



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

Maestría en Ecología y Pesquerías

Edad y crecimiento de la raya blanca *Hypanus americanus* (Hildebrand y Schroeder, 1928) capturada artesanalmente en la costa central del Golfo de México.

TESIS

Para obtener el grado académico de:

Maestro en Ecología y Pesquerías

PRESENTA:

Biól. Oscar Gustavo López Quiroga

Director: César Gabriel Meiners Mandujano.

Asesora: Dra. María de Lourdes Jiménez Badillo.

Asesor: Virgilio Eugenio Arenas Fuentes.

Boca del río, Veracruz

Junio, 2021

Dedicatoria

A mis padres, hermanos y abuelita por el apoyo brindado en todo momento, siempre podré contar con ellos y ellos siempre contarán conmigo.

Agradecimientos

Al Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura (INAPESCA) por integrarme en el proyecto tiburón del CRIAP Veracruz y otorgarme muestras y espacio para realizar mi trabajo, especialmente al Ing. Jorge Luis. Oviedo Pérez.

Al CONACyT por otorgarme la beca de maestría para la conclusión de mis estudios de Maestría en Ecología y Pesquerías adscrito al Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías.

Al ICIMAP-UV por brindarme la oportunidad de estudiar mi posgrado en esta institución.

A mi tutor y director de tesis Dr. César Gabriel Meiners Mandujano por su guía e importantes aportes tanto en lo académico como lo personal, gracias por su apoyo, dirección y amistad. Muy geniales anécdotas.

A mis asesores de tesis Dra. María de Lourdes Jiménez Badillo y Dr. Virgilio Eugenio Arenas Fuentes por su orientación y aportaciones a mi trabajo de tesis.

A cada uno de mis profesores por sus enseñanzas, anécdotas, sugerencias y recomendaciones en clases y en mi formación académica.

A la Dra. Gabriela Galindo Cortes por enseñarme sobre lo genial que es estudiar, conocer y apasionarse por el estudio de las pesquerías, por ser alguien que trasmite esas ganas de aprender.

Al M. en C. Heber Zea por sus sugerencias, capacitación y recomendaciones para la elaboración de este trabajo.

A mis compañeros de posgrado Liced, Loyda, Perla, Minerva, Marcela, Tania,...por sus aportes, convivencia y buenos momentos fuera y dentro de clases.

A cada uno de mis amigos, compañeros y la iguanita que de una u otra manera me impulsaron a seguir y creer en mí.

A mi buen compañero de varios momentos Husky Siberiano.

A cada una de las rayas que forman parte de este estudio.

Contenido

I.-Introducción	2
II.-Antecedentes	4
III. Justificación	7
IV. Hipótesis.....	7
V. Objetivo.....	7
Objetivos Particulares	7
VI. Material y método	8
6.1.-Trabajo de campo	8
6.2.-Limpieza y cortes de vértebras	10
6.3.-Fotografía de secciones vertebrales	12
6.4.-Análisis automatizado de bandas de crecimiento	12
6.5.- Proporcionalidad vertebral con el crecimiento somático del individuo.....	13
6.6.-Identificación de bandas de crecimiento.....	14
6.7.-Conteo de bandas de crecimiento	15
6.8.-Validación de la periodicidad de bandas de crecimiento	16
6.9.-Retrocálculo	18
6.10.-Enfoque multimodelos y selección del mejor modelo de crecimiento	18
6.11.- Edad de madurez	20
VII. Resultados.....	21
7.1.- Estructura de tallas	22
7.2.- Relación RV vs AD.....	23
7.3.- Validación.....	24
7.4.- Conteo de bandas de crecimiento	26
7.5.- Estructura de edades	29
7.6.- Retrocálculo	31
7.7.- Estimación de parámetros de crecimiento	32
7.8.- Edad de madurez sexual	34
VIII.- Discusión	34
IX. Conclusiones	42
IX.- Referencias Bibliográficas	44

Lista de figuras

Figura 1. Puntos de colecta de muestras vertebrales de <i>H. americanus</i> capturadas por pesca artesanal en la costa central del golfo de México. Rectángulo color magenta representa la zona de captura de la flota pesquera artesanal.....	9
Figura 2. Zona de extracción de las secciones vertebrales de <i>H. americanus</i> capturado en la costa central del golfo de México.....	10
Figura 3. Secuencia esquematizada de la limpieza y tratamiento de vértebras de <i>H. americanus</i> capturadas por la flota artesanal de la costa central del golfo México.....	11
Figura 4. Fijación y cortes longitudinales de vértebras de <i>H. americanus</i> de la costa central del golfo de México.	12
Figura 5. Corte longitudinal de una vértebra de <i>H. americanus</i> capturada en Alvarado, Veracruz en el mes de agosto con 7 bandas traslucidas (cuadros negros). MN: Marca de Nacimiento, CC: <i>Corpus Calcareum</i> , IM: Intermedialina, BO: Banda Opaca, BT: Banda Traslucida, RV: Radio Vertebral marcado con línea negra.....	13
Figura 6. Corte longitudinal de vértebra de <i>H.americanus</i> . Rv: radio vertebral, MN: marca de nacimiento, BF: Borde en formación, MW: es el ancho de margen del último par de bandas o banda, PDW: es el ancho del penúltimo par de bandas completamente formados, Cuadros negros indican: las bandas traslucidas presentes.	17
Figura 7. Agrupación mensual de muestras de vértebras de <i>H. americanus</i> colectada en la costa central del golfo de México en el periodo del 2017 a 2019.	21
Figura 8. Estructura de tallas por sexos de <i>H. americanus</i> colectadas en la costa central del golfo de México durante el periodo 2016 a 2019 (n = 187).	23
Figura 9. Regresión lineal entre el radio vertebral (RV) y el ancho de disco (AD) de <i>H. americanus</i> por sexos capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México, durante el periodo 2016 a 2019 (n = 164).	24
Figura 10. Tasa de incremento marginal por mes de vértebras de <i>H.americanus</i> capturadas por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.	25
Figura 11. Relación mensual entre la temperatura superficial del mar y el porcentaje de borde vertebral por mes de <i>H. americanus</i> capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.....	26
Figura 12. Histogramas de escalas de grises para ambos lados de una vértebra de una hembra de <i>H. americanus</i> con talla de 97 cm de ancho de disco y conteo de 11 bandas traslucidas. a) histograma original, b) histograma suavizado aplicando periodo de 20 puntos.	28
Figura 13. Gráfico de sesgo por edad entre lado izquierdo y derecho de las secciones longitudinales de vértebras. Valores medios y desviación estándar. Línea negra a 45° representa la coincidencia hipotética entre las lecturas de ambos brazos.....	29
Figura 14. Frecuencia de edades por sexos de <i>H.americanus</i> (n=168) capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.....	30
Figura 15. Tallas retrocalculadas por sexos de la raya blanca <i>H.americanus</i> capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.....	31
Figura 19. Modelos de crecimiento con mayor soporte estadístico ajustados a los datos observados y retrocalculados para ambos sexos de <i>H. americanus</i> en la costa central del golfo de México.	33

Lista de tablas

Tabla 1. Parámetros y modelos descriptores del crecimiento individual de algunas especies de la familia <i>Dasyatidae</i> de importancia pesquera en regiones costeras. La raya <i>H. americanus</i> antes considerada en el género <i>Dasyatis</i> (Last <i>et al.</i> , 2016).....	6
Tabla 2. Parámetros estimados para los modelos de crecimiento ajustados a los datos de talla a la edad retrocalculados y observados de hembras de <i>H. americanus</i> en la costa central del golfo de México.....	32
Tabla 3. Parámetros estimados para los modelos de crecimiento ajustados a los datos de talla a la edad retrocalculados y observados de Machos de <i>H. americanus</i> de la costa central del golfo de México.....	33

Resumen

En el presente estudio se estimó la edad, se describió el crecimiento y se estimó la edad media teórica de madurez sexual (E50%) de la raya *Hypanus americanus*. Se muestrearon un total de 187 individuos capturados en la costa central del golfo de México (89 machos y 79 hembras) con tallas entre 27.5 y 122 cm de ancho de disco (AD). La edad fue estimada mediante la lectura de pares de bandas de crecimiento en vértebras, las cuales son proporcionales al crecimiento somático de los individuos ($r = 0.884$; $p < 0.001$). La correlación cruzada entre la descripción del tipo de borde y la temperatura superficial del mar (TSM) mostraron relación significativa entre el incremento de bandas con el aumento de la TSM, consistente con la periodicidad anual de formación. Las lecturas de bandas en vértebras se efectuaron a través de conteos automatizados de bandas de crecimiento en imágenes vertebrales mejoradas digitalmente con alta precisión (PA = 69.8 %) y (CV = 3.67 %). Las edades máximas observadas fueron 16 años para hembras y 13 años en machos. Se propusieron tres modelos con dos versiones. La selección del mejor modelo se realizó por el criterio de información Akaike (AIC), los modelos con mejor sustento estadístico y biológico fueron Gompertz de 2 parámetros ($AD_{\infty} = 142.35$ cm, $k = 0.14$) en hembras, en tanto que para machos existió un modelo ganador, el de von Bertalanffy (VB2) ($AD_{\infty} = 88.89$ y $k = 0.132$). La E50% difirió entre sexos, 7.4 años para hembras y 4.3 años en machos. Los parámetros obtenidos son consistentes con organismos de características similares a elasmobranquios estrategias k de explotación pesquera, lo cual le confiere a *H. americanus* productividad biológica moderada al esfuerzo pesquero y es diferenciada entre sexos.

I.-Introducción

La determinación de la edad y la descripción del crecimiento son partes esenciales para comprender la dinámica de un stock sujeto a explotación, ya que a partir de ellos es posible estimar la longevidad, la longitud máxima teórica, convertir la talla a edad de primera madurez, determinar las clases anuales que integra un stock, así como derivar el rendimiento bajo los supuestos de producción y modelos estructurados por edad, entre otros (Gulland, 1971; Pauly, 1983; Panfili *et al.*, 2002; Haddon, 2011).

El método más utilizado para la estimación de la edad y descripción del crecimiento es la esclerocronología, que consiste en la interpretación de bandas de crecimiento formadas por depósitos periódicos de Hydroxiapatita $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$ y otros minerales en estructuras duras como otolitos, espinas, escamas y en el caso de elasmobranquios, las vértebras (Pauly, 1983; Panfili *et al.*, 2002; Salgado *et al.*, 2005; Porter *et al.*, 2006).

La formación de las bandas de crecimiento se relaciona con la alternancia temporal entre bandas opacas y traslucidas, las primeras se forman generalmente en verano y las segundas en invierno (Panfili *et al.*, 2002; Cailliet y Goldman, 2004). Un par de bandas (opaca y traslucida) se asocian regularmente a la formación anual, pero no siempre es consistente, por lo que se requiere necesariamente de la validación de la periodicidad para cada especie y con ello, la datación precisa de la edad (Cailliet *et al.*, 2006; Matta *et al.*, 2017).

La periodicidad de la formación de las bandas de crecimiento está influenciada por dos tipos de factores, por un lado, los internos como el metabolismo, la reproducción y la alimentación, y por otro, los externos, como son las condiciones climáticas y la contaminación (Panfili *et al.*, 2002). El crecimiento individual puede variar también de manera compensatoria en respuesta a los cambios de densidad y la abundancia poblacional en elasmobranquios bajo explotación pesquera (Sminkey y Musick. 1995; Stevens *et al.*, 2000).

Los elasmobranquios, a diferencia de los peces óseos, poseen una estructura cartilaginosa, con otolitos reducidos y escamas con estructura placoide que no son proporcionales al tamaño del individuo, por lo cual se requiere de estructuras duras diferentes para determinar la edad, tales como las vértebras y las espinas (Panfili *et al.*, 2002; Cailliet y Goldman, 2004; Goldman, 2005; Matta *et al.*, 2017).

El incremento de la edad se refleja en el aumento somático corporal y para poder describir este crecimiento individual se requiere de modelos matemáticos. El modelo de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938); es el más utilizado históricamente en pesquerías, sin embargo, podría no ser la mejor o la única alternativa para interpretar la relación edad-talla, por lo tanto, se sugiere abordar el crecimiento desde el enfoque multimodelo, ya que permite mayores alternativas para describir de forma verosímil el crecimiento individual (Cailliet *et al.*, 2006; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014) y, con ello, obtener una mejor interpretación biológica y parámetros poblacionales verosímiles.

La estimación de los parámetros poblacionales básicos de los elasmobranquios de importancia pesquera es relevante, ya que son poblaciones mayoritariamente vulnerables a la sobrepesca, ésto debido a sus bajas tasas de crecimiento individual (Campana *et al.*, 2008), baja fecundidad, longevidad extendida y madurez sexual tardía (Field *et al.*, 2009).

En particular, las rayas pescadas artesanalmente en el golfo de México y mar Caribe, se consideran en estatus de aprovechamiento máximo sustentable y su actividad comercial está regulada por NOM-029-PESC-2006 (DOF, 2018). Los estados de Tabasco, Campeche y Veracruz, contribuyeron con el 80% del volumen total de rayas capturadas del 2006 a 2015 (DOF, 2018). La producción anual promedio de rayas fue de 478 t del 2001 al 2017 en las costas de Veracruz, y esta captura experimento aumentos considerables (94%) del 2013 al 2017 (Zea-de la Cruz *et al.*, 2018).

La raya blanca, *Hypanus americanus* (Hildebrand y Schroeder, 1928) es un elasmobranquio: Myliobatiforme de la familia Dasyatidae (Last *et al.*, 2016). Se distribuye en el Atlántico occidental desde New Jersey (EUA), hasta la costa sureste de Brasil, pasando por el golfo de México y mar Caribe (Stehmann *et al.*, 1978; Froese y Pauly, 2019). Su talla máxima es de 150 cm (AD) y llega a pesar hasta 135 kg (IGFA, 2001; Robertson *et al.*, 2015). Habita preferentemente en zonas someras de entre 5 a 15 m, con temperaturas menores a 28 °C (Tilley y Strindberg, 2013; Branco-Nunes *et al.*, 2016).

La raya *H. americanus* es un recurso emergente sobre el cual se ejerce pesca dirigida y asociada a otros recursos (Martínez *et al.*, 2008; Lara-Mendoza *et al.*, 2016). También es componente de la fauna de acompañamiento del arrastre camaronero (FAC) (Stevens *et al.*, 2000; Briones *et al.*, 2016; 2017; Zea de la Cruz *et al.*, 2021). De acuerdo con la Unión

Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Carson *et al.*, 2020), *H. americanus* se considera una especie casi amenazada y con tendencias de decremento poblacional en ciertas regiones debido a explotación y degradación de hábitat.

Dada la importancia creciente de *H. americanus* como recurso pesquero artesanal en las costas de Veracruz y a la insuficiencia de datos sobre las características de historia de vida para la evaluación de su dinámica poblacional, resulta de suma importancia estimar parámetros verosímiles de crecimiento individual en esta especie, a través de la mejor información biológica disponible y bajo el enfoque multimodelo.

II.-Antecedentes

La raya blanca *H. americanus* habita en la plataforma continental, su nicho ecológico está determinado principalmente por la salinidad (Rocha, 2018) y su alimentación está compuesta principalmente por crustáceos y otros organismos bentónicos (Gilliam y Sullivan. 1993).

Los estudios sobre la biología de *H. americanus* a lo largo de su distribución son escasos a la fecha, a pesar de su creciente importancia económica. Las hembras de esta especie poseen dos picos probables de apareamiento, uno en marzo y otro en septiembre, con dos picos de alumbramiento, en marzo y agosto en costas de Veracruz (Aguilar, 2007; Zea-de la Cruz *et al.*, 2018). Su periodo de gestación dura de 4.5 a 7.5 meses (Henningsen, 2000) y es de los Dasyatidae con mayor fecundidad registrada con hasta 7 neonatos, su fecundidad depende de la talla de las hembras y los neonatos tienen talla media de 25 cm de AD (Aguilar *et al.*, 2008; Ramírez-Mosqueda *et al.*, 2012; Tagliafico *et al.*, 2013; Briones *et al.*, 2017).

La determinación de edad y la descripción del crecimiento individual de *H. americanus* es todavía un aspecto poco estudiado, pero considerando los realizados hasta ahora, las vértebras son las estructuras adecuadas para datar la edad y describir su crecimiento (Aguilar *et al.*; 2008; Hernández, 2012; Hayne *et al.*, 2018). Las edades máximas estimadas hasta ahora son de 17 años en hembras en el sur de Florida (Hayne *et al.*, 2018), y de hasta 13 y 11 años para hembras y machos en las costas de Tabasco (Hernández, 2012).

El crecimiento de *H. americanus* se ha evaluado en cautiverio y descrito numéricamente con los modelos Logístico y Gompertz en hembras y machos, respectivamente (Henningsen y

Leaf, 2010). Para organismos en vida libre capturados en Tabasco, se sugiere que los modelos de Gompertz y von Bertalanffy describen mejor el crecimiento en machos y hembras, respectivamente (Hernández, 2012), en tanto que el modelo de von Bertalanffy de dos parámetros fue el que mejor describe el crecimiento de individuos capturados en el norte de Veracruz, con diferencias entre sexos (Ramírez, 2018).

Las diferencias en los parámetros de crecimiento debidas al sexo parecen ser comunes en la familia Dasyatidae y no solo entre especies, *H. americanus* presenta también patrones similares (Tabla 1) (Cowley, 1997; Ismen, 2003; Yeldan *et al.*, 2009; Dale y Holland, 2012).

Tabla 1. Parámetros y modelos descriptores del crecimiento individual de algunas especies de la familia *Dasyatidae* de importancia pesquera en regiones costeras. La raya *H. americanus* antes considerada en el género *Dasyatis* (Last *et al.*, 2016).

Especie	Sexo y edades máximas (años)	Ancho de disco asintótico (cm)	Constate K	t_0 y Ancho de disco al nacer (cm)	ϕ	Lugar	Fuente
<i>Dasyatis chrysonota</i>	Macho	53.2	0.175	-3.65	2.68	Sudáfrica	Cowley, (1997)
*****	Hembra	91.3	0.07	-4.48	2.76	Sudáfrica	*****
<i>Dasyatis pastinaca</i>	Ambos	121.5	0.089	-1.61	3.60	Turquía, Iskenderun	Ismen, (2003)
<i>Dasyatis lata</i>	Macho (25)	136.5	0.06	38.5 cm	3.04	Hawái, USA	Dale y Holland, (2012)
*****	Hembra (28)	207.55	0.03	38.5 cm	3.11	Hawái, USA	*****
<i>Dasyatis pastinaca</i>	Macho (8)	203.13	0.039	-2.00	3.21	Cilician, Turquía	Yeldan <i>et al.</i> , (2009)
*****	Hembra (12)	219.85	0.041	-2.61	3.29	Cilician, Turquía	*****
<i>Hypanus americanus</i>	Macho (11)	62.6	0.53	35.4	3.25	Tabasco, Mex.	Hernández, (2012)
*****	Hembra(13)	121.7	0.08	42.4 cm	3.07	Tabasco, Mex.	*****
<i>Hypanus americanus</i>	Hembra(13)	150.8	0.11	-1.61	3.39	Cautiverio, Florida	Henningsen y Leaf, (2010)
*****	Macho(12)	67.4	0.44	-0.93	3.30	Cautiverio Florida	*****
<i>Dasyatis diptera</i>	Hembra	92.4	0.05	-7.61	2.63	B.C.S. México	Smith <i>et al.</i> , (2007)
*****	Macho	62.2	0.10	-6.80	2.58	B.C.S. México	*****
<i>Dasyatis violácea</i>	Macho	74	0.35		3.28		Mollet <i>et al.</i> , (2002)
*****	Hembra	116	0.2		3.42		*****

***** son parámetros para la misma especie, pero distinto sexo. AD: ancho de disco. (ϕ): Factor de condición.

Modelos: (VB3) Von Bertalanffy y (VB2) Von Bertalanffy de dos parámetros.

La edad de madurez sexual estimada hasta ahora a partir de los parámetros de crecimiento por los modelos von Bertalanffy para machos y hembras de *H. americanus* es de 2.2 y 6.9

años, respectivamente. La longevidad calculada es de 54 años para hembras y 8 años machos (Hernández, 2012). En cautiverio los intervalos de madurez sexual estimados van de 3 a 4 años en machos y de 5 a 6 años para hembras (Henningsen y Leaf, 2010).

III. Justificación

En virtud de la escasa información disponible acerca de la edad y la descripción del crecimiento de *H. americanus*, a pesar de su amplia distribución geográfica, de su importancia como recurso de interés pesquero en la costa central del golfo de México, y tomando en cuenta la variabilidad observada con base en los parámetros de crecimiento estimados para el género, la información precisa acerca de la composición de edades y la descripción del crecimiento de esta especie resulta relevante, para proveer de parámetros verosímiles básicos en el estudio de la dinámica poblacional y para la evaluación de la dinámica del stock de la raya blanca en esta región.

IV. Hipótesis

Dado que *H. americanus* ha estado sujeta a una presión pesquera durante la última década y sin aparente colapso en el golfo de México, entonces ésta es un recurso con tasas de crecimiento individual más acelerado de lo teóricamente esperado para un elasmobranquio típico y/o con variabilidad intraespecífica significativa, lo que la hace menos propensa a colapsos por explotación pesquera de mediana escala como la pesca artesanal.

V. Objetivo

Determinar la edad y describir el crecimiento individual seleccionando el mejor modelo, con base en el enfoque multimodelo, y la variabilidad entre sexos para *H. americanus*, capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México, a partir de la interpretación de lecturas en vértebras.

Objetivos particulares

1. Comprobar la proporcionalidad entre el tamaño de la vértebra y el aumento somático del ancho de disco (AD) de *H. americanus* capturadas en la costa central del golfo de México.
2. Estimar la precisión de los conteos de bandas de crecimiento.
3. Evaluar la periodicidad de formación de bandas de crecimiento en vértebras de *H. americanus*.
4. Estimar los parámetros de crecimiento de la raya blanca *H. americanus* capturada en la costa central del golfo de México con base en el enfoque multimodelo.

VI. Material y método

6.1.-Trabajo de campo

Las vértebras usadas para el estudio provienen de muestras de raya blanca colectadas a través del proyecto tiburón del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA), capturadas frente a la costa central del golfo de México durante el periodo marzo 2019 - febrero 2020 (Fig. 1).

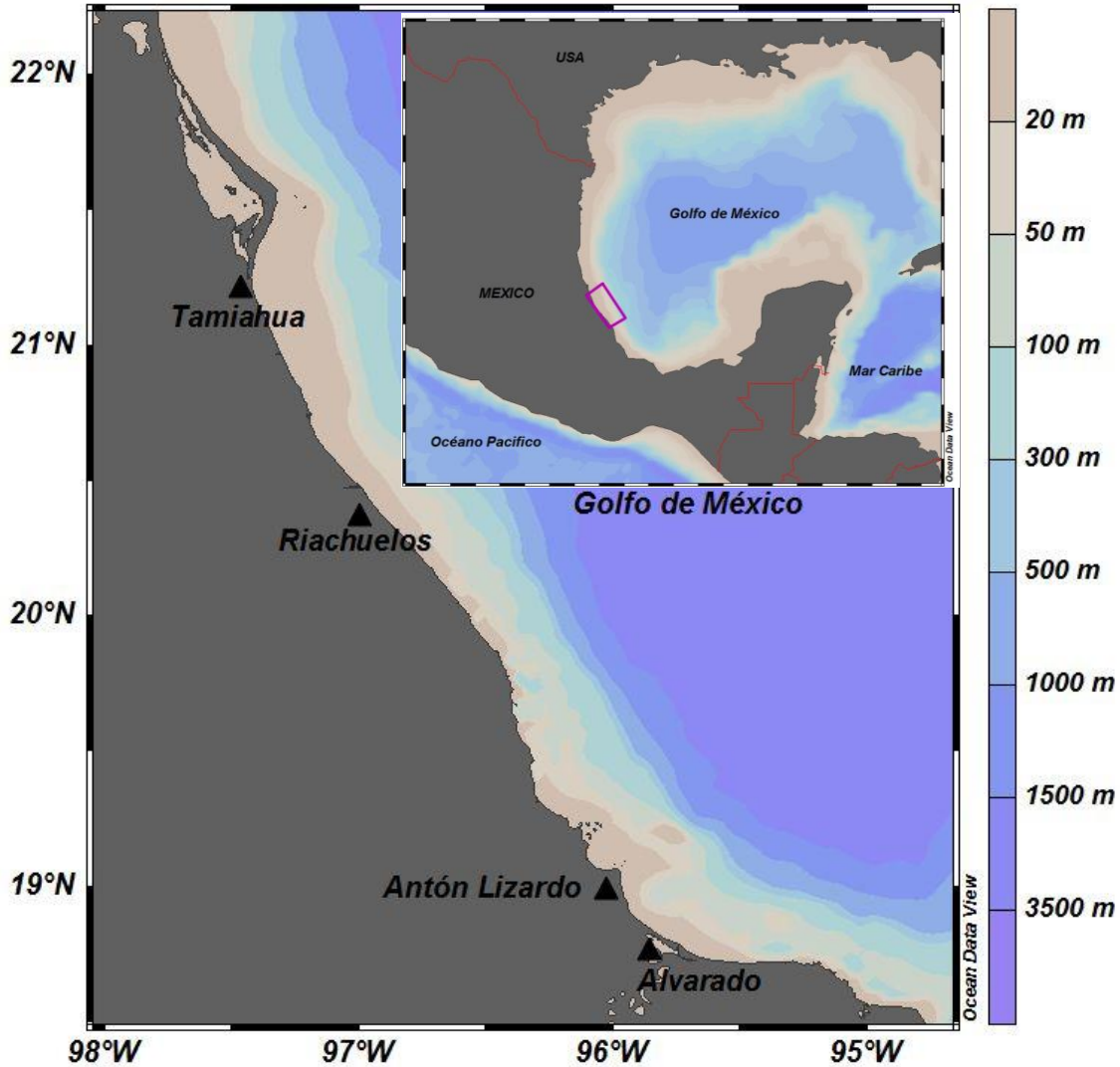


Figura 1. Puntos de colecta de muestras vertebrales de *H. americanus* capturadas por pesca artesanal en la costa central del golfo de México. Rectángulo color magenta representa la zona de captura de la flota pesquera artesanal.

De cada individuo muestreado se tomaron los siguientes datos: medida del ancho de disco de con cinta métrica y precisión 0.5 cm, identificación del sexo, número de vertebrae extraídas, zona de captura y fechas de colecta.

Cada sección de vértebras fue extraída de la zona post-synarcual, superior a la zona de inserción de la aleta pélvica (Fig. 2), se tomaron de 5 a 10 discos vertebrales por individuo, los cuales se limpiaron superficialmente removiendo manualmente restos de tejido muscular y conectivo, por último, fueron etiquetadas y preservadas en frío.



Figura 2. Zona de extracción de las secciones vertebrales de *H. americanus* capturado en la costa central del golfo de México.

6.2.-Limpieza y cortes de vértebras

Las secciones de vértebras preservadas congeladas se limpiaron detalladamente enjugando con agua corriente y se quitaron mecánicamente restos de tejidos con bisturí. El tejido conectivo abundante se removió con bisturí y los restos con ayuda de solución de hipoclorito de sodio al 5% por un tiempo aproximado de 5 a 60 min dependiendo del tamaño de la vértebra y la cantidad de tejido (Anislado-Tolentino *et al.*, 2008; 2016). Se procuró no someter las muestras a componentes del cloro por más de 60 minutos, para minimizar la probabilidad de alguna alteración química del calcio y minerales en la vértebra (Mohan *et al.*, 2017). Finalmente se secaron a temperatura ambiente durante 6 horas (Fig. 3).

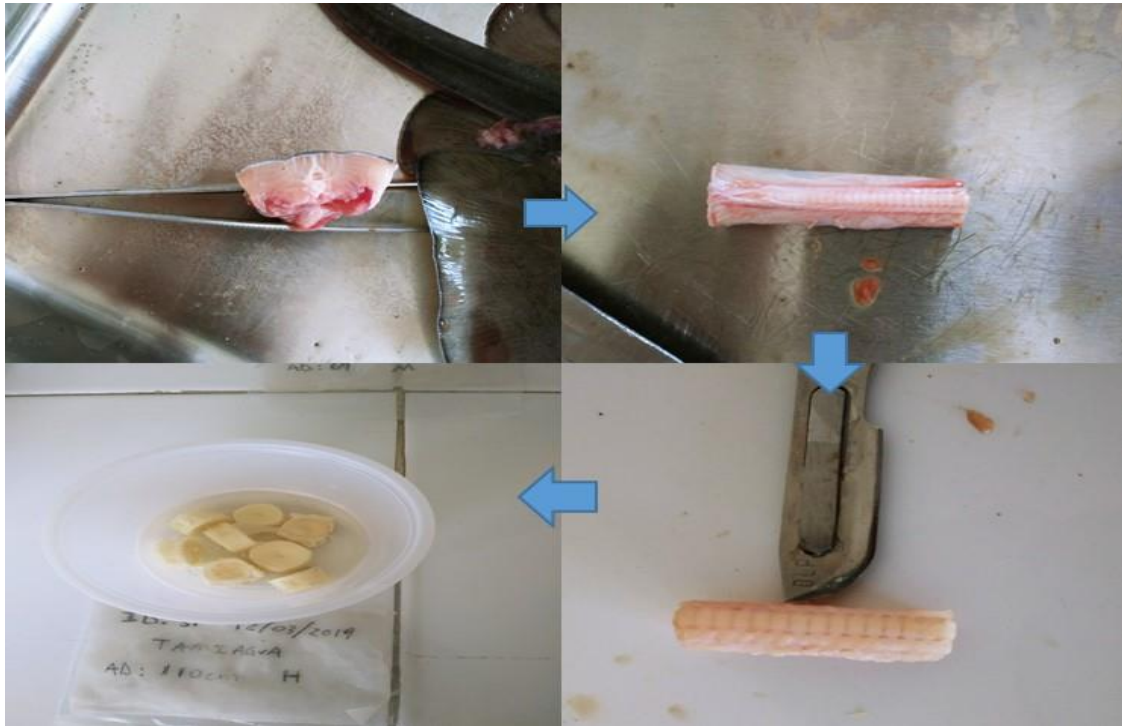


Figura 3. Secuencia esquematizada de la limpieza y tratamiento de vértebras de *H. americanus* capturadas por la flota artesanal de la costa central del golfo México.

El montaje de las vértebras se hizo individualmente sobre porciones de abatalenguas de madera, adheridas con resina epóxica y secadas a temperatura ambiente. Posteriormente se realizaron cortes longitudinales a partir del centro a cada vértebra obteniendo dos secciones de 0.35 mm de espesor (Fig. 4), de acuerdo con las recomendaciones de Anislado-Tolentino y Robinson-Mendoza (2001), procurando cortes no menores al espesor de la vértebra (Anislado-Tolentino *et al.*, 2016), mediante una cortadora ISOMET (BUEHLER).



Figura 4. Fijación y cortes longitudinales de vértebras de *H. americanus* de la costa central del golfo de México.

6.3.-Fotografía de secciones vertebrales

Las secciones vertebrales fueron fotografiadas digitalmente con una cámara de 3 Mp acoplada a un microscópico estereoscópico Motic Plus 2.0. Las vértebras se separaron por tamaños en 2 grupos: 1) pequeñas-medianas y 2) grandes, las primeras, se fotografiaron con objetivo 20x, y las segundas, con objetivo a 10x, ambas a una resolución de 240 x 320 dpi. Cada imagen fue guardada individualmente en formato TIFF. Para la calibración de las imágenes se tomó una fotografía a 10x y 20x de un cuadro de 10 mm de papel milimétrico.

6.4.-Análisis automatizado de bandas de crecimiento

Para minimizar la variabilidad interpretativa y para que el error de lectura de bandas fuera conservativo, se utilizó un sistema automatizado de lectura. Cada imagen se archivó por igual en escala de grises, para el análisis en el programa informático de libre acceso ImageJ (1.8.0).

Las mediciones se realizaron con una interface calibrada previamente, con imágenes de papel milimétrico tomadas a 10x y 20x para cada grupo de vértebras por separado.

De cada imagen se obtuvieron los siguientes datos: total de bandas traslucidas o hialinas, tipo de borde formado o en formación en el extremo más distal, radio vertebral (pixel por mm) medido desde el foco al borde exterior de la vértebra y las distancias del foco a cada par de bandas formadas (Fig.5).

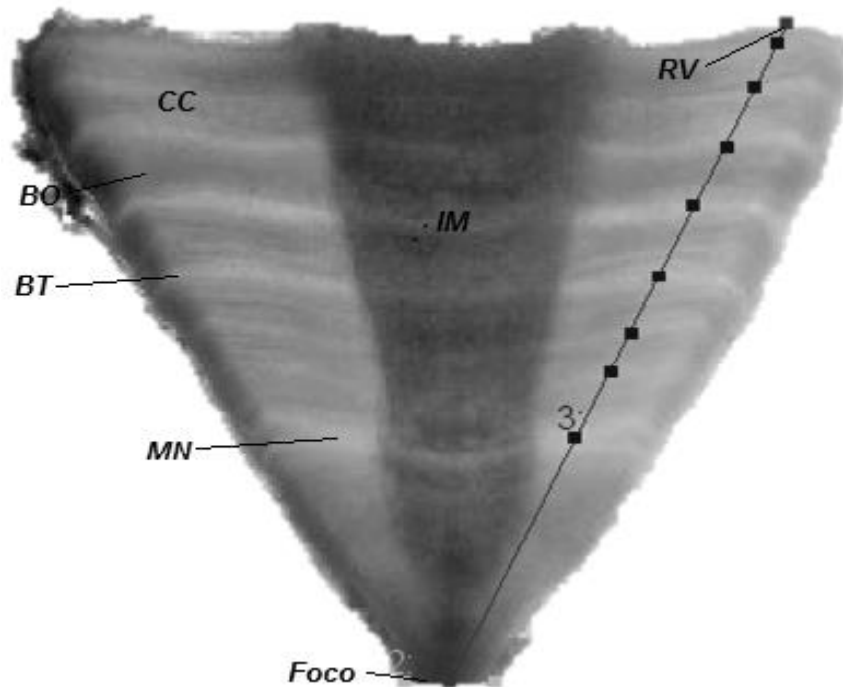


Figura 5. Corte longitudinal de una vértebra de *H. americanus* capturada en Alvarado, Veracruz en el mes de agosto con 7 bandas traslucidas (cuadros negros). MN: Marca de Nacimiento, CC: *Corpus Calcareum*, IM: Intermedialina, BO: Banda Opaca, BT: Banda Traslucida, RV: Radio Vertebral marcado con línea negra.

6.5.- Proporcionalidad vertebral con el crecimiento somático del individuo

Se utilizó la relación del RV vs AD del conjunto total de organismos para constatar la proporcionalidad entre el tamaño de los organismos y sus vértebras a través de un modelo lineal, y así determinar si las vértebras son apropiadas para la estimación de la edad y crecimiento, mediante la siguiente fórmula:

$$AD = b (RV)+a$$

Dónde: AD es el ancho de disco, RV el radio vertebral, a y b son las constantes de la regresión lineal.

6.6.-Identificación de bandas de crecimiento

La determinación del número y tipo de bandas de crecimiento se realizó con base en el método de lectura automatizado de Aguirre (2019), aplicado en la raya *Myliobatis californica*, se asume que el método es válido para *H. americanus*. Se basa en perfiles de escalas de grises con transectos digitales de un pixel de ancho, trazados a ambos lados de la vértebra desde el foco hasta el borde de cada vértebra (Fig. 5) para obtener el valor de gris de cada pixel. Los perfiles de escalas de grises se trazaron manualmente con la herramienta ImageJ (1.8.0). Los transectos midieron de 400 a 1500 pixeles (radio vertebral) dependiendo del tamaño de la vértebra y los valores de grises que van de 0 (negro) a 255 (blanco), así los picos en los perfiles representan las bandas traslucidas y los valles a las bandas opacas.

Una vez obtenidos los perfiles de ambos lados de la vértebra, se evaluó la correspondencia entre ellos aplicando correlaciones cruzada individuales para contabilizar la variabilidad intra-individual de bandas y descartar bandas falsas de crecimiento en el *Corpus Calcareum* (CC).

Para maximizar el contraste de los picos y los valles de los perfiles, se eliminó el ruido de alta frecuencia de las series de grises, mediante suavizado por medias móviles de 20 pixeles.

Posteriormente, se aplicaron correlaciones cruzadas para evaluar la similitud y el desfase entre ambos histogramas utilizando el paquete estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001), buscando un alineamiento óptimo entre ambas series de datos. Se tomaron en cuenta los valores de correlación cruzada superiores a ($r= 0.80$) (Aguirre, 2009) como alineamiento óptimo y un desfase de hasta 15 pixeles entre series, valor que permite visualizar el contraste máximo y disminuye la variabilidad.

Se determinó la marca de nacimiento (MN) en cada fotografía de las vértebras como la primera banda traslucida completamente definida en el cuerpo calcáreo cercana al foco (Fig. 5). Cada banda reconocida fue señalada a través de la extensión Otoliths_1.8.ojj de la herramienta ImageJ (1.8.0). Para verificar la formación de la marca de nacimiento se utilizó

el retrocálculo, a meneara de determinar si la primera banda se forma a la talla promedio de nacimiento.

6.7.-Conteo de bandas de crecimiento

El total de pares de bandas por vértebra se contabilizó a partir de las bandas traslucidas presentes en cada estructura. Para corroborar el número total se calculó la pendiente entre cada par de puntos sucesivos de los perfiles de grises ($X_1, Y_1; X_2, Y_2$) de ambas series, los valores de pendiente positivos o ascendentes corresponden a bandas traslucidas y los valores negativos y/o descendentes se consideran bandas opacas, se utilizó la siguiente formula:

$$m = \frac{Y_2 - Y_1}{X_2 - X_1}$$

Donde m es la pendiente entre los puntos, X_1 y X_2 son las distancias en pixeles de los perfiles de gris de las vértebras, y Y_1 y Y_2 son los valores de escala de grises de la vértebra.

Los valores de pendiente calculados se observaron sobrepuestos a los gráficos de los perfiles de grises del lado derecho de cada vértebra.

Para estimar la precisión de las lecturas de las bandas de crecimiento se utilizó el coeficiente de variación, CV de Chang (1982), el cual es ampliamente utilizado por ser el más robusto para estudios de edad, ya que considera el número de conteos y de bandas. Utilizamos la siguiente formula:

$$CV = 100 * \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2}}{R - 1} \cdot \frac{1}{X_j}$$

Donde R es el número de veces que ha sido leída la muestras, X_{ij} es la determinación de la lectura i del pez j , X_j es la estimación de las lectura media de los peces j . El CV ayuda a medir la variabilidad entre los diferentes conteos de bandas en un individuo. De acuerdo a Campana (2001) la mayoría de estudios de edad son aplicados con valores de CV menores a 7.6% aunque no existe un valor a priori de precisión.

Se construyó un gráfico de sesgos para visualizar el grado de coincidencia entre las lecturas automatizadas de las bandas de crecimientos entre ambos lados de cuerpo calcáreo de la

vértebra, tomando en cuenta que el lado derecho es el eje x y el izquierdo el eje y. Se calculó el porcentaje de acuerdo (PA) para estimar la precisión de las lecturas de edad en ambos lados del *corpus calcareum* utilizando la fórmula de Goldman, (2004):

$$PA = \frac{\text{No. de acuerdos}}{\text{No. de lecturas}} * 100$$

También se estimaron las diferencias en el número de bandas contabilizadas entre el lado derecho e izquierdo de la vértebra para cuantificar intervalos de error de 1 (+/- 1 año), 2 (+/- 2 años) y 3 (+/-3 años).

Las señales de valores ascendentes (bandas traslúcidas) dobles o triples cercanos al borde de la estructura, se corroboran con las imágenes vertebrales, sobre todo en vértebras de mayor tamaño donde se dificulta la identificación de bandas que están agrupadas o sobrepuestas.

6.8.-Validación de la periodicidad de bandas de crecimiento

Se usó el método indirecto de Análisis de Incremento Marginal (AIM). Consiste en comparar el ancho de la última banda en desarrollo (o par de bandas) y compararlo con el ancho del último par de bandas completas, así, sus valores medios estarán relacionados con el mes de captura de los individuos (Cailliet y Goldman, 2004). Es un método robusto cuando se aplica por grupos de edad o estadios de madurez, los cuales muestran menor dificultad de medición y menor traslape entre bandas, y a su vez deben mostrar diferencias significativas entre los grupos de cada mes (Campana, 2001).

Se utilizó el método propuesto por Conrath *et al.* (2002), ya que es la técnica más apropiada para validar la periodicidad de la deposición de bandas en condriectios (Cailliet *et al.*, 2006), con la siguiente expresión:

$$MIR = MW/PDW$$

Donde MIR es el índice de incremento marginal, MW es el ancho de margen del último par de bandas formado y PDW es el ancho del penúltimo par de bandas ya formado (Fig. 6).

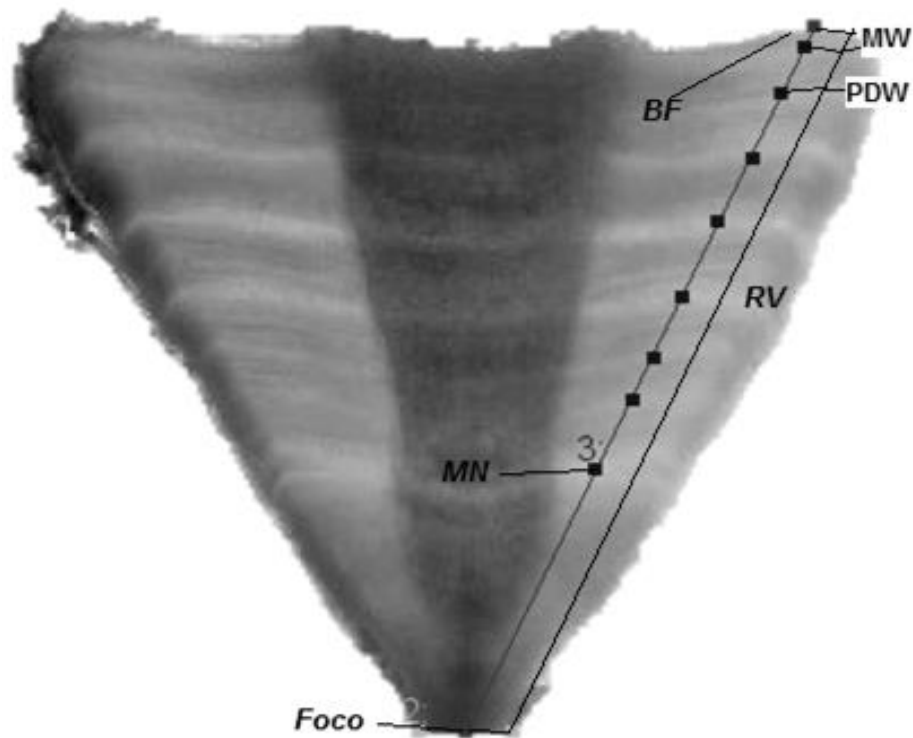


Figura 6. Corte longitudinal de vértebra de *H.americanus*. Rv: radio vertebral, MN: marca de nacimiento, BF: Borde en formación, MW: es el ancho de margen del último par de bandas o banda, PDW: es el ancho del penúltimo par de bandas completamente formados, Cuadros negros indican: las bandas traslucidas presentes.

Se evaluó la tendencia de formación de bandas mensualmente mediante el incremento marginal promedio, y se contrastó con una prueba paramétrica de ANOVA de una vía.

Adicionalmente, se utilizó el análisis de borde que consta de verificar el tipo borde (opaco o traslucido) en formación en la vértebra. Los conteos obtenidos se agruparon porcentualmente para cada mes. También, se aplicó una prueba de correlación cruzada entre los valores mensuales de bandas opacas y la temperatura superficial del mar en el área de estudio. Los datos de temperatura superficial del mar estimados por sensores remotos (MODIS-Aqua) fueron tomados de la interfaz de visualización e información en línea de la NASA: Giovanni (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/#service>). La resolución espacial de los datos fue de 4 km y de temporalidad mensual para el periodo de estudio.

6.9.-Retrocálculo

Se utilizó el método de retrocálculo de Francis (1990) para estimar el tamaño previo de ancho de disco (AD) de la raya en el momento al cual se forma un par de bandas de crecimiento, a través de las medidas de la radio de vértebra (RV) y (AD) al momento de la captura del organismo (Francis, 1990; Cailliet y Goldman, 2004), bajo la siguiente ecuación:

$$Li = -\left(\frac{a}{b}\right) + \left(Lc + \frac{a}{b}\right) \left(\frac{RVi}{RVc}\right)$$

Donde Li es la talla retrocalculada, a y b provienen de la regresión entre (AD) y (RV), Lc es la talla de captura del individuo, RVc es radio de la vértebra del individuo al momento de captura y RVi es el radio de la vértebra a la edad i o anillos formados previamente.

6.10.-Enfoque multimodelo y selección del mejor modelo de crecimiento

Para la descripción verosímil del crecimiento individual por sexos se recomienda el uso del enfoque multimodelo, debido a que se puede discriminar entre modelos a partir de la bondad de ajuste y considerando el principio de parsimonia (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014), por lo tanto, se propone utilizar los siguientes tres modelos candidatos, y de ellos, dos tienen dos versiones distintas con dos y tres parámetros.

El modelo de 3 parámetros (VB 3) (von Bertalanffy, 1938):

$$AD = AD_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

El modelo modificado de von Bertalanffy de 2 parámetros (VB 2) (Cailliet *et al.*, 2006):

$$AD = AD_{\infty} - [(AD_{\infty} - AD_0)e^{-Kt}]$$

El modelo de Gompertz de 3 parámetros (Ricker, 1975):

$$AD = AD_{\infty}(e^{-e^{-K(t-t_0)}})$$

El modelo Gompertz de 2 parámetros (Ricker, 1975):

$$AD = AD_0 * \left\{ e^{\left[\ln\left(\frac{AD_{\infty}}{AD_0}\right) * (1 - e^{(-Kt)}) \right]} \right\}$$

El modelo logístico de 3 parámetros (Ricker, 1979):

$$AD = \frac{AD_{\infty}}{(1 + e^{(-K(t-t_0)})})$$

Donde: AD_{∞} es talla asintótica, K describe la velocidad a la cual los individuos alcanzan la talla asintótica, t_0 es la edad teórica a la talla 0 y AD_0 es la talla promedio de los neonatos recién nacidos de *H. americanus* estimado a partir del retrocálculo.

La estimación de los parámetros para cada modelo por sexos, se llevó a cabo por procesos iterativos, minimizando la función objetivo a partir de la sumatoria del logaritmo negativo de verosimilitud (Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.*, 2011):

$$-\ln L(\theta/\text{datos}) = \sum_{i=0}^n -\frac{1}{2} \ln 2\pi - \frac{1}{2} \ln(\sigma^2) - \frac{(O_i - C_i)^2}{2 * \sigma^2}$$

Donde $-\ln L$ es el logaritmo natural negativo de verosimilitud del modelo, θ es el número de parámetros de cada modelo candidato, σ es la varianza total, O_i es la talla promedio observada y C_i es la talla promedio calculada por el modelo.

Para seleccionar el modelo de crecimiento individual candidato ganador, se utilizó primero el criterio de información de Akaike (AIC, siglas en inglés) (Akaike, 1973), el cual mide la aproximación del modelo calculado con los datos observados, el valor AIC más bajo corresponde al mejor modelo (Wang y Liu, 2006; Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014). La expresión de AIC es la siguiente:

$$AIC = (-\ln L * 2) + (2 * \theta)$$

Donde $-\ln L$ es el logaritmo natural negativo de verosimilitud del modelo y θ es el número de parámetros de cada modelo candidato.

Posteriormente, para determinar si el o los modelos son estadísticamente plausibles, se estimaron las diferencias de Δ_i Akaike de acuerdo a Burnham y Anderson (2002), con la siguiente fórmula:

$$\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_{c,min}$$

Donde $AIC_{c,i}$ son los valores de AIC estimados para otros modelos candidatos y $AIC_{c,min}$ es el mejor modelo de acuerdo al AIC. Los modelos con valores $\Delta_i < 2$ son de alto soporte

estadístico y pueden considerarse como descriptores verosímiles, modelos con $4 < \Delta_i < 7$ son de soporte estadístico regular y valores con $\Delta_i > 10$ carecen de soporte estadístico y no deben ser considerados.

Finalmente, para la selección en su caso un modelo ganador, se cuantificó la evidencia a favor de cada modelo candidato, a través de los valores ponderados de Akaike (Guzmán-Castellanos *et al.*, 2014) (W_i):

$$W_i = \frac{\exp(-0.5 * \Delta_i)}{\sum_{K=0}^n \exp(-0.5 * \Delta_i)}$$

Donde W_i es el valor ponderado de Akaike para el modelo y Δ_i el indicador del desempeño de cada modelo candidato. Los modelos con valor $W_i > 0.90$ cercanos a 1 son considerados modelos candidatos ganadores para los datos observados. (Johnson y Omland, 2004).

Se compararon las curvas de crecimiento entre sexos para todos los modelos de crecimiento mediante la prueba de kimura (Kimura, 1980; Haddon, 2011), para determinar si existen diferencias entre el crecimiento de machos y hembras.

6.11.- Edad de madurez aproximada

La edad teórica de primera madurez sexual, fue calculada a partir de los parámetros de crecimiento individual y por las estimaciones de talla de primera madurez procedentes de estudios de reproducción por medio de la siguiente ecuación de Sparre y Venema (1997):

$$t_{50} = \frac{\ln(AD_{\infty} - AD_{50\%} / AD_{\infty} - AD_0)}{-k}$$

En donde: $AD_{50\%}$ es la talla a la que el 50% de los organismos de la población es maduro sexualmente, la talla $AD_{50\%}$ fue obtenida para ambo sexos de Ramírez-Mosqueda *et al.* (2012), debido a la cercanía geográfica entre las zonas de estudio y por ser una estimación directa de madurez con 76.4 cm para hembras y 51.7 cm para machos. Los parámetros AD_0 , K y AD_{∞} son los resultantes de los modelos de crecimiento von Bertalanffy de 2 parámetros. Y definimos como juveniles a todos los individuos menores a la $AD_{50\%}$.

La E50% se estima como parámetro complementario informativo sobre la dinámica de la especie que ayude a validar la coherencia biológica de los parámetros de crecimiento estimados y si existe cercanía o no de *H. americanus* a los típicos estrategias k.

VII. Resultados

Se obtuvo un total de 187 muestras de vértebras de *Hypanus americanus* provenientes de localidades costeras de la zona central del golfo de México durante el periodo de 2017 al 2019, pertenecientes a los meses de marzo a noviembre (Fig. 7), con más abundancia en agosto con 22.9 % del total y para el año 2019 con 87 % del total para este año, con dominio de capturas de machos para los años 2018-2019.

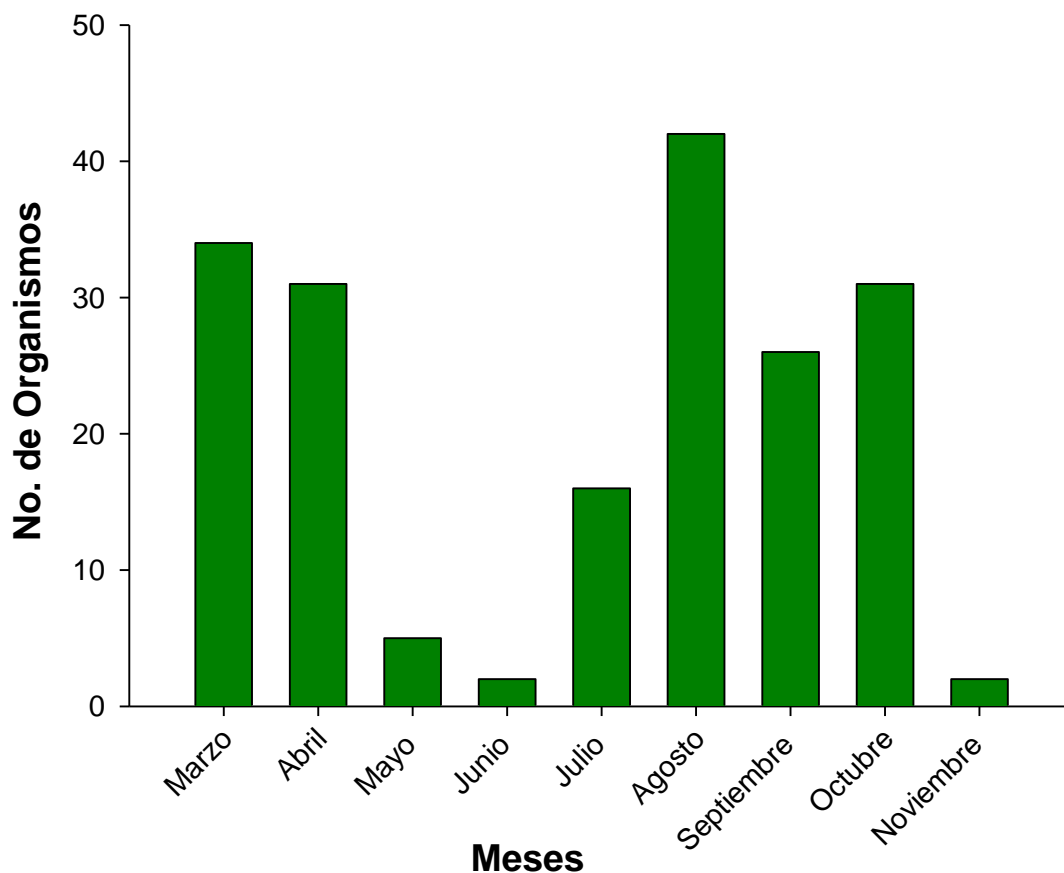


Figura 7. Agrupación mensual de muestras de vértebras de *H. americanus* colectada en la costa central del golfo de México en el periodo del 2017 a 2019.

Los machos representaron 51 % del total de muestras y las hembras el 49 %. El 80% de las muestras provienen de la localidad Tamiahua, seguido por Riachuelos con 6 %, Antón Lizardo con 4 %, Alvarado con 4 % y el resto proveniente de la zona central de Veracruz para las localidades de Escolleras, Mata de Uva y Zapote con 6 % en conjunto. La zona de captura de la flota artesanal es similar para las localidades como se expresa en (Fig. 1).

7.1.- Estructura de tallas

La amplitud de tallas total fue de 27.5 a 122 cm AD con valor modal principal de 50 a 60 cm y un segundo valor modal de 100 a 110 cm en hembras. Las hembras poseen una media de 71.6 cm (AD) (SD = +/-22.32 cm; n=92), con tallas que oscilan de los 30 a 122 cm de AD y los machos con media de 62.9 cm de AD (SD = +/- 11.1 cm; n= 95) con una distribución unimodal menos amplia (27 cm a 84 cm de AD) (Fig. 8). La talla difirió significativamente entre sexos (U Mann-Whitney= 3624; p=0.044) con hembras significativamente más grades que los machos.

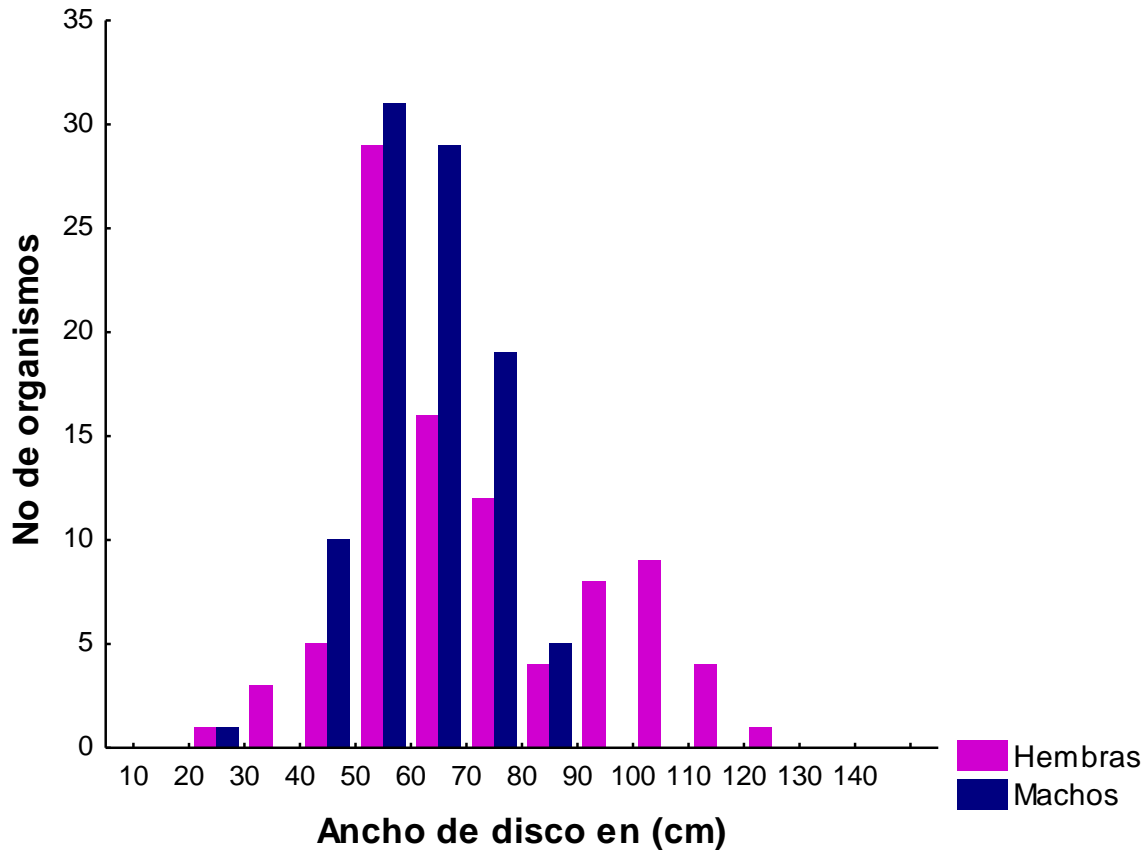


Figura 8. Estructura de tallas por sexos de *H. americanus* colectadas en la costa central del golfo de México durante el periodo 2016 a 2019 (n = 187).

7.2.- Relación RV vs AD

La relación entre el radio vertebral (RV) y la talla de ancho de disco (AD) fue lineal y significativa ($r^2 = 0.884$; $p < 0.001$), confirmado que las estructuras vertebrales son útiles para la estimación del crecimiento. Las pendientes de las regresiones entre ambos sexos no difirieron entre sí ($p = 0.066$), por lo cual, se calculó una regresión lineal conjunta (Fig. 9).

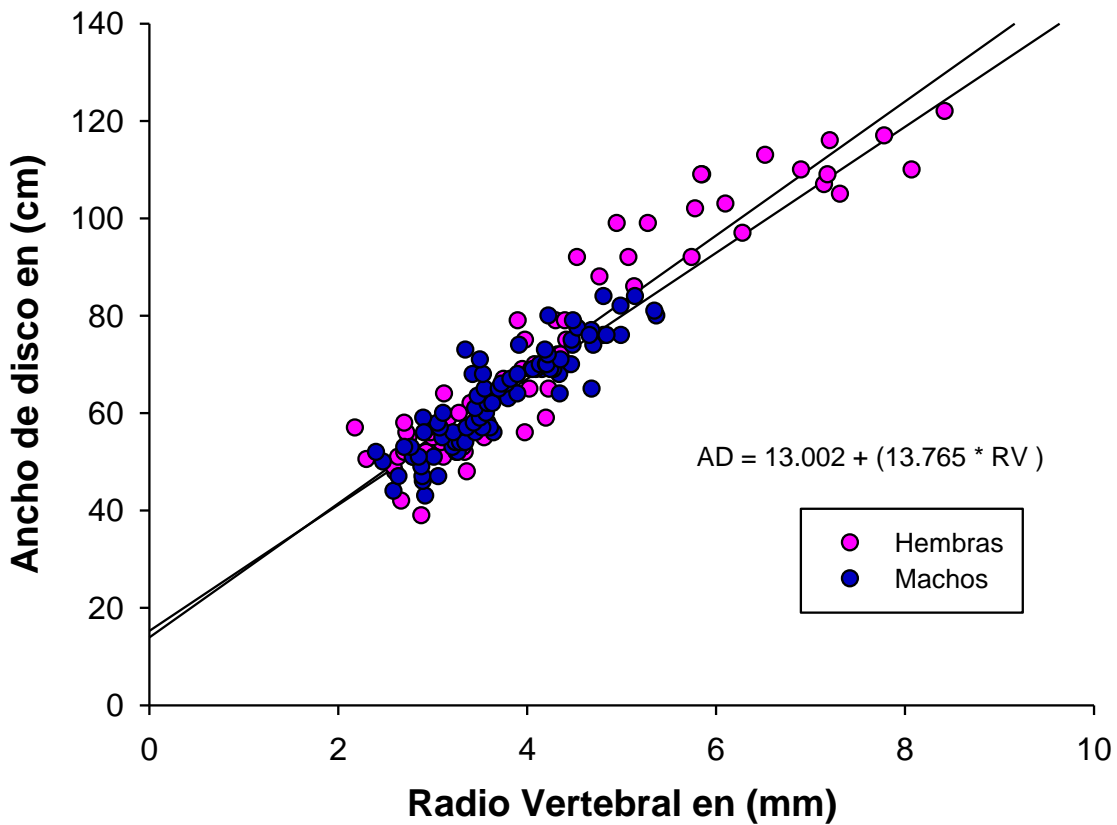


Figura 9. Regresión lineal entre el radio vertebral (RV) y el ancho de disco (AD) de *H. americanus* por sexos capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México, durante el periodo 2016 a 2019 (n = 164).

7.3.- Periodicidad de formación de bandas de crecimiento.

El incremento marginal mensual osciló entre 0.77 en mayo a 0.45 en septiembre (Fig. 10) para individuos con intervalo de edad de 1 a 7 años (n = 71), sin diferencias significativas entre los meses (ANOVA; p = 0.373). A pesar de no existir diferencias significativas, se visualiza un aparente pico en el mes de mayo.

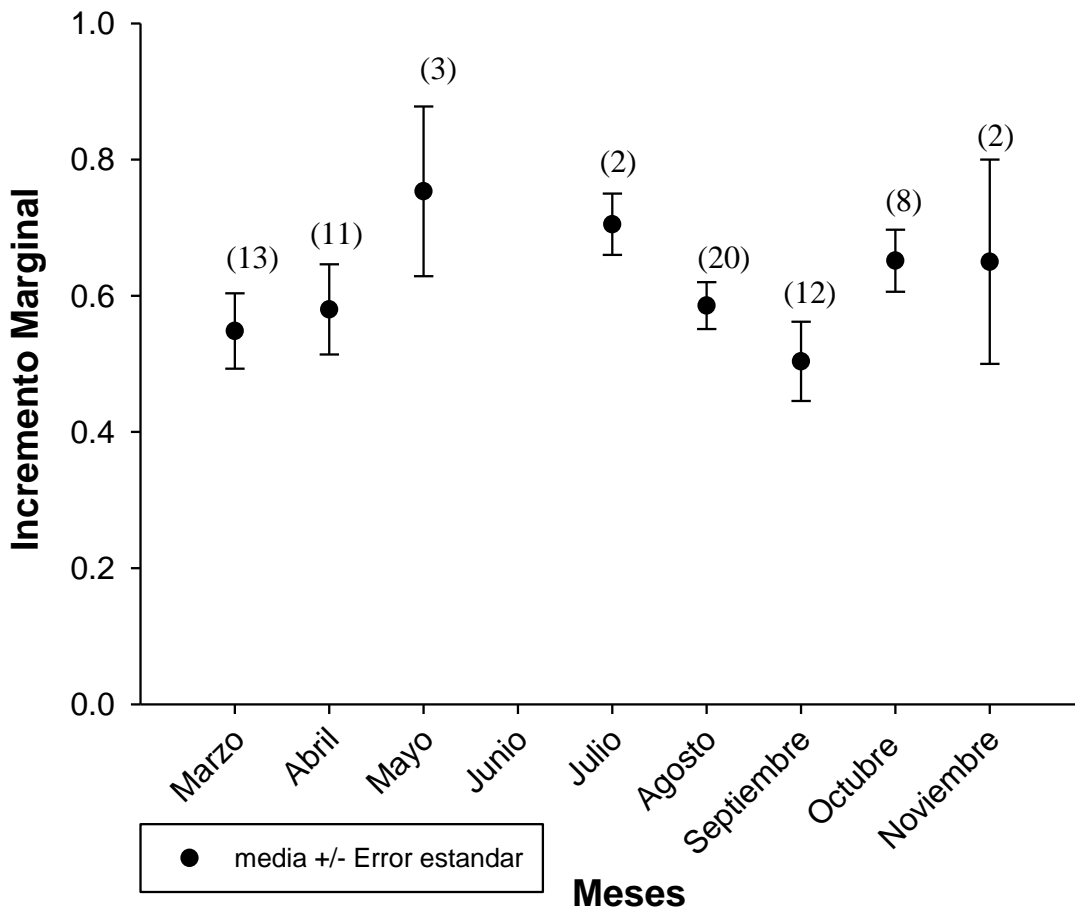


Figura 10. Tasa de incremento marginal por mes de vértebras de *H.americanus* capturadas por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.

El mayor porcentaje de bandas opacas ocurrió entre los meses de mayo a julio, y las bandas translúcidas en los meses septiembre y octubre. Para los meses de junio y noviembre solo se obtuvieron dos individuos por mes (Fig. 11). Las bandas opacas dominaron en todos los meses con respecto a bandas translúcidas.

La correlación cruzada (CC) mostro una relación positiva significativa ($r = 0.662$; $p = 0.05$) entre el porcentaje de bandas opacas con la temperatura superficial alta. Se estimó un desfase de hasta 2 meses entre la formación del máximo de bandas opacas con respecto al máximo de temperatura media superficial del mar (TSM). Fue posible visualizar una tendencia de formación de un par de bandas opaco-traslúcida en relación a la temperatura anualmente, es decir, a partir de los picos de TSM máxima se forma las bandas opacas de mayor crecimiento.

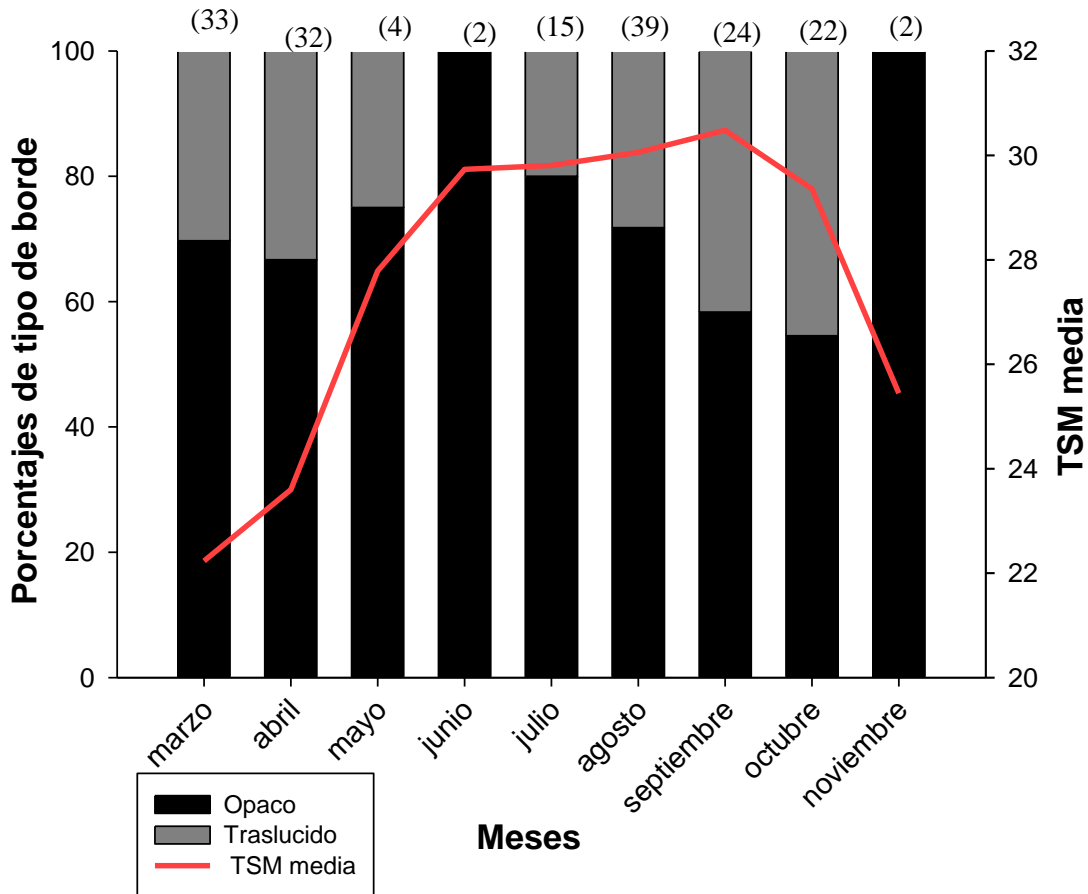


Figura 11. Relación mensual entre la temperatura superficial del mar y el porcentaje de borde vertebral por mes de *H. americanus* capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.

7.4.- Conteo de bandas de crecimiento

Debido a la carencia de neonatos de *H. americanus* en el muestreo, se asumió que la primera marca traslucida bien definida se forma al nacer como en otros *Dasyatidae* (Cowley, 1997), y por lo tanto la primera banda traslúcida cercana al foco se asumió como marca de nacimiento (Fig. 6) y partir de ella se contabilizaron los pares de bandas formados. La formación de la banda de nacimiento se verificó por medio del retrocálculo, comprobando que la banda se forma a tallas similares la de nacimiento (Fig.15).

La correspondencia entre el patrón de lectura en los perfiles de grises izquierdo y derecho de las vértebras fue elevado ($r > 0.84$) en el 83% del total de las muestras, lo cual significa que

se puede utilizar cualquier lado de la vértebra para contabilizar las bandas de crecimiento. El 17 % de muestras obtuvieron valores ($r \leq 0.83$) (Fig. 12). Las lecturas para ambos lados del cuerpo calcáreo de la vértebra mostraron una conservación óptima del error con bajo sesgo desde 1 hasta 11 pares de bandas, y de 12 pares de bandas en adelante la discrepancia aumentó sustancialmente (Fig. 13).

El coeficiente de variación entre las lecturas en ambos lados de la vértebra para el total de las muestras fue de 3.67 %. El porcentaje de acuerdos fue alto (PA = 69.8 %). El intervalo de (+/- 1 año) fue el que obtuvo el mayor número de lecturas diferentes con 25 %, seguido por (+/- 2 años) con 5.1% y (+/- 3 años) con 0.1%.

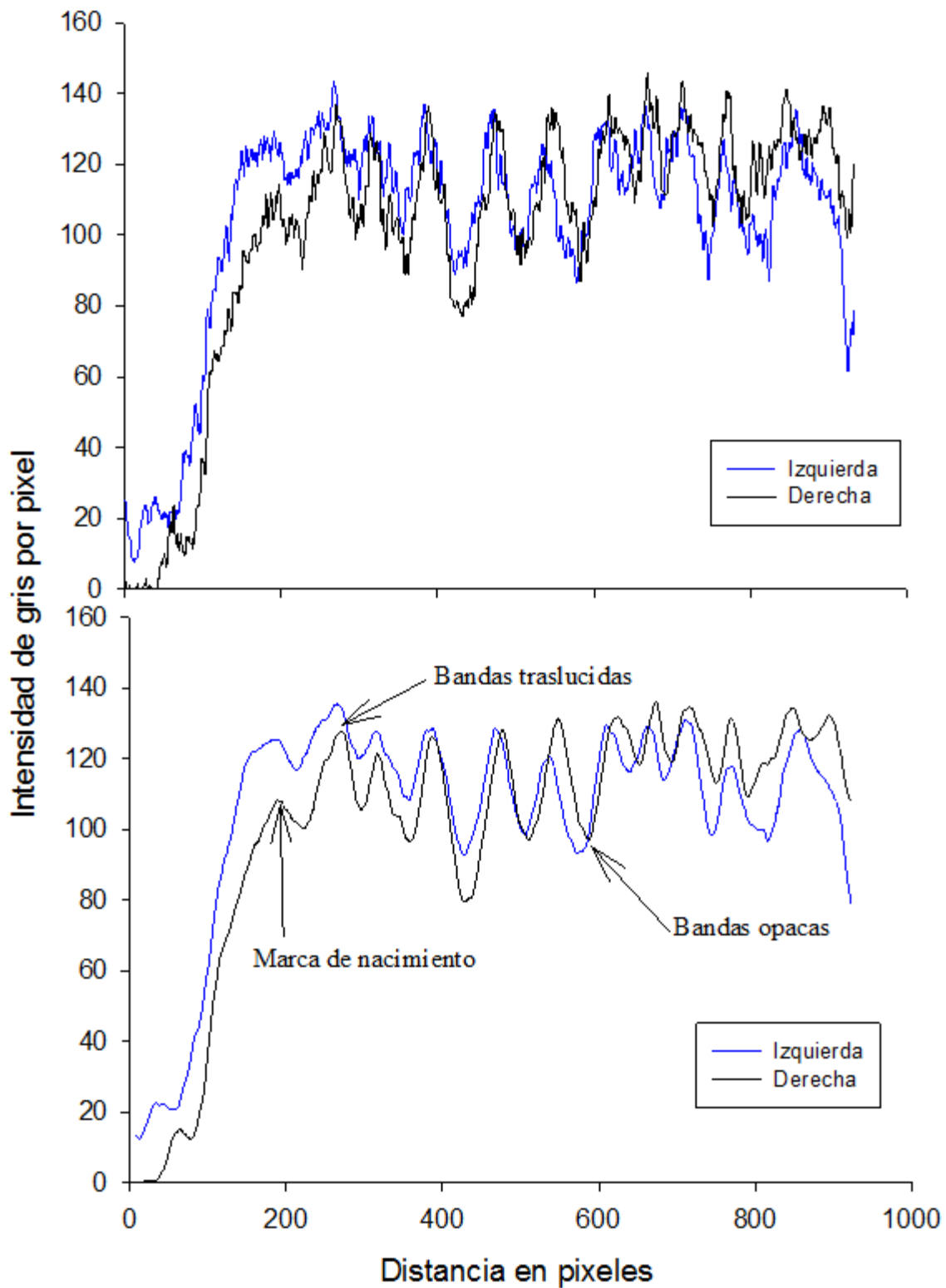


Figura 12. Histogramas de escalas de grises para ambos lados de una vértebra de una hembra de *H. americanus* con talla de 97 cm de ancho de disco y conteo de 11 bandas traslucidas. a) histograma original, b) histograma suavizado aplicando periodo de 20 puntos.

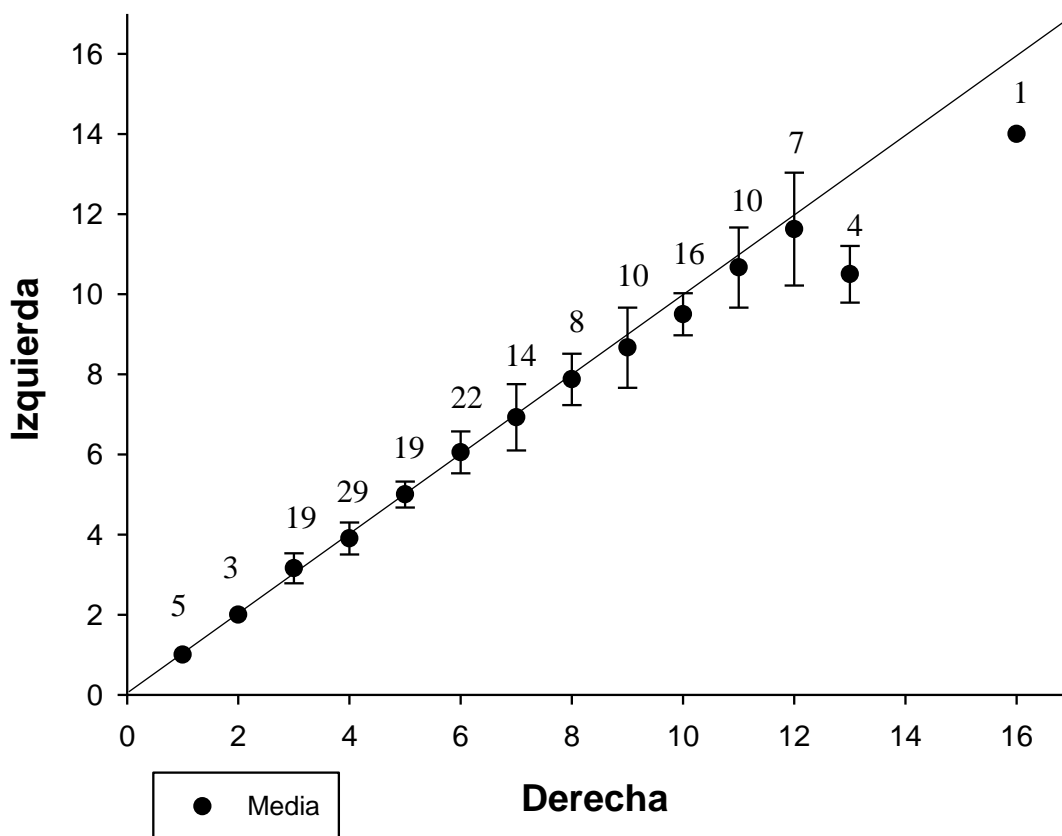


Figura 13. Gráfico de sesgo por edad entre lado izquierdo y derecho de las secciones longitudinales de vértebras. Valores medios y desviación estándar. Línea negra a 45° representa la coincidencia hipotética entre las lecturas de ambos brazos.

7.5.- Estructura de edades

La estructura de pares de bandas está conformada por edades de 1 a 16 años, no se observaron organismos de edades 0, 14 y 15 años. La distribución fue bimodal para ambos sexos a la edad de 4 y 10 años. La estructura de edades para hembras está conformada por 14 grupos de edad (1 a 13, y 16) y machos con 13 grupos de edad (1 a 13). Los grupos de edad de 1 a 5 años representan el 58% del total de los datos para ambos sexos (Fig. 14 y Anexos I).

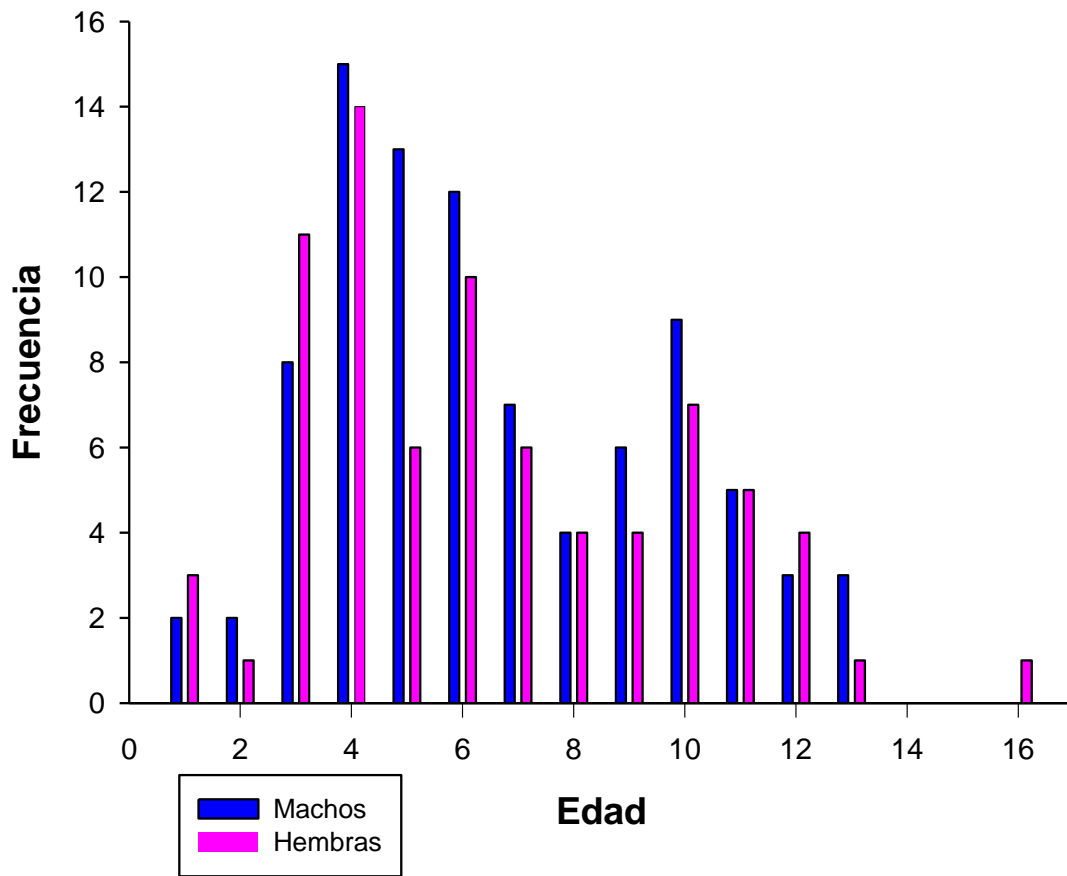


Figura 14. Frecuencia de edades por sexos de *H.americanus* (n=168) capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.

7.6.- Retrocálculo

Se observó crecimiento diferenciado entre las hembras y machos. La talla de nacimiento o edad cero retrocalculada fue de 23.6 cm AD (SD = +/- 4.41 cm) para hembras y de 22.7 cm AD (SD = +/- 3.97 cm) en machos (Fig. 15).

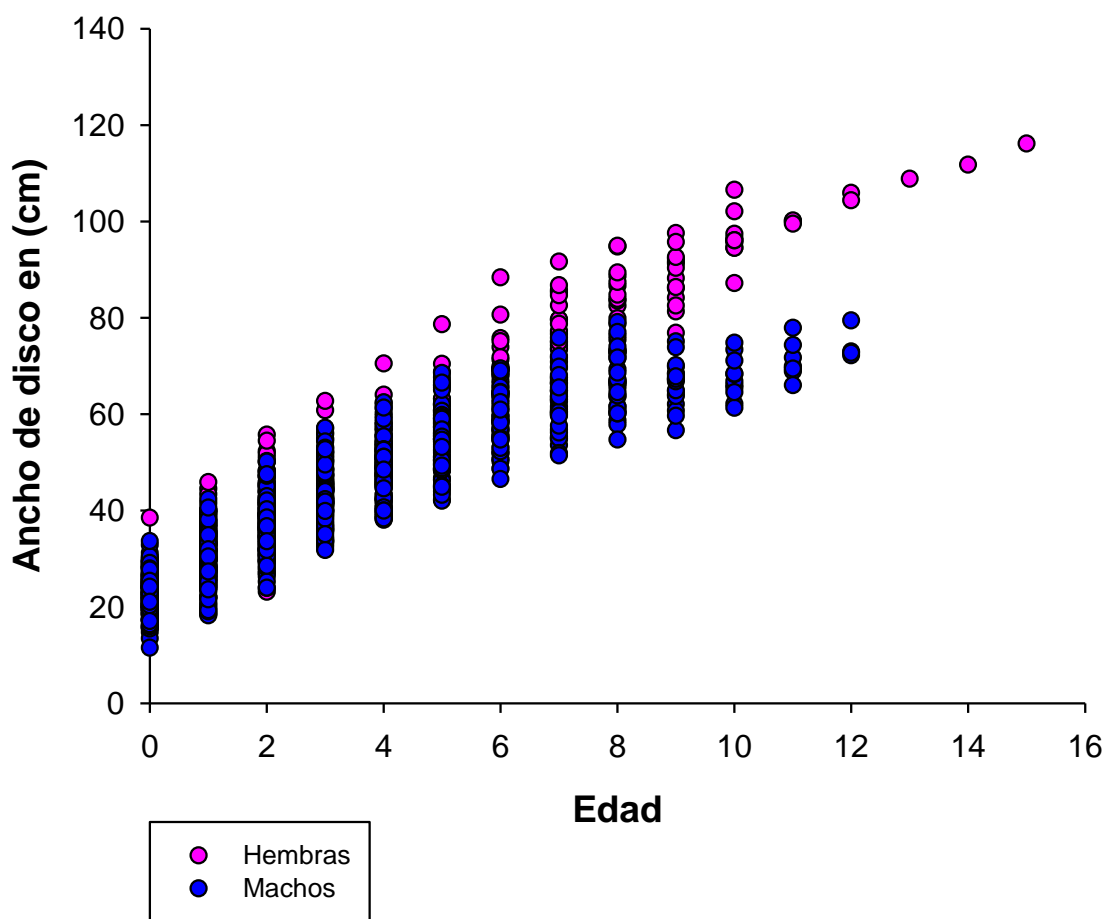


Figura 15. Tallas retrocalculadas por sexos de la raya blanca *H.americanus* capturada por pesca artesanal en la costa central del golfo de México.

7.7.- Estimación de parámetros de crecimiento

El modelo candidato que mejor se ajustó y con mayor soporte estadístico a los datos de edad a la talla de las hembras de *H.americanus* fue el de Gompertz de 2 parámetros con el menor valor AIC, sin embargo no existe un modelo ganador ($W_i > 0.90$). Los parámetros estimados por este modelo fueron $AD_{\infty} = 142.35$ cm y $K = 0.146$. Los modelos de VBF 2 y Gompertz 3 también presentaron soporte estadístico a favor con valores Δ_i menores a 10 (Tabla. III).

Las hembras nacen con un ancho de disco estimado de 23.6 cm, y de acuerdo con el modelo de mayor soporte estadístico (Gompertz 2) esta talla es duplicada a los 3 años y el 50% de crecimiento con respecto a AD_{∞} se alcanza a los 7 años (Fig. 16).

Tabla II. Parámetros estimados para los modelos de crecimiento candidatos ajustados a los datos de talla a la edad retrocalculados y observados de hembras de *H. americanus* en la costa central del golfo de México.

Modelos	AD_{∞}	K	T_0	AD_0	σ	AIC	Δ_i	W_i
VB 3	215.08	0.040	-2.42	-	0.027	-66.561	13.37	0.001
VB 2	294.68	0.028	-	23.6	0.006	-79.419	0.51	0.382
Gompertz 3	145.60	0.138	4.11	-	0.006	-76.577	2.84	0.119
Gompertz 2	142.35	0.146	-	23.6	0.006	-79.939	0	0.496
Logístico 3	125.86	0.251	5.48	-	0.012	-66.120	13.29	0.000

Nota: Números en negrita representan los menores AIC y Δ_i de los modelos con alto soporte estadístico.

En cuanto a los machos, el modelo de von Bertalanffy de dos parámetros VB 2 fue el de mejor soporte estadístico y el único modelo ganador ($W_i = 0.99$). Los parámetros obtenidos para este modelo fueron $AD_{\infty} = 88.89$ y $K = 0.132$. El resto de los modelos no presentaron soporte estadístico significativo debido a que tienen valores Δ_i Akaike superiores a 10 (Tabla. IV).

Las machos nacen con una longitud estimada de 22.7 cm AD, y de acuerdo al modelo ganador de VB 2, esta talla es duplicada a los 3 años y el 50% del crecimiento con respecto a AD_{∞} se alcanza también a la misma edad (Fig. 16).

Tabla III. Parámetros estimados para los modelos candidatos de crecimiento ajustados a los datos de talla a la edad retrocalculados y observados de machos de *H. americanus* de la costa central del golfo de México.

Modelos	AD_{∞}	K	T0	AD0	σ	AIC	Δi	Wi
VB 3	80.93	0.177	-1.7	-	0.029	-50.11	30.43	0.000
VB 2	88.89	0.132	-	22.7	0.001	-80.54	0	0.997
Gompertz 3	79.71	0.249	0.84	-	0.004	-65.46	15.08	0.000
Gompertz 2	79.07	0.251	-	22.7	0.004	-68.06	12.47	0.001
Logístico 3	76.01	0.358	2.19	-	0.009	-53.75	26.78	0.000

Nota: Números en negrita representan los menores AIC, Δi y el W_i del modelo candidato ganador.

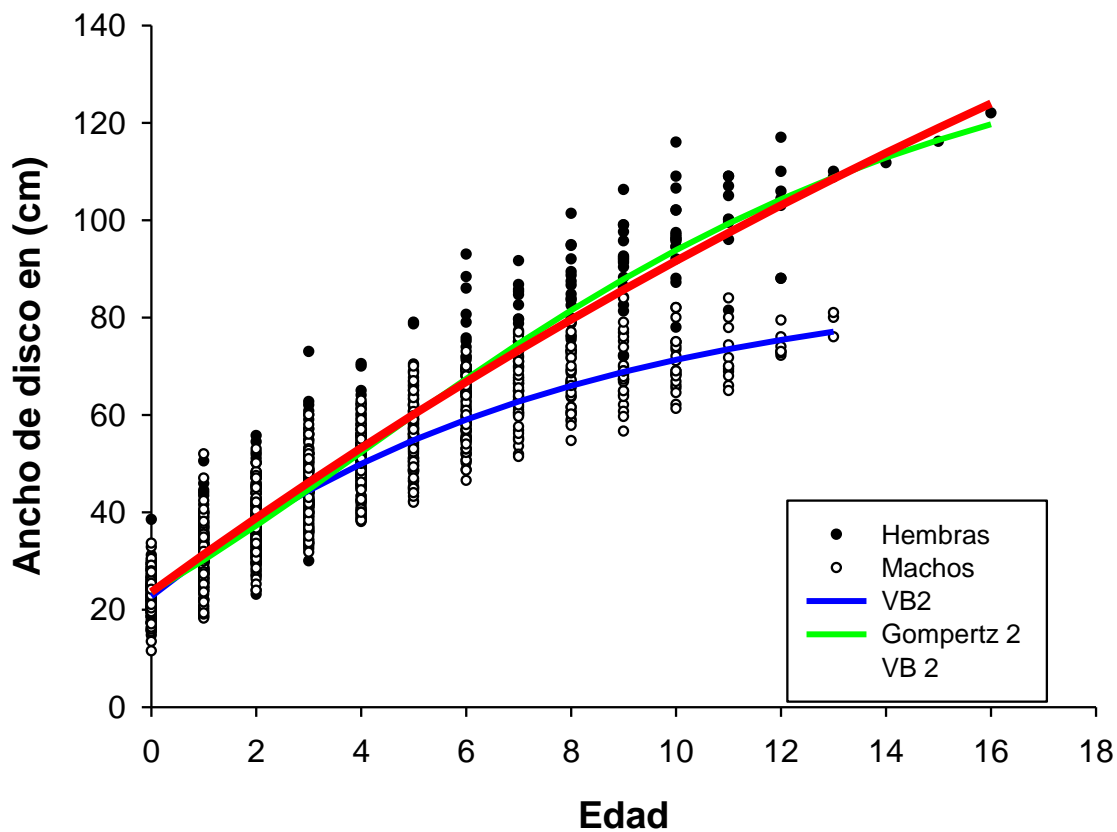


Figura 16. Modelos de crecimiento con mayor soporte estadístico ajustados a los datos observados y retrocalculados para ambos sexos de *H. americanus* en la costa central del golfo de México.

Las curvas de crecimiento entre machos y hembras son significativamente diferentes en todos los modelos (VB 3: $X^2 = 26.06$; $p < 0.05$; VB 2: $X^2 = 92.87$; $p < 0.05$; Gompertz 3: $X^2 = 121.33$; $p < 0.05$; Gompertz 2: $X^2 = 121.40$; $p < 0.05$; Logístico: $X^2 = 56.15$; $p < 0.05$).

7.8.- Edad de madurez sexual

A partir de los parámetros de crecimiento obtenidos, la edad de primera madurez difiere entre sexos. Las hembras alcanzan la edad de madurez a los 7.49 años, en tanto que los machos maduran alrededor de los 4.34 años. Todos los organismos menores a la E50% y AD50% definimos como juveniles.

VIII.- Discusión

El presente trabajo estima por primera vez la edad y los parámetros de crecimiento de la raya *Hypanus americanus* en la costa central del golfo de México, la efectividad del uso de vértebras para la estimación de edad, la estimación de la periodicidad de la formación de bandas de crecimiento y la aplicación novedosa y eficaz del método de lectura automatizado en vértebras.

Tantos los tamaños de muestras, su distribución temporal, así como los intervalos de tallas son elementos metodológicos determinantes en los estudios de la edad y el crecimiento. Para este estudio, se analizó un número amplio de muestras, distribuidas en la mayor parte del año tipo, provenientes de una extensa área geográfica de colecta, y con intervalo de longitudes de 27.5 cm hasta 122 cm de AD, el más amplio registrado hasta ahora para *H. americanus* en las zonas costeras del golfo de México (ver Aguilar *et al.*, 2008, Hernández, 2012 y Hayne *et al.*, 2018).

Las tallas analizadas en este estudio abarcaron gran parte del espectro de tallas observadas para *H. americanus*, que es de 20 cm hasta 150 cm (Ramírez-Mosqueda *et al.*, 2012; Tagliafico *et al.*, 2013; Last *et al.*, 2016; Briones *et al.*, 2017). Por tanto, el intervalo de tallas usado en este estudio fue apropiado para llevar a cabo la estimación de edad y la descripción del crecimiento.

La proporcionalidad de la vértebra con respecto a la talla corporal es fundamental, debido a que es uno de los elementos esenciales para la estimación de la edad y para retrocalcular tallas pretéritas de los organismos. En este estudio, la relación entre el RV y AD fue lineal y

significativa sin presentar diferencias entre las pendientes por sexos. Por lo tanto las vértebras son estructuras adecuadas para estimar la edad de *H. americanus*.

La interpretación de la periodicidad de formación de las bandas de crecimiento es relevante para la determinación precisa de la edad y los parámetros de crecimiento. En este caso, la caracterización del tipo de borde y el incremento marginal presentan aparente temporalidad a pesar de que estadísticamente no se exprese, en particular para el incremento marginal, que no existan diferencias estadísticas se puede atribuir al tamaño de muestras mensual. Se observó la presencia de bandas opacas durante todo el año tipo, por lo cual, la existencia de más de una cohorte anual que dificulta encontrar un patrón claro de formación de marcas de crecimiento en vértebras de *H. americanus* (Panfili *et al.*, 2002; Cailliet y Goldman, 2004; Goldman, 2005).

En el análisis de incremento marginal se incluyeron solo individuos de longitud menor o igual a la longitud del 50% de madurez, debido a la dificultad de lectura de anchos de bandas en vértebras de los organismos más grandes. Se asumió que los individuos más grandes siguen el mismo patrón de crecimiento durante toda su vida. Sin embargo, no mostraron un patrón claro de formación de las bandas de crecimiento, Hernández, (2012) reporta resultados similares. Las limitantes de esta técnica son especialmente marcadas en elasmobranchios de zonas tropicales como *H. americanus*.

A pesar de que la caracterización de tipo de borde no es clara, la correlación cruzada con la temperatura mensual superficial de mar sugiere un patrón sinusoidal de la formación de bandas opacas en verano y translucidas en invierno, lo que permite asumir la temporalidad anual de la formación de un par de bandas de crecimiento. Lo anterior es consistente y similar a lo reportado por Hernández (2012) y para otras especies de la familia Dasyatidae como *D. chrysonota* (Cowley, 1997), *D. dipterura* (Smith *et al.*, 2007), *D. lata* (Dale y Holland, 2012) y *D. pastinaca* (Girgin y Basusta, 2016). Por lo tanto, para este estudio se asumió la formación anual de un par de bandas de crecimiento.

También se observaron bandas supernumerarias constantemente en individuos grandes. La formación de las bandas de crecimiento falsas en otros Dasyatidae de aguas templadas ocurre en diferentes temporadas del año, incluso varían de grosor, lo que sugiere que no solo la temperatura se relaciona a la temporalidad de bandas (Smith *et al.*, 2007), sino también con

los eventos reproductivos. Discernir entre las lecturas de bandas verdaderas, supernumerarias y las bandas empalmadas cercanas al borde en vértebras de mayor tamaño dificultan la lectura de las bandas de crecimiento.

La precisión y la reproducibilidad de la determinación de la edad es fundamental para la estimación verosímil de la estructura de edades. Los valores de lecturas obtenidos entre ambos lados de la vértebra por el método automatizado fue elevada ($r < 0.84$) en el 83% de las muestras, mayor a lo reportado por Aguirre (2009) en *Myliobatis californica* ($r > 0.77$) en el 76%. Este método propicia la disminución de la incertidumbre que ocurre entre lectores, mediante la conservación del error, también mejora digitalmente los contrastes entre bandas sin la necesidad de tinciones, y la precisión es dependiente directamente de la calidad de la fotografía.

El coeficiente de variación total es bajo de 3.67 % es menor a lo reportado para otros estudios de edad (Campana, 2001), además, el porcentaje de acuerdos entre las lecturas de ambos perfiles de la vértebra de *H. americanus* en este estudio fue alto (PA = 69.5%), y las diferencias se concentraron en el intervalo de error de ± 1 año (25% de las vértebras), lo cual es consistente con lo descrito por Aguirre (2009) para *Myliobatis californica* quien comparó entre el método automatizado de lectura y el método convencional de lectura visual por más de un lector y determinó que es más precisa la técnica automatizada (PA= 72%). Con base en los altos niveles de precisión estimados y en los resultados obtenidos por Aguirre (2009) asumimos como válido el método de lectura automatizada en *H. americanus*.

Existe diferencias de edades máximas observadas por sexos en *H. americanus* con hembras que alcanzan mayores edades con respecto a los machos. Para los machos de este estudio las edades son similares a lo reportado en Tabasco (Hernández, 2012) y en cautiverio (Henningsen y Leaf, 2010). Para el caso de las hembras fue superior a lo reportado en dichos estudios, pero similares a lo reportado en Florida, con hasta 17 años (Hayne *et al.*, 2010). Las diferencias en edades máximas por sexos son observadas en otros Dasyatidae como *Dasyatis pastinaca* (Yeldan *et al.*, 2009) y *Dasyatis lata* (Dale y Holland, 2012) y es acorde a las observaciones en otros Myliobatiformes (Cailliet y Goldman, 2004).

La contribución relativa de las tallas juveniles a la muestra fue marginal, posiblemente porque estos grupos de edad no han sido reclutados a las zonas de pesca o bien, no son

retenidos por los pescadores. Sin embargo, los valores estimados de AD_0 o talla al nacer a partir del retrocálculo de 23.6 cm AD en hembras y 22.7 cm AD en machos, son consistentes a lo reportado en cautiverio por Henningsen, (2000) con 23.8 cm AD y en costas de Tabasco (Hernández, 2012) con 25 cm AD. Por lo tanto, el parámetro AD_0 es adecuado para anclar el origen de las curvas de crecimiento para los modelos VB y Gompertz de dos parámetros.

El crecimiento individual de *H. americanus* está claramente diferenciado entre sexos. Las hembras alcanzan tallas asintóticas hasta tres veces más que los machos, con lo cual la maduración se alcanzará más lentamente con respecto a los machos y la constante de crecimiento individual es hasta dos veces mayor en machos. Este patrón es similar a lo descrito para la especie por Hernández (2012), Henningsen y Leaf (2010) y es consistente con lo descrito en la familia Dasyatidae como *Dasyatis pastinaca* (Yeldan *et al.*, 2009) y *Dasyatis lata* (Dale y Holland, 2012). Particularmente, estas diferencias se observan en otros Myliobatiformes (Cailliet y Goldman, 2004) (Fig. 21), el presente estudio reafirma el crecimiento diferenciado por sexos observado en la familia Dasyatidae. En *H. americanus* las hembras son más grandes, más longevas y por ello crecen más lento que los machos.

Los parámetros de crecimiento estimados por el enfoque multimodelo basado en la teoría de la información permitieron discernir entre más de una hipótesis de crecimiento, ya que dan sustento estadístico como menciona Guzmán-Castellanos *et al.* (2014) para elegir qué modelos son más convenientes para describir de forma verosímil el crecimiento individual de *H. americanus*. No obstante, es necesario complementar la decisión del mejor modelo fundamentado con en el conocimiento biológico de la especie para contrastar entre modelos (Goldman, 2004).

En el presente estudio se evaluaron 5 modelos para describir el crecimiento individual de *H. americanus* por sexos. El modelo de VB de 2 parámetros fue el único modelo ganador para machos con ($W_i > 0.90$) y por lo tanto, es el único modelo verosímil en describir el crecimiento en machos. Esto asegura que el modelado del crecimiento individual tiene alta confiabilidad a los datos observados.

Para el caso de las hembras no existió un modelo ganador, pero los modelos VB 2 y Gompertz 2 mostraron soporte estadístico a favor. La ausencia de un modelo ganador para las hembras, podría ser explicado por la subrepresentación del segmento de mayor talla-edad en el

muestreo, por lo cual las diferencias de AD entre los dos modelos con mayor soporte fue sustancial, para el modelo VB 2 fue hasta del doble (294.68 AD) con respecto a Gompertz 2 (142.35 cm AD), los valores de AD_{∞} alcanzados por ambos modelos derivan valores K distintos, y estos modelos describen trayectorias semejantes pero después de los 16 años divergen notoriamente. Es probable que la segregación batimétrica de *H. americanus* (Aguiar *et al.*, 2009; Branco-Nunes *et al.*, 2016) impida que la pesca artesanal incida sobre los grupos de mayor edad-talla.

Aunque los modelos VB son los más utilizados para elasmobranquios y sus parámetros son comparables entre poblaciones (Cailliet *et al.*, 2006), existen otros modelos candidatos como los modelos Gompertz, los cuales son de los más aplicados recientemente y considerados apropiados para rayas y algunas especies de tiburones (Mollet *et al.*, 2002) lo cual parece estar confirmado, al menos parcialmente para el caso de las hembras de este estudio, ya que el modelo Gompertz dos resulta ser el de mayor soporte estadístico. Sin embargo, los parámetros obtenidos para hembras con VB también tienen soporte estadístico, pero deben ser considerados con cautela por su alta variación en el AD asintótico con respecto a las tallas máximas observadas.

El modelo Gompertz de 2 parámetros posee un AD_{∞} de 142 cm similar a la talla máxima reportada en vida libre de 150 cm (IGFA, 2001; Robertson *et al.*, 2015), abarca la talla máxima reportada en este estudio y además este modelo utiliza el valor fijo AD_0 , considerado un valor más realista que t_0 en los elasmobranquios (Cailliet *et al.*, 2006), ya que éstos nacen con una talla definida. Por todo lo anterior, el modelo Gompertz 2 en hembras es el más apropiado para describir el crecimiento individual en *H. americanus*.

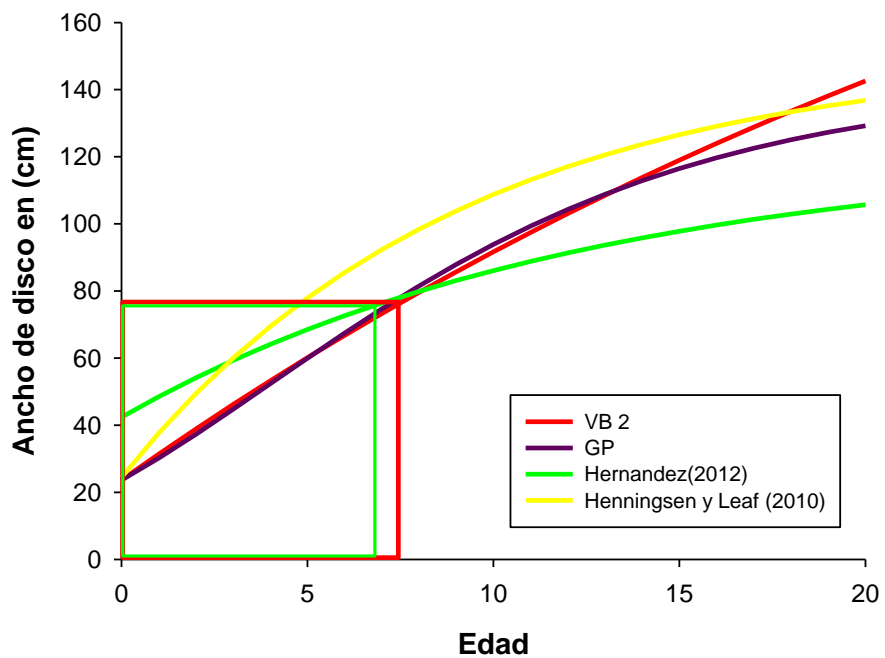


Figura. 20. Comparación entre los modelos de crecimiento en hembras del presente estudio y de otros autores de *H. americanus*. Rectángulo rojo indica la E50% calculada para el modelo VB2. Rectángulo verde indica la E50% estimada por Hernández (2012).

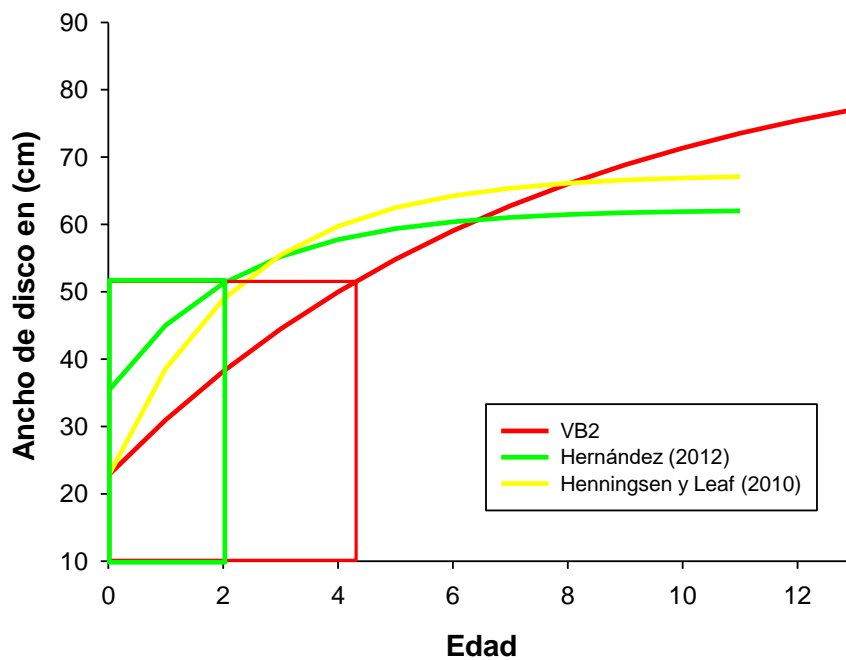


Figura. 21. Comparación entre los modelos de crecimiento y las E50% en machos del presente estudio y de otros autores de *H. americanus*. Rectángulo rojo indica la E50% calculada para el modelo VB2. Rectángulo verde indica la E50% estimada por Hernández (2012).

La edad de madurez sexual estimada con los parámetros VB 2 refleja el dimorfismo sexual del crecimiento con valores medios de 7.4 años en hembras (Fig. 20) y 4.3 años para machos (Fig. 21), es decir, cerca del doble. La E50% para hembras es similar a lo reportado por Hernández (2012) con 6.9 años y en cautiverio por Henningsen y Leaf (2010) de 5 a 6 años. Para el caso de los machos, lo estimado en el presente estudio representa el doble de lo reportado por Hernández (2012) con 2.2 años y similar a lo estimado en cautiverio con 3 a 4 años (Henningsen y Leaf, 2010). A pesar de estas diferencias, el modelo de crecimiento en machos es consistente al ser el único modelo ganador y con soporte estadístico. Goldman (2004) menciona que la mayoría de las rayas maduran entre los 2 a 9 años.

Los parámetros de crecimiento individual y la E50% de este estudio son consistentes con los de otros Dasyatidae, en particular, se exhiben parámetros de crecimiento moderado en hembras y de crecimiento acelerado para el caso de los machos, mientras que los parámetros de crecimiento de ambos sexos se asemejan más a elasmobranquios con crecimiento rápido y moderadamente rápido de importancia pesquera (Cailliet y Goldman, 2004) (Fig. 22). Para el caso de las hembras, nuestros valores AD_{∞} y E50% son altos, la constante K es la menor, pero se posicionan dentro del intervalo de la familia Dasyatidae. En los machos, los parámetros recaen en la parte central del intervalo reportado para otros Dasyatidae y son más verosímiles con respecto a las hembras.

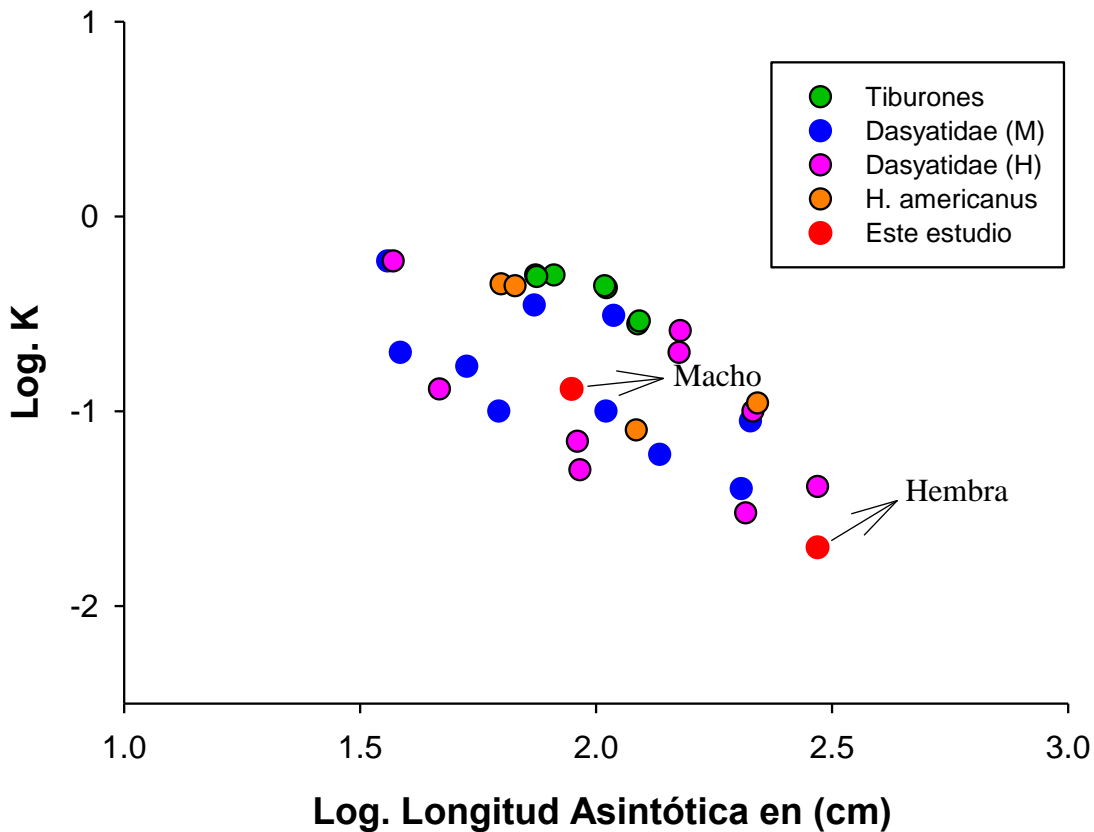


Fig. 22. Grafica auximétrica de los parámetros de crecimiento L_{∞} y k estimados por VB de elasmobranquios con crecimiento rápido y moderadamente rápido de importancia pesquera. Círculos color verde son tiburones misceláneos de importancia pesquera *Rhizoprionodon longurio*, *R. terranova*, *Sphyrna tiburo*.

Las constantes de crecimiento K representadas por los modelos de mayor soporte estadístico VB 2 y Gompertz 2 en machos y hembras, respectivamente, reflejan un crecimiento moderado. Musick (1999) menciona que los valores K son un índice útil en el direccionamiento del potencial de vulnerabilidad de los stock y considera que valores K menores o igual a 0.10 indican especies más vulnerables. Los valores estimados en el presente estudio están por encima de este valor de referencia para ambos sexos.

Las características biológicas de *H. americanus* como la reproducción bianual (Aguilar, 2007; Zea-de la Cruz *et al.*, 2018), periodos de gestación corto de 4.5 a 7.5 meses (Henningsen, 2000), fecundidad media que se incrementa con la talla (Ramírez-Mosqueda *et al.*, 2012; Tagliafico *et al.*, 2013; Briones *et al.*, 2017) y que en conjunto con los parámetros de crecimiento del presente estudio, son elementos que indican una productividad media

según las escalas propuestas por Furlong-Estrada *et al.* (2014). Esta condición permite diferenciar a *H. americanus* de otros elasmobranquios con productividad baja, como lo son grandes tiburones pelágicos o mantas (Cailliet y Goldman, 2004).

El tipo de crecimiento individual moderadamente rápido especialmente en los machos de *H. americanus* de la costa central del golfo de México y en relación a los elementos biológicos descritos hasta ahora, sugieren que se trata de un recurso de productividad media, y con base en los valores de susceptibilidad y productividad estimadas por Zea-de la Cruz *et al.* (2021) le confiere vulnerabilidad moderada, lo anterior brindan sustento para considerarse una especie apta para la pesca artesanal dirigida, que se concentra en tallas medias.

El presente estudio representa uno de los pocos trabajos de determinación de la edad y descripción del crecimiento de *H. americanus* a lo largo de su distribución, validando la periodicidad de formación de bandas de crecimiento en vértebras y cuantificándolos por el método novedoso de automatización para minimizar el sesgo, se comprueba un claro dimorfismo sexual del crecimiento a partir de diferentes hipótesis de crecimiento individual utilizando el enfoque multimodelo y con ello, diferencias significativas en la talla de primera madurez teórica entre hembras y machos. Los mejores modelos descriptores fueron VB 2 para machos y Gompertz 2 en hembras. Finalmente, con los hallazgos del presente estudio se comprobó la hipótesis de trabajo, confirmando que la raya *H. americanus* posee crecimiento individual moderadamente rápido que la difiere de lo teóricamente esperado para un elasmobranquio típico, esto la convierte en una especie con productividad media y muy probablemente menos propensa a colapsos inducidos por pesca artesanal.

IX. Conclusiones

- Las vértebras son estructuras adecuadas para determinar la edad y describir el crecimiento de *H. americanus* en la costa central del golfo de México.
- La precisión de los conteos totales de bandas en vertebras es alto con coeficiente de variación ($CV = 3.67 \%$) y con porcentaje de acuerdos ($PA = 69.8 \%$).

- La periodicidad de formación de pares de bandas de crecimiento en *H americanus* de la costa central del golfo México probablemente es anual.
- Los modelos de Gompertz de 2 parámetros ($AD_{\infty} = 142.35$ cm, $K = 0.146$) y Von Bertalanffy 2 ($AD_{\infty} = 284.68$ cm, $K = 0.028$) son los de mayor soporte estadísticos en hembras y el modelo VB2 ($AD_{\infty} = 88.89$ y $K = 0.132$) es el único modelo ganador y plausible en machos.
- El crecimiento de *H. americanus* difiere entre sexos, las hembras alcanzan tallas, edades y edad de madurez media probable (7.4 años) mayores a los machos (4.3 años).

IX.- Referencias Bibliográficas

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

Aguilar, C., M. Gallardo, F. Galván-Magaña, J. Tovar-Ávila y T. Vicente. 2008. Análisis reproductivo de la raya blanca (*Dasyatis americana*. Hildebrand & Schroeder, 1928) en Punta Antón Lizardo, Alvarado, Veracruz, México. Pp. 73-78. En: A. Díaz-Sánchez y C.G. Aguilar (eds.). *III Simposium Nacional de Tiburones y Rayas*. SOMEPEC, UNAM, Alianza WWF-Telcel, México. 256 p.

Aguilar, C., V. Anislado-Tolentino, M. Gallardo y A. Díaz. 2008. Estudio prospectivo en el uso de vértebras post-sinarcuales de la raya blanca (*Dasyatis americana*. Hildebrand y Schroeder, 1928) para la determinación de la edad y crecimiento. Pp. 38-41. En: A. Díaz-Sánchez y C.G. Aguilar (eds.). *III Simposium Nacional de Tiburones y Rayas*, SOMEPEC, UNAM, Alianza WWF-Telcel, México. 256 p.

Aguilar, G.C. 2007. Análisis reproductivo de la raya blanca *Dasyatis americana* (Hildebrand y Schroeder, 1928), en punta Antón Lizardo, Alvarado. Veracruz. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, 82 p.

Aguirre, B. 2009. Edad y crecimiento de la raya gavián *Myliobatis californica* en la parte norte del golfo de California. Tesis de maestría. CICESE, 84 p.

Anislado Tolentino, V. y Robinson Mendoza, C. 2001. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el Pacífico central de México. *Ciencias Marinas* 27(4): 501-520.

Anislado-Tolentino V., M. Gallardo-Cabello, F. Amezcua-Linares y C. Robinson-Mendoza. 2008. Age and growth of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) from the Southern coast of Sinaloa, México. *Hidrobiológica* 18 (1): 31-40.

- Anislado-Tolentino V., T. Ortiz-Pérez y G. González-Medina. 2016. *Breve manual de campo y laboratorio para la biología pesquera de peces*. Material didáctico derivado del proyecto PROMEP 2010; Dinámica pesquera de las poblaciones de peces demersales en la costa chica de Oaxaca, México, 24 p.
- Beamish, R. J. y D. A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 982-983.
- Branco-Nunes, I., D. Veras, P. Oliveira y F. Hazin. 2016. Vertical movements of the southern stingray, *Dasyatis Americana* (Hildebrand & Schroeder, 1928) in the Biological Reserve of the Rocas Atoll, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* 44(2): 216-227.
- Briones, A., C. Aguilar y G. González. 2016. Rayas y tiburones como fauna acompañante en las pesquerías de camarón: una revisión. *Revista Investigaciones Marinas* 36(2): 62-79.
- Briones, A., M.C. Aguilar y G. González-Sansón. 2017. Captura incidental de la raya *Hypanus americanus* (Elasmobranchii) en la pesca de arrastre de camarón en la región suroriental de Cuba. *Latin American Journal of Aquatic Research* 45(4): 840-845.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference. Springer, New York. 454 p.
- Cailliet, M.G., W. Smith, H. Mollet y K. Goldman. 2006. Age and Growth Studies of Chondrichthyan Fishes: The Need for Consistency in Terminology, Verification, Validation, and Growth Function Fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77:211-228.
- Cailliet, G. M. y K. J Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. Pp. 399-447. En: Carrier J., J.A. Musick y M. R Heithaus (Eds.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, Boca Raton, FL.
- Cailliet, M. G. 1990. Elasmobranch Age Determination and Verification: An Updated Review. *Elasmobranchs As Living Resources: Biology: Age and Growth* 90: 157-165.
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59: 197-242.

Campana, S.E., M.C. Annand y J.I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 131–138.

Campana, S.E., M.C. Annand y J.I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 131–138.

Campana, S.E., W. Joyce, L. Marks, P. Hurley, L. Natanson, N.E. Kohler, C.F. Jensen, J.J. Mello, H.L. Pratt Jr, S. Mykleovoll y S. Harley. 2008. The rise and fall (again) of the porbeagle shark population in the Northwest Atlantic. Pp. 445-461. En: Camhi, M.D., E.K. Pikitch y E.A. Babcock (Eds.). *Shark of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Carlson, J., P. Charvet, M.P. Blanco-Parra, A. Briones Bell-lloch, D. Cardenosa, D. Derrick, E. Espinoza, J.M. Morales-Saldaña, B. Naranjo-Elizondo, N. Pacoureau, E.V.C. Schneider, N.J. Simpson, R. Pollom y N.K. Dulvy. 2020. *Hypanus americanus*. *La Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN* 2020. Consultado el 15 de Junio del 2021.

Cerdenares-Ladrón de Guevara, G., E. Morales-Bojórquez y R. Rodríguez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 7 (5): 488-499.

Chang, W. Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208–1210.

Chang, W. Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208- 1210.

Chang, W. Y. B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208–1210.

Coelho, A. y K. Erzini. 2002. Age and growth of the undulate ray, *Raja undulata*, in the Algarve (southern Portugal). *Journal Marine Biology Assoc. U.K* 82, 987–990.

Conrath, C.L., J. Gelsleichter y J.A. Musick. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. *Fish Bull* 100:674–682.

Cowley, E. 1997. Age and growth of the blue stingray *Dasyatis chrysonota chrysonota* from the South-Eastern Cape coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science* 18:1, 31-38.

Dale, J.J. y N.K. Holland. 2012. Age, growth and maturity of the brown stingray (*Dasyatis lata*) around Oahu, Hawai'i. *Marine and Freshwater Research* 63: 475–484.

DOF, 2018. Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la carta nacional pesquera. En: Diario Oficial de la Federación. Órgano del gobierno constitucional de los estados unidos mexicanos.

Field, I.C., M.G. Meekan, R.C. Buckworth y C.J.A. Bradshaw. 2009. Suceptibility of sharks, rays and chimeras to global extinction. *Advances in Marine Biology* 56: 275-363.

Francis, R.I.C.C. 1990. Back calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology* 36: 883–902.

Froese, R. y Pauly D. 2019. FishBase. www.fishbase.org. Consultado el 20 de Octubre 2019.

Furlong-Estrada, E., J. Tovar-Ávila, J. Pérez-Jiménez y E. Ríos-Jara. 2015. Resiliencia de *Sphyrna lewini*, *Rhizoprionodon longurio* y *Carcharhinus falciformis* en la entrada del golfo de California después de tres décadas de explotación. *Ciencias Marinas* 41(1): 49–63

Furlong-Estrada, E., Tovar-Ávila, J., Ríos-Jara, E., 2014. Ecological risk assessment of artisanal capture methods on sharks fished at the entrance of the Gulf of California. *Hidrobiológica* 24, 83–97.

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

Goldman, K.J. 2004. Age and growth of elasmobranch fishes, Pp. 97-132. En: Musick J.A. y R. Bonfil (Eds.). *Elasmobranch fisheries management techniques*. Asia Pacific Economic Cooperation, Singapore.

Goldman, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes, Pp. 97-132. En: Musick J.A. y Bonfil R. (Eds.). *Elasmobranch Fisheries management techniques*. FAO Fisheries Technical Paper No.474. Food and Agriculture Organization, Rome.

Gulland, J.A. 1971. Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces. Editorial Acribia, Zaragoza. 193 p.

Guzmán-Castellanos, A. B. E. Morales-Bojórquez y F. E. Balart. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranquios: la inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiológica* 24 (2): 137-150.

Haddon, M. 2011. Modelling and in Fisheries Quantitative Methods. CRC Press Taylor y Francis Group. 452 p.

Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: paquete de software de estadísticas paleontológicas para educación y análisis de datos. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9 p. En: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

Hayne, A., G. Poulakis, J. Seitz y J. Sulikowski. 2018. Preliminary age estimates for female southern stingrays (*Hypanus americanus*) from Southwestern Florida, USA. *Gulf and Caribbean Research* 29: SC4.

Henningsen, D. A. y T.R. Leaf. 2010. Observations on the Captive Biology of the Southern Stingray. *Transactions of the American Fisheries Society* 139:783–791

Henningsen, D.A. 2000. Notes on Reproduction in the Southern Stingray, *Dasyatis americana* (Chondrichthyes: Dasyatidae), in a Captive Environment. *Copeia* (3): 826–828

Hernández, C. 2012. Parámetros de edad y crecimiento para la evaluación de la población de la raya *Dasyatis americana* en el sureste del Golfo de México. Tesis de maestría: El colegio de la frontera sur. 108 p.

IGFA, 2001. Data base of IGFA. Angling records until 2001. Fort Lauderdale, USA.

Ismen, A. 2003. Age, growth, reproduction and food of common stingray (*Dasyatis pastinaca* L., 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean. *Fisheries Research* 60: 169–176

Johnson B. J. y Omland S.K. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:2.

- Lara-Mendoza, R., R. A. Galeana-Cortazar y G. A. Díaz-Álvarez. 2016. Tendencia de la captura de rayas (Batoidea) del litoral de Tabasco: enfocada en *Hypanus americanus*. *Ciencia Pesquera* 24(2): 13-20.
- Last, P., G. J. P. Naylor y B.M. Manjaji-Matsumoto. 2016. A Revised Classification of the Family Dasyatidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes) Based on New Morphological and Molecular Insights. *Zootaxa* 4139(3):345-68.
- Martínez, L., L. González-Ocaranza, J.A. Pech y J.L. Oviedo-Pérez. 2008. Resultados preliminares de la pesquería de rayas en la zona centro del estado de Veracruz, México, del 2005 al 2007. Pp. 189-190. En: Díaz-Sánchez A. y Aguilar. C.G. (eds.). *III Simposium Nacional de Tiburones y Rayas*. SOMEPEC, UNAM, Alianza WWF-Telcel, México, 256 p.
- Matta, E.M., A. Tribuzio, A.D. Ebert, J.K. Goldman y M.C. Gburski. 2017. Age and Growth of Elasmobranchs and Applications to Fisheries Management and Conservation in the Northeast Pacific Ocean. Pp. 179-220. En: Larson, E.S. y D. Lowry (Eds.). *Advances in Marine Biology*, Oxford: Academic Press.
- Mohan, A.J., C. T. TnHan, R.N. Miller y D. Wells. 2017. Effects of sample cleaning and storage on the elemental composition of shark vertebrae. *Wiley. Rapid Commun Mass Spectrom* 31:2073-2080.
- Mollet, H. F., J. M. Ezcurra, and J. B. O'Sullivan. 2002. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1830). *Mar. Freshwater Res.* 53:531-541.
- Musick, J. A. 1999. Life in the slow lane ecology and conservation of long-lived marine animals*. Pp. 1-10. En: J.A. Musick. (Ed.). *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*, American Fisheries Society. American Fisheries Society Symposium. 23.
- Panfili, J., H. Pontual, H. Troadec y P.J. Wright. 2002. Manual of fish sclerochronology. *Brest, France: Ifremer-IRD coedition*. 464 p.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO. Doc. Tec. Pesca*, (234):49.

- Porter, M.E., J.L. Beltrán, T.J. Koob y A.P. Summers. 2006. Material Properties and biochemical composition of mineralized vertebral cartilage in seven elasmobranch species (Chondrichthyes). *Journal of Experimental Biology* 209: 2920-2928.
- Ramirez, L. 2018. Estimación de la edad y crecimiento de la raya blanca *Hypanus americanus* (Hildebrand & Schroeder, 1928) capturada frente a la zona costera de Tamiahua y Tuxpan, Veracruz. Tesis licenciatura, Universidad Veracruzana, 107 p.
- Ramírez-Mosqueda, E., J.C. Pérez-Jiménez y M. Mendoza-Carranza. 2012. Reproductive parameters of the southern stingray *Dasyatis americana* in southern Gulf of Mexico. *Lat. Am. J. Aquat. Res* 40(2): 335- 344.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Journal of Fisheries Research Board Canada* 191: 1-382
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models, Pp. 677–743. En: Hoar W. S., D. J. Randall y J. R. Brett (Eds.). *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth*. Academic Press, New York.
- Robertson, D.R., E.A. Peña, J.M. Posada y R. Claro. 2015. Peces Costeros del Gran Caribe: sistema de Información en línea. Versión 1.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.
- Rocha, I. F. 2018. Distribución potencial de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el Golfo de México. Tesis de maestría. CICESE, Ensenada, México. 73 p.
- Sminkey, T. R. y Musick, J. A. 1995. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. *Copeia* (4): 871–883
- Smith, D.W., M.G. Caillet y M.E. Melendez. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research* 58: 54–66.
- Sparre, P. y S.C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recurso pesqueros tropicales. Parte 1. Parte 1. Manual. Documento técnico de pesca, No. 306. Rev. 2. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Santiago de Chile, Chile.
- Stehmann, M., J.D. McEachran y R. Vergara. 1978. Dasyatidae. En: W. Fischer (Ed.) *FAO species identification sheets for fishery purposes*. Western Central Atlantic (Fishing Area 31). 1. FAO, Rome.

Stevens, J. D., R. Bonfil, N. K. Dulvy y P. A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *International Council for the Exploration of the Sea Journal of Marine Science* 57: 476-494.

Stevens, J.D. 1999. Variable Resilience to Fishing Pressure in Two Sharks: The Significance of Different Ecological and Life History Parameters. Pp. 11-15. En: J.A. Musick. (Ed.). *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*, American Fisheries Society. American Fisheries Society Symposium. 23.

Tagliafico, A., N. Rago y Salomé, M. 2013. Aspectos biológicos de las rayas *Dasyatis guttata* y *Dasyatis americana* (Myliobatiformes: Dasyatidae) capturadas por la pesquería artesanal de la Isla de Margarita, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48(2): 365-373.

Thorson J. T. y C. A. Simpfendorfer. 2009. Gear Selectivity and Sample Size Effects on Growth Curve Selection in Shark Age and Growth Studies *Fisheries Research* 98: 75–84.

Tilley, A. y S. Strindberg. 2013. Population density estimation of southern stingrays *Dasyatis americana* on a Caribbean atoll using distance sampling. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* 23: 202–209.

Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology* 10: 181–213.

Wang, Y. y Q. Liu. 2006. Comparison of Akaike Information Criterion (AIC) and Bayesian Information Criterion (BIC) in Selection of Stock-Recruitment Relationships. *Fisheries Research* 77(2):220–25.

Yeldan, H., D. Avsar y M. Manasırlı. 2009. Age, growth and feeding of the common stingray (*Dasyatis pastinaca*, L., 1758) in the Cilician coastal basin, northeastern Mediterranean Sea. *J. Appl. Ichthyol* 25 (1): 98–102.

Zea-de la Cruz H., J. Tovar-Ávila, C. Meiners-Mandujano, L. Jiménez-Badillo y J. L. Oviedo-Pérez. 2021. Determining potential management strategies for the elasmobranchs bycatch of the Mexican shrimp trawl fishery of the Gulf of Mexico through a vulnerability analysis. *Regional Studies in Marine Science* 42: 101626

Zea-de la Cruz H., J.L. Oviedo Pérez, A. Lopez Salazar, J. Balderas, Telles, L.E. Martínez-Cruz, J. Tovar Ávila, F. J. de la Cruz González y L. González Ocaranza. 2019. Evaluación de la pesca artesanal de tiburones y rayas en el litoral de Veracruz 2018. Dirección General Adjunta de Investigación Pesquera en el Atlántico. Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura. Informe final de investigación. Veracruz, México. 51 p.

Anexo 1. Ancho de disco promedio (AD) retrocalculado para cada clase de edad obtenido por análisis automatizado de lectura en hembras de *H. americanus*.

N	Edad	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
3	1	27.23	41.23																
1	2	24.46	31.38	44.59															
11	3	26.84	34.11	42.22	48.18														
14	4	25.27	34.19	40.80	47.30	52.25													
7	5	24.54	30.94	38.26	44.32	50.61	56.64												
10	6	22.46	27.51	35.63	42.08	48.19	53.39	62.15											
6	7	22.99	30.08	36.85	43.54	50.33	58.56	65.27	72.06										
4	8	21.11	26.78	34.49	40.30	46.36	53.60	62.73	70.85	74.79									
4	9	24.51	36.21	44.50	49.55	55.28	63.59	71.27	80.03	87.66	92.13								
7	10	22.87	29.43	37.98	44.46	51.58	58.75	66.22	72.23	79.57	85.40	94.73							
5	11	21.53	29.34	37.94	45.95	54.28	62.18	69.13	76.92	83.92	90.45	97.19	103.26						
4	12	28.51	35.44	42.37	47.56	54.49	63.15	71.82	78.75	87.41	92.61	96.07	99.54	103.00					
1	13	16.03	21.50	27.63	34.32	40.44	46.52	54.10	60.88	68.41	77.25	84.74	90.81	96.19	107.19				
1	16	19.55	23.94	29.79	40.04	50.28	56.14	66.38	76.63	82.48	91.26	95.65	100.05	105.90	108.83	111.75	116.15		
	Media	23.42	30.86	37.93	43.97	50.37	57.25	65.45	73.54	80.61	88.18	93.68	98.41	101.70	108.01	111.75	116.15	120.50	
	Des	3.27	5.17	5.20	4.30	4.25	5.25	5.44	6.11	7.00	5.95	5.07	5.33	4.98	1.16	-	-	-	