 71 pp.
- Schaefer, K. M. 1984. Swimming performance, body temperatures and gastric evacuation times of the black skipjack, *Euthynnus lineatus*. *Copeia*. 4: 1000-1005.
- 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. U.S. Dep. Comm. NOAA Tech. Rep. NMFS. 8:167-174.
- Sierra, L. M., R. Claro y O. A. Popota. 1994. Alimentación y relaciones tróficas. 263-320 pp. *In*: Claro, R. (Ed). *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México. 525 pp.
- Simpfendorfer, C. A. 1992. Reproductive strategy of the australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori* (Elasmobranchii: Carcharhinidae), from Cleveland Bay, Northern Queensland. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 43: 67-75.
- Simpfendorfer, C. A. 1999 a. Demographic analysis of the dusky shark fishery in southwestern Australia. *In*: Musick, J. A. (Ed.). *Life in the slow lane: Ecology and Conservation of long-lived marine animals*. Symposium 23. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 149-160.

- Simpfendorfer, C. A. 1999 b. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. Fish. Bull. 97: 978-986.
- Simpfendorfer, C. A. 2000. Predicting population recovery rates for endangered western Atlantic sawfishes using demographic analysis. Env. Biol. Fish. 58: 371-377.
- Simpfendorfer, C. A. 2004. Demographic models: Life tables, matrix models and rebound potential. In: Musick J. A. y R. Bonfil (Eds.). Elasmobranchs fisheries management techniques. APEC. Singapore. 187-204.
- Simpfendorfer, C. A., R. Bonfil y R. Latuor. 2004. Mortality estimation. In: Musick J. A. y R. Bonfil (Eds.). Elasmobranchs fisheries management techniques. APEC. Singapore. 187-204.
- Sminkey, T. R. y J. A. Musick. 1996. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. Copeia. 4:871-883.
- Smith, S. E. 1984. Timing of vertebral-bands deposition in tetracycline-injected Leopard Sharks. Trans. Ame. Fish. Soc. 113:308-313.
- Smith, J. W. y J. V. Merriner. 1987. Age and growth, movements and distribution of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in Chesapeake Bay. Estuaries, 10(2):153-164.
- Smith, P. E. y M. T. Zaret. 1982. Bias in estimating niche overlap. Ecology: 1248-1253.
- Smith, S. E., D. W. Au y C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. Mar. Freshwater Res. 49: 663-678.
- Snelson, F.F., Jr. S. E. Williams-Hooper y T. H. Schmid. 1988. Reproduction and ecology of the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*, in Florida coastal lagoons. Copeia, 3: 729-739.
- Snelson, F. F., Jr. S. E. Williams-Hooper y T. H. Schmid. 1989. Biology of the bluntnose stingray, *Dasyatis sayi*, in Florida coastal lagoons. Bull. Mar. Sci., 45(1): 15-25.
- Sparre, P y S. C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Doc. Tec. de pesca No. 306.1 Rev. 2: 420 pp.
- Stevens, J. D. 1973. Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca* L.) off south-west England. Jour. of the Marine Biol. Assoc. of UK. 53: 357-361.

- Swartz, S. L. y W. C. Cummings. 1978. Gray Whales, *Eschrichtius robustus*, in Laguna San Ignacio, B. C. S. México. Final Report. Marine Mammal commission, Whashington, D. C. 38 p.
- Talent, L. G. 1976. Food habits of the leopard shark, *Triakis semifasciata*, in Elkhorn Slough, Monterey Bay, California. Calif. Fish and Game 62(4):286-298.
- Talent, L. G. 1982. Food habits of the gray smoothhound *Mustelus californicus*, the brown smoothhound *Mustelus henlei*, the shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus*, and the bat ray *Myliobatis californica*, in Elkhorn Slough, California. Calif. Fish and Game 68(4):224-234.
- Talent, L. G. 1985. The occurrence seasonal distribution and reproductive condition of elasmobranch fishes in Elkhorne Slough, California, Calif. Fish Game, 71(4):210-219.
- Timmons, M. 1991. Age, growth and sexual maturity of the shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus* (Ayres). Calif. State University. Masters Thesis. Long Beach. Calif. 84 pp.
- Timmons, M. y N. B. Bray. 1997. Age, growth and sexual maturity of the shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus* (Ayres). Fish. Bull. 94:349-359.
- Thomson D. A., L. T. Findley y A. N. Kerstitch. 1979. Reef fishes of the Sea of Cortes. The University of Arizona Press. USA. 302 pp.
- Vázquez-Borja, R. 1999. Análisis comparativo de la ficoflora de Baja California Sur. Tesis de Maestría. CICIMAR. La Paz, B.C.S. México. 75 p.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993 a. Observaciones sobre la biología reproductiva de *Narcine brasiliensis* (Olfers) (Pisces: Narcinidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Rev. Inv. Cient., 4(1):95-99.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993 b. Notas sobre *Gymnura marmorata* (Cooper) (Pisces: Dasyatidae), Bahía Almejas, B.C.S., México. Rev. Inv. Cient. 4(1):91-94.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1993 c. Biología reproductiva de *Rhinobatos productus* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Rev. Biol. Trop., 41(3):441-446.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1995. Biología reproductiva de la guitarra pinta *Zapterix exasperata* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Ciencias Marinas, 21(2): 141-153.

- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1996. Reproducción de *Carcharhinus obscurus*. (Pisces: Carcharhinidae), en el Pacífico Nororiental. Rev. Biol. Trop. 44(1):287-289.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 2000. "Taxonomía, abundancia estacional, edad y crecimiento y biología reproductiva de *Narcine entemedor* Jordan y Starks (chondrichyes; narcinidae), en Bahía Almejas, BCS., México". Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Nuevo León. 138 p.
- Villavicencio-Garayzar, C. J., C. Downton-Hoffmann y E. Mariano-Meléndez. 1994. Tamaño y reproducción de *Dasyatis longus* (Pisces: Dasyatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. Rev. Biol. Trop. 42 (1/2): 375-377.
- Vögler, R., A. C. Milessi, y R. A. Quiñones. 2003. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. Jour. of Fish Biol. 62: 1254-1267.
- Walter, T. I. 1998. Can sharks resources be harvested sustainably?-A question revisited with a review of shark fisheries. Mar. Freshwater Res. 49: 553-572.
- Waring, G. T. 1984. Age, growth and mortality of the Little Skate of the Northeast coast of the United States. Trans. Am. Fish. Soc. 113:314-321.
- Weihaupt, J. G. 1984. Exploración de los océanos: Introducción a la oceanografía. Ed. Continental. México. 604 pp.
- Wenbin, Z. y Q. Shuyuan. 1993. Reproductive biology of the guitarfish, *Rhinobatos hynnicephalus*. Env. Biol. of Fish. 38:81-39.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford, University Press. 1025 pp.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. Ecological Monographs. 60: 331-367.
- Wintner, S. P. y G. Cliff. 1996. Age and growth determination of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from the east coast of South Africa. Fish. Bull. 94:135-144.
- Wolff, C. A. 1982. A beak key for eight eastern tropical Pacific cephalopods species, with relationship between their beak dimensions and size. Fish. Bull. 80(2): 357-370.
- Wolff, C. A. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean. NOAA Tech. Rep. NMFS. 17: 50 p.

- Wourms, J. P. 1977. Reproduction and development in Chondrichthyan fishes. Amer. Zool. 17: 379-410.
- Wourms, J. P. 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. Amer. Zool. 21:473-551.
- Zar, H. J. 1984. Biostatistical Analysis. 2^a ed. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.
- 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. U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS-115. 193-205.