

Contrasting the reproductive potential of *Narcine entemedor* and *Rhinoptera steindachneri*: 2 viviparous batoid species with different reproductive strategies

Contrastando el potencial reproductivo de *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri*: 2 especies de batoideos vivíparas con diferentes estrategias reproductivas

María Itzigueri Burgos-Vázquez^{1,2*}, Víctor Hugo Cruz-Escalona¹, Claudia Janetl Hernández-Camacho¹, Renato Peña¹, Bertha Patricia Ceballos-Vázquez¹, Paola Andrea Mejía-Falla^{3,4}

¹ Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 23096 La Paz, Baja California Sur, Mexico.

² Baja Marine Science Project AC, 22830 Ensenada, Baja California, Mexico.

³ Squalus Foundation, 760033 Cali, Colombia.

⁴ Wildlife Conservation Society-WCS Colombia, 760046 Cali, Colombia.

* Corresponding autor. E-mail: itzigueri@gmail.com

ABSTRACT. *Narcine entemedor* and *Rhinoptera steindachneri* are 2 viviparous batoid species of commercial importance on the Pacific coast of Mexico. However, no adequate management plan has been set forth for either of them to ensure sustainable use. The aims of this study were to assess the reproductive potential and the potential rate of population increase (r') of both species, as well as contrasting their reproductive strategies, to infer how susceptible they are to fishing exploitation. Comparatively, among batoids, *N. entemedor* females have an early age at maturity, relatively high fecundity, and an intermediate lifespan, while *R. steindachneri* females have an early age at maturity, low fecundity, and a relatively short lifespan. According to our estimates, however, both species have relatively high reproductive potential, which *N. entemedor* exhibits by investing energy in maximizing fecundity and *R. steindachneri* by increasing the embryo's body mass. Therefore, *N. entemedor* has better capacity to recover from relatively high overfishing ($r' = 0.48$) in comparison with *R. steindachneri* ($r' = -0.18$). The methodology used in this study proved to be a good option to assess the risk of overfishing in species for which there is limited data.

Key words: batoids, Torpediniformes, Myliobatiformes, reproduction, fishing pressure.

RESUMEN. *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri* son 2 especies de batoideos vivíparas de importancia comercial en la costa mexicana del Pacífico. Sin embargo, ninguna de las 2 cuenta con planes de manejo adecuados para asegurar su uso sustentable. Los objetivos de este estudio fueron evaluar el potencial reproductivo y la tasa potencial de aumento poblacional (r') de ambas especies, así como contrastar sus estrategias reproductivas para inferir qué tan susceptibles son a la explotación pesquera. Comparativamente, entre los batoideos, las hembras de *N. entemedor* tienen edad de madurez temprana, fecundidad relativamente alta y longevidad intermedia, mientras que las hembras de *R. steindachneri* tienen edad de madurez temprana, fecundidad baja y longevidad relativamente corta. Sin embargo, de acuerdo con las estimaciones de este estudio, ambas especies tienen un potencial reproductivo relativamente alto, *N. entemedor* a través de la inversión de energía para maximizar la fecundidad y *R. steindachneri* a través del incremento de la masa corporal embrionaria. Por lo tanto, *N. entemedor* tiene mejor capacidad para recuperarse de una sobrepesca relativamente alta ($r' = 0.48$) en comparación con *R. steindachneri* ($r' = -0.18$). La metodología utilizada en este estudio demostró ser una buena opción para evaluar el riesgo de sobrepesca en especies para las cuales los datos son limitados.

Palabras clave: batoideos, Torpediniformes, Myliobatiformes, reproducción, presión pesquera.



©María Itzigueri Burgos-Vázquez, Víctor Hugo Cruz-Escalona, Claudia Janetl Hernández-Camacho, Renato Peña, Bertha Patricia Ceballos-Vázquez, Paola Andrea Mejía-Falla.

This is an Open Access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which allows you to share and adapt the work, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. Figures, tables, and other elements in the article are included in the article's CC BY 4.0 license, unless otherwise indicated. You must seek permission from the copyright holder for use of material not covered by this license. The journal title is protected by copyrights owned by Universidad Autónoma de Baja California, and the journal title and logo are not subject to this license.

INTRODUCTION

Reproductive strategies aim to optimize the production of reproductively capable offspring in relation to the energy available in the environment to ensure the species' survival over time (Roff 1992, Muchlisin 2014). These strategies are therefore crucial because they determine the ability of newborn individuals to enter the future population (Stearns 1976, Wootton 1984, Roff 1992, Pianka 2000).

Batoids are a group of cartilaginous fish that are characterized by 2 main reproductive modes (based on gestation site): oviparity and viviparity (Wourms and Demski 1993). Viviparity has been considered the most evolved and advantageous reproductive mode (Wourms and Lombardi 1992) because it increases the probability of neonate survival through nutrition provided by the mother and, with decreased fecundity, it allows for larger sizes at birth (Shine 1989, Clutton-Brock 1991, Roff 1992). This reproductive mode is present in the 4 batoid orders, and only the Rajidae family is oviparous (Musick and Ellis 2005). In viviparous batoids there are only 2 reproductive modes based on fetal nutrition (Wourms 1981), viviparous with yolk sac and definitive lipid histotrophy (Musick and Ellis 2005).

The energy distribution patterns during reproduction are related to the life history strategy of the species (Frisk and Miller 2009). Considering that viviparity is selectively more advantageous, it could be inferred that this reproductive mode requires more energy investment into the offspring, thus ensuring their survival. Acuña et al. (2001) proposed several indicators to evaluate reproductive effort, which is defined as the portion of total energy that an organism invests in reproductive processes to ensure fertile offspring (Thompson 1984). According to Acuña et al. (2001), 2 main parameters have to be evaluated: fecundity, which accounts for the contribution of new individuals to the next generation (Charlesworth 1994), and offspring mass, which allows for the comparison of energy investment by cohorts. The potential rate of population increase (r'), which uses survival and reproduction data such as age at maturity and fecundity, is likewise an effective measure to evaluate the productivity of fish populations. The rate of population increase is also useful for comparing how fish populations respond to exploitation (Jennings et al. 1998, Frisk et al. 2001).

The giant electric ray, *Narcine entemedor* (Torpediniformes), and the Pacific cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* (Myliobatiformes), are 2 sympatric batoid species distributed in La Paz Bay (Baja California Sur, Mexico), southern Gulf of California, on the Pacific coast of Mexico. Both species are frequently captured by fisheries in the Mexican northwest region. In the Gulf of California, the number of *N. entemedor* catches declined in the period from 1997 to 2014 (Saldaña-Ruiz 2016). In addition, recently, the International Union for Conservation of Nature (IUCN) classified the species as Vulnerable (Pollom et al. 2020a). On the other hand, *R. steindachneri* is one of 5 species comprising

INTRODUCCIÓN

Las estrategias reproductivas tienen como objetivo optimizar la producción de la descendencia reproductivamente activa en relación con la energía disponible en el medio para asegurar la supervivencia de la especie a través del tiempo (Roff 1992, Muchlisin 2014). Por lo tanto, estas estrategias son cruciales, ya que determinan la capacidad de los nuevos reclutas para ingresar a la población (Stearns 1976, Wootton 1984, Roff 1992, Pianka 2000).

Los batoideos son un grupo de peces cartilagosos que se caracterizan por 2 modos reproductivos principales (basados en el sitio de gestación): oviparidad y viviparidad (Wourms y Demski 1993). La viviparidad ha sido considerada el modo reproductivo más evolucionado y ventajoso (Wourms y Lombardi 1992) porque aumenta la probabilidad de supervivencia de los neonatos a través de la nutrición generada por la madre y, a través de una disminución de la fecundidad, permite mayores tallas de nacimiento (Shine 1989, Clutton-Brock 1991, Roff 1992). Este modo reproductivo está representado en los 4 órdenes de batoideos, y solo la familia Rajidae es ovípara (Musick y Ellis 2005). Entre los batoideos vivíparos, solo hay 2 modos reproductivos basados en la nutrición fetal (Wourms 1981), vivíparo con saco vitelino e histotrofia lipídica definitiva (Musick y Ellis 2005).

Los patrones de distribución de energía durante la reproducción están relacionados con la estrategia de historia de vida de la especie (Frisk y Miller 2009). Considerando que la viviparidad es, selectivamente, más ventajosa, se podría inferir que este modo reproductivo invierte más energía en las crías, lo que asegura su supervivencia. Acuña et al. (2001) propusieron varios indicadores para evaluar el esfuerzo reproductivo, el cual se define como la porción de la energía total que un organismo invierte en procesos reproductivos para asegurar descendencia fértil (Thompson 1984). De acuerdo con Acuña et al. (2001), se deben evaluar 2 parámetros principales: la fecundidad, que se basa en la contribución de nuevos individuos a la siguiente generación (Charlesworth 1994), y la masa de la descendencia, que permite comparar la inversión energética por cohortes. Asimismo, la tasa potencial de aumento poblacional (r'), que utiliza datos de supervivencia y reproducción como la edad de madurez y la fecundidad, es una medida efectiva para evaluar la productividad de las poblaciones de peces. La tasa de aumento poblacional también es útil para comparar cómo las poblaciones de peces responden a la explotación (Jennings et al. 1998, Frisk et al. 2001).

La raya eléctrica gigante, *Narcine entemedor* (Torpediniformes), y la raya gavián dorado, *Rhinoptera steindachneri* (Myliobatiformes), son 2 especies de batoideos simpátricas distribuidas en la bahía de La Paz (Baja California Sur, México), al sur del golfo de California, en la costa mexicana del Pacífico. Ambas especies son frecuentemente capturadas por diversas pesquerías en la región noroeste de México. En el golfo de California, el número de capturas de *N. entemedor*

more than 80% of the current catches in the Gulf of California and is listed as Near Threatened by the IUCN (Pollom et al. 2020b).

Despite the data available on the fishing effort to which *N. entemedor* and *R. steindachneri* are subjected and the IUCN's recent update on their conservation statuses, information on their reproductive characteristics, life history, fishing dynamics, and conservation is limited (Villavicencio-Garayzar 2000, Márquez-Farías 2002, Bizzarro et al. 2007, Burgos-Vázquez et al. 2017, Burgos-Vázquez et al. 2018, Jiménez-García 2020, Carrillo-Colin 2021). Consequently, their vulnerability to commercial fishing is unknown. Some data on the species' age, growth, reproductive characteristics, and demographics are available (Villavicencio-Garayzar 2000, Márquez-Farías 2002, Bizzarro et al. 2007, Burgos-Vázquez et al. 2017, Burgos-Vázquez et al. 2018, Carrillo-Colin et al. 2021), allowing researchers to make inferences about the species' susceptibility to overexploitation. Therefore, this study aims to evaluate the reproductive potential and r' , as well as contrasting the reproductive strategy, to infer, with limited data, how susceptible these 2 batoid species are to fishing exploitation.

MATERIALS AND METHODS

Indicators of reproductive potential

The information for this research was derived from project SEP-CONACYT 180894, which included monthly collections made from 2013 to 2018 by artisanal fishermen from La Paz Bay, Baja California Sur, Pacific coast of Mexico (Fig. 1).

To evaluate the reproductive potential of *N. entemedor* and *R. steindachneri*, a total of 21 indicators were estimated using the method first proposed by Vooren (1992) and later modified by Acuña et al. (2001). These indicators were divided into 2 groups according to the data's origin: those dependent on fecundity and those dependent on mass (as indicated in Table 1). The maximum age (indicator A2) of *N. entemedor* was taken from Mora-Zamacona et al. (2022), while the A2 of *R. steindachneri* was taken from Pabón-Aldana (2016).

To evaluate the indicators based on embryonic information, we used only embryos in the "late" stage. The late-stage embryos of *N. entemedor* were defined using Burgos-Vázquez et al.'s (2017) criteria, and the late-stage embryos of *R. steindachneri* were defined using the Burgos-Vázquez et al.'s (2018) criteria. The average embryo mass to term (late-stage embryos, indicator W4), age at first maturity (A1), the median age at maturity (A_{50}), and the median age at pregnancy (AP_{50}) were estimated with the biological data derived from Project SEP-CONACYT 180894. Indicator W4 was estimated using the average mass of 77 embryos of *N. entemedor* (mass: 21.3–47.7 g) and 37 embryos of *R. steindachneri* (mass: 723.0–912.0 g).

For the A1 and A_{50} estimations, a total of 230 *N. entemedor* females were used, and they were distinguished as mature

disminuyó en el periodo de 1997 a 2014 (Saldaña-Ruiz 2016). Recientemente, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) clasificó a la especie como Vulnerable (Pollom et al. 2020a). Por otro lado, *R. steindachneri* es una de las 5 especies que comprende más del 80% de las capturas actuales en el golfo de California, y fue clasificada como Casi Amenazada por la UICN (Pollom et al. 2020b).

A pesar de que se cuenta con datos disponibles sobre el esfuerzo pesquero al que están sometidas *N. entemedor* y *R. steindachneri* y de la reciente actualización de la UICN sobre sus estados de conservación, la información sobre sus características reproductivas, historia de vida, dinámica pesquera y conservación es limitada (Villavicencio-Garayzar 2000, Márquez-Farías 2002, Bizzarro et al. 2007, Burgos-Vázquez et al. 2017, Burgos-Vázquez et al. 2018, Jiménez-García 2020, Carrillo-Colin 2021). En consecuencia, se desconoce su vulnerabilidad a la pesca comercial. Se dispone de algunos datos sobre la edad, el crecimiento, las características reproductivas y la demografía de las especies (Villavicencio-Garayzar 2000, Márquez-Farías 2002, Bizzarro et al. 2007, Burgos-Vázquez et al. 2017, Burgos-Vázquez et al. 2018, Carrillo-Colin et al. 2021), lo que permite a los investigadores hacer inferencias sobre la susceptibilidad de la especie a la sobreexplotación. Por lo tanto, este estudio tiene como objetivo evaluar el potencial reproductivo y la r' , así como contrastar la estrategia reproductiva, para inferir, con datos limitados, qué tan susceptibles son estas 2 especies de batoideos a la explotación pesquera.

MATERIALES Y MÉTODOS

Indicadores del potencial reproductivo

La información de esta investigación se derivó del proyecto SEP-CONACYT 180894 y fue obtenida a través de recolectas mensuales de 2013 a 2018 por parte de pescadores artesanales de la bahía de La Paz, Baja California Sur, en la costa mexicana del Pacífico (Fig 1).

Para evaluar el potencial reproductivo de *N. entemedor* y *R. steindachneri*, se estimaron un total de 21 indicadores utilizando el método propuesto inicialmente por Vooren (1992) y posteriormente modificado por Acuña et al. (2001). Estos indicadores se dividieron en 2 grupos según el origen de los datos: los dependientes de la fecundidad y los dependientes de la masa (como se indica en la Tabla 1). La edad máxima (indicador A2) de *N. entemedor* se tomó de Mora-Zamacona et al. (2022), mientras que la A2 de *R. steindachneri* se tomó de Pabón-Aldana (2016).

Para evaluar los indicadores basados en la información embrionaria, solo se utilizaron embriones en etapa "tardía". La información de los embriones de *N. entemedor* en etapa "tardía" está basada en los criterios de Burgos-Vázquez et al. (2017), y la información embrionaria de *R. steindachneri* se definió con base en los criterios de Burgos-Vázquez et al. (2018). La masa promedio embrionaria a término (embriones

or immature following that proposed by Burgos-Vázquez et al. (2017). In the case of *R. steindachneri*, 150 females were evaluated, differentiating maturity according to that proposed by Burgos-Vázquez et al. (2018). The estimate of A1 was made on the basis of the age of the youngest recorded female. For the AP₅₀ estimation, 64 females of *N. entemedor* and 15 females of *R. steindachneri* in the pregnancy stage were evaluated. A₅₀ and AP₅₀ were calculated using a binomial logistic model (0: immature individuals/females without eggs or embryos in the uterus; 1: mature individuals/females with eggs or embryos in the uterus) in MATLAB r2015a.

The indicators based on fecundity and mass were average mass (W1), maximum eviscerated mass (W2), duration of the reproductive cycle (R1), duration of the reproductive life (R2), average number of embryos (An1), annual production of offspring (Ap2), number of offspring accumulated during the period of reproductive activity (No3), mass at first maturity (W3), average litter mass (W5), annual mass of juvenile production (W6), growth during the life phase of reproductive activity (W7), accumulated mass of the progeny (W8), relative production of litter biomass per cycle (Rw_{litter}), relative annual biomass production (Rw_{year}), relative body mass at birth (Rw_{birth}), relative production of biomass during the reproductive phase of life (RB1), relative production of body mass during the reproductive phase of life (RB2), and relative production of the litter mass during the reproductive phase of life (RB3). They were estimated using the information proposed by Burgos-Vázquez et al. (2017) for *N. entemedor* and by Burgos-Vázquez et al. (2018) for *R. steindachneri*.

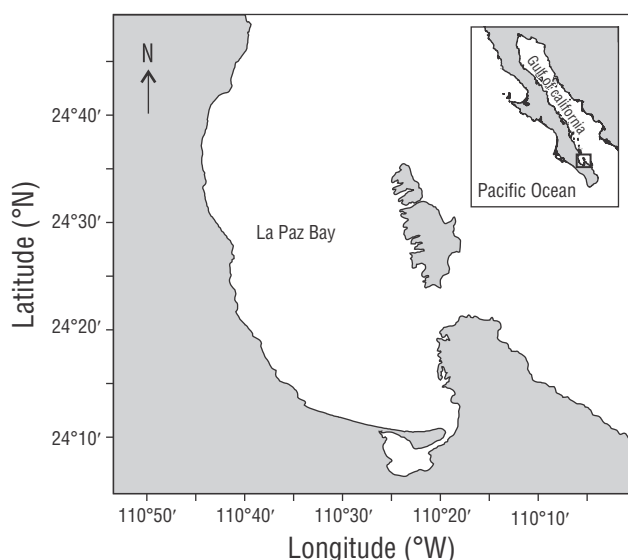


Figure 1. Study area (Gulf of California and La Paz Bay) where the samples of *Narcine entemedor* and *Rhinoptera steindachneri* were collected from 2013 to 2018.

Figura 1. Área de estudio (golfo de California y bahía de La Paz) donde se recolectaron las muestras de *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri* de 2013 a 2018.

en etapa “tardía”, indicador W4), la edad de primera madurez (A1), la edad mediana de madurez (A₅₀) y la edad mediana de preñez (AP₅₀) se estimaron a partir de los datos biológicos derivados del proyecto SEP-CONACYT 180894. La estimación del indicador W4 se basó en la masa promedio de 77 embriones de *N. entemedor* (masa: 21.3–47.7 g) y en la masa promedio de 37 embriones de *R. steindachneri* (masa: 723.0–912.0 g).

Para la estimación de la A1 y la A₅₀, se utilizaron un total de 230 hembras de *N. entemedor*, las cuales se diferenciaron entre maduras e inmaduras según lo establecido por Burgos-Vázquez et al. (2017). En el caso de *R. steindachneri*, se evaluaron 150 hembras, y se diferenció la madurez de acuerdo con lo propuesto por Burgos-Vázquez et al. (2018). La estimación de la A1 se basó en la edad de la hembra más joven registrada. Para la estimación de la AP₅₀, se evaluaron 64 hembras preñadas de *N. entemedor* y 15 hembras preñadas de *R. steindachneri*. La A₅₀ y la AP₅₀ se calcularon mediante un modelo logístico binomial (0: individuos inmaduros/hembras sin óvulos ni embriones en el útero; 1: individuos maduros/hembras con ovocitos o embriones en el útero) utilizando el software MATLAB r2015a.

Los indicadores que se basaron en la fecundidad y la masa fueron masa promedio (W1), masa máxima eviscerada (W2), duración del ciclo reproductivo (R1), duración de la vida reproductiva (R2), número promedio embrionario (An1), producción anual de crías (Ap2), número de crías acumulado durante el periodo de actividad reproductiva (No3), masa de la primera madurez (W3), masa promedio de la camada (W5), masa anual de la producción de juveniles (W6), crecimiento durante la fase de vida de la actividad reproductiva (W7), masa acumulada de la camada (W8), producción relativa de biomasa de la camada por ciclo (Rw_{camada}), producción anual relativa de biomasa (Rw_{anual}), masa corporal relativa al nacer ($Rw_{nacimiento}$), producción relativa de biomasa durante la fase reproductiva (RB1), producción relativa de masa corporal durante la fase reproductiva (RB2) y producción relativa de la masa de la camada durante la fase reproductiva (RB3). Estos fueron estimados utilizando la información de Burgos-Vázquez et al. (2017) para *N. entemedor* y la de Burgos-Vázquez et al. (2018) para *R. steindachneri*.

Comparaciones entre rasgos reproductivos

Para comparar el potencial reproductivo entre ambas especies, se asignó una calificación cualitativa (bajo, alto y corto) denominada indicador óptimo (IO). Los IO se asignaron con base en los rasgos de historia de vida que hacen que una especie sea más o menos vulnerable a las condiciones de sobreexplotación por pesca, lo cual se basó en lo propuesto por Holden (1974), Walker y Hislop (1998), Musick (1999), Dulvy et al. (2000), Stevens et al. (2000) y Cailliet (2015) (Tabla 1). Considerando que cuerpos grandes, madurez tardía, alta longevidad, largos ciclos reproductivos, alta demanda energética para la reproducción y bajas

Table 1. Comparison of reproductive potential indicators based on fecundity and mass among *Narcine entemedor* (♣), *Rhinoptera steindachneri* (♠), and the optimal indicator (OI) qualitative rating for each indicator according to the life-history traits that make a population less vulnerable to fishing exploitation conditions, as proposed by Holden (1974), Walker and Hislop (1998), Musick (1999), Dulvy et al. (2000), Stevens et al. (2000), and Cailliet (2015).

Table 1. Comparación de indicadores del potencial reproductivo basados en fecundidad y masa entre *Narcine entemedor* (♣), *Rhinoptera steindachneri* (♠), y el índice cualitativo del indicador óptimo (OI) según los rasgos de historia de vida que hacen que una población sea menos vulnerable a las condiciones de explotación pesquera, tal como lo proponen Holden (1974), Walker y Hislop (1998), Musick (1999), Dulvy et al. (2000), Stevens et al. (2000) y Cailliet (2015).






















Indicator	Definition/estimation	<i>Narcine entemedor</i>	<i>Rhinoptera steindachneri</i>	OI	Species closest to the OI
Fecundity					
A1: age at first maturity (years)	Age of the youngest mature organism	2.8	1.7	Low	
A2: maximum age (years)	Maximum age recorded	14.0	9.8	Low	
W1: average mass (eviscerated, g)	Average mass of all eviscerated females	2,709.0	3,737.1	Low	
W2: maximum eviscerated mass (g)	Maximum eviscerated mass recorded	5,200.0	12,900.0	Low	
R1: duration of the reproductive cycle (years)	Beginning of follicular development until birth	1.0	1.0	Short	
R2: duration of the reproductive life (years)	A2 – A1	11.2	8.1	Short	
An1: average number of embryos (embryos per litter per year)	Average fecundity	8.0	1.0	High	
Ap2: annual production of offspring (embryos per litter per year)	A1/R1	8.7	1.1	High	
No3: number of offspring accumulated during the period of reproductive activity (annual production of offspring in the reproductive life cycle)	R2 × Ap2	104.4	8.8	High	
Mass					
W3: mass at first maturity (g)	Mass of the smallest mature organism	1,710.0	3,900.0	Low	

Table 1 (Cont.)

W4: average mass of embryos to term (g)	Average mass of embryos in the "late" stage	36.5	841.0	Low					
W5: average litter mass (g)	$W4 \times Ap1$	291.0	841.0	Low					
W6: annual mass of juvenile production (g)	$W4 \times Ap2$	317.5	917.5	High					
W7: growth during the life phase of reproductive activity (g)	$W2 - W3$	3,490.0	9,000.0	High					
W8: accumulated mass of the progeny ($g \cdot y^{-1}$)	$R2 \times W6$	3,809.6	7,422.2	Low					
Rw_{litter} : relative production of litter biomass per cycle ($g \cdot y^{-1}$)	$W5/W6$	0.9	0.9	Low					
Rw_{year} : relative annual biomass production ($g \cdot y^{-1}$)	$W6/W1$	0.1	0.2	High					
Rw_{birth} : relative body mass at birth (g)	$W4/W1$	0.0	0.2	Low					
RB1: relative production of biomass during the reproductive phase of life ($g \cdot y^{-1}$)	$(W7 + W8)/W3$	4.3	4.2	Low					
RB2: relative production of body mass during the reproductive phase of life ($g \cdot y^{-1}$)	$W7/W3$	2.0	2.3	High					
RB3: relative production of the litter mass during the reproductive phase of life ($g \cdot y^{-1}$)	$W8/W3$	2.2	1.9	Low					

Comparisons between reproductive traits

To compare the reproductive potential between *N. entemedor* and *R. steindachneri*, a qualitative rating, called optimal indicator (OI), was assigned as low, high, or short. OIs were assigned on the basis of the life history traits that make a species either more or less vulnerable to overexploitation by fishing, considering that proposed by Holden (1974), Walker and Hislop (1998), Musick (1999), Dulvy et al. (2000), Stevens et al. (2000), and Cailliet (2015) (Table 1). Since large bodies, late maturity, high longevity, long reproductive cycles, high energy demand for reproduction, and low fecundities are traits that make organisms more sensitive to fishing mortality, each evaluated trait was designated as OI when it presented values or characteristics that were different from those of these traits sensitive to overfishing, for example low A1, high fecundity, or short reproductive cycle.

The proportion of A1, A₅₀, and AP₅₀, with respect to the A2 of each species, was evaluated.

Potential rate of population increase

As part of the evaluation and comparison of the reproductive potential of *N. entemedor* and *R. steindachneri*, we used the r' proposed by Jennings et al. (1998). According to Jennings et al. (1998), r' can be used as a measure of the ability of a population to compensate for exploitation. Comparisons between both species were carried out with the assumption that low r' values were associated with a decrease in abundance caused by fishing (Frisk et al. 2001).

RESULTS

In total, 21 indicators of the reproductive potential of *N. entemedor* and *R. steindachneri* were evaluated. *Narcine entemedor* presented 11 OIs (W1, W2, An1, Ap2, No3, W3, W4, W5, W8, R_{w_{birth}}, and RB3), and *R. steindachneri* presented 8 (A1, A2, R2, W6, W7, R_{w_{year}}, RB1, and RB2). The rest of the indicators (R1 and R_{w_{litter}}) were tied for both species. Regarding fecundity and mass, of the 2 species, *N. entemedor* presented more indicators close to the OI related to fecundity (*N. entemedor*: 5; *R. steindachneri*: 3; both: 1) and mass (*N. entemedor*: 6; *R. steindachneri*: 5; both: 1) (Table 1).

A1 was lower in *R. steindachneri*, and A2 was higher in *N. entemedor*. W1 and W2 were higher for *R. steindachneri*. R1 for both species was approximately 1.0 y; however, R2 for *N. entemedor* was 4.0 y longer, at approximately 12.0 y, while R2 for *R. steindachneri* was approximately 8.1 y. This difference is due to the divergence in the A2 of both species (Table 1).

Narcine entemedor showed a higher An1 (8 embryos/female) compared to *R. steindachneri* (1 embryo/female). Consequently, Ap2 and No3 were higher in *N. entemedor*. On

fecundidades son rasgos que hacen a los organismos más sensibles a la mortalidad por pesca, cada rasgo evaluado fue designado IO cuando presentaba valores o características diferentes a las de estos rasgos sensibles a la sobrepesca, por ejemplo, A1 temprana, fecundidad alta o ciclo reproductivo corto.

Se evaluó la proporción entre A1, A₅₀ y AP₅₀ respecto a la A2 de cada especie.

Tasa potencial de aumento poblacional

Como parte de la evaluación y la comparación del potencial reproductivo de *N. entemedor* y *R. steindachneri*, se utilizó la r' propuesta por Jennings et al. (1998). Según Jennings et al. (1998), r' puede utilizarse como una medida de la capacidad de una población para compensar la explotación. Las comparaciones entre ambas especies se llevaron a cabo suponiendo que los valores bajos de r' estaban asociados con una disminución en la abundancia causada por la pesca (Frisk et al. 2001).

RESULTADOS

En total, se evaluaron 21 indicadores del potencial reproductivo de *N. entemedor* y *R. steindachneri*. *Narcine entemedor* presentó 11 IO (W1, W2, An1, Ap2, No3, W3, W4, W5, W8, R_{w_{nacimiento}} y RB3), mientras que *R. steindachneri* presentó 8 (A1, A2, R2, W6, W7, R_{w_{anual}}, RB1 y RB2). El resto de los indicadores (R1 y R_{w_{camada}}) fueron similares para ambas especies. Con base en la fecundidad y la masa, de las 2 especies, *N. entemedor* presentó más indicadores cercanos al IO relacionado con la fecundidad (*N. entemedor*: 5; *R. steindachneri*: 3; ambas: 1) y la masa (*N. entemedor*: 6; *R. steindachneri*: 5; ambas: 1) (Tabla 1).

A1 fue menor en *R. steindachneri*, mientras que A2 fue mayor en *N. entemedor*. W1 y W2 fueron mayores para *R. steindachneri*. El R1 para ambas especies fue de aproximadamente 1.0 año; sin embargo, la R2 de *N. entemedor* fue 4.0 años más larga, aproximadamente 12.0 años, mientras que la R2 de *R. steindachneri* fue de aproximadamente 8.1 años. Esta diferencia se debe a la diferencia en la A2 de ambas especies (Tabla 1).

Narcine entemedor mostró un promedio mayor de An1 (8 embriones/hembra) en comparación con *R. steindachneri* (1 embrión/hembra). En consecuencia, Ap2 y No3 fueron mayores en *N. entemedor*. Por otro lado, W3, W4, W5, W6, W7 y W8 fueron mayores en *R. steindachneri*.

La R_{w_{camada}} fue la misma para ambas especies (fecundidad promedio: 0.9), mientras que la R_{w_{anual}} y la R_{w_{nacimiento}} fueron mayores en *R. steindachneri*. RB1, RB2 y RB3 fueron similares entre las 2 especies (Tabla 1).

Las hembras de ambas especies mostraron una proporción entre A1 y A2 similar (Fig. 2). La A₅₀ en hembras de *N. entemedor* se estimó en 5.1 años (95% IC: 3.5–6.7, Fig. 3a), mientras que la A₅₀ en hembras de *R. steindachneri*

the other hand, W3, W4, W5, W6, W7, and W8 were higher in *R. steindachneri*.

Rw_{litter} was the same for both species (average fecundity: 0.9), but Rw_{year} and Rw_{birth} were higher in *R. steindachneri*. RB1, RB2, and RB3 were similar between the 2 species (Table 1).

Females of both species showed a similar A1 relative to A2 (Fig. 2). The A_{50} in *N. entemedor* females was estimated at 5.1 y (95% CI: 3.5–6.7, Fig. 3a), whereas the A_{50} in *R. steindachneri* females was estimated at 3.8 y (95% CI: 1.6–5.9, Fig. 3a). The AP_{50} values for *N. entemedor* and *R. steindachneri* were estimated at 6.8 y (5.3–8.3 and 5.0–8.6, respectively; Fig. 3b, Table 1). The proportions of A_{50} relative to A2 for both species were similar, while AP_{50} was higher in *R. steindachneri* (Fig. 2). The r' value was higher in *N. entemedor* (0.48) than in *R. steindachneri* (–0.18).

DISCUSSION

This is the first study evaluating the reproductive potential of *N. entemedor* and *R. steindachneri*, which is useful for comparing the energetic cost for each species in terms of reproduction (Vooren 1992). Our analysis represents an approximate inference about the vulnerability of these 2 batoid species, which are frequently captured in the southern Gulf of California and for whom there is insufficient information on their population parameters. Because of this insufficient information, we cannot develop complex fishing models to predict population trends.

The reproductive potential regarding fecundity in *N. entemedor* had more indicators close to the OI (55.6%) compared to *R. steindachneri*. Therefore, it is likely that *N. entemedor* invests more energy in reproduction in terms of increasing offspring size. Still, *N. entemedor* offspring are smaller than *R. steindachneri* offspring. It can be observed, for example, that $Ap2$ was 8 times higher for *N. entemedor* than for *R. steindachneri*, and $No3$ was 96 times higher. Because both indicators use the duration of the reproductive cycle and the percentage of litters for that time, our analyses confirm that high fecundity and embryonic diapause (Burgos-Vázquez et al. 2017) are advantages that improve the reproductive effort in *N. entemedor*. Because of the small size at birth of *N. entemedor*, this species is likely to present a trade-off between fecundity and size at birth, investing a large portion of its energy in increasing the litter number but not body size.

In terms of the reproductive potential regarding mass, *R. steindachneri* showed 50% of the total indicators closest to the OI, and *N. entemedor* showed about 58.3% of the total indicators closest to the OI. According to Roff (1992) and Haag (2013), the method for evaluating reproductive effort using body mass is an adequate proxy for estimating the energy invested in reproduction; however, it can be biased, mainly because it considers the energy destined to produce body mass, gonadic mass, and embryonic mass.

se estimó en 3.8 años (95% IC: 1.6–5.9, Fig. 3a). Los valores de AP_{50} para *N. entemedor* y *R. steindachneri* se estimaron en 6.8 años (5.3–8.3 y 5.0–8.6, respectivamente; Fig. 3b, Tabla 1). Las proporciones de A_{50} con respecto a A2 para ambas especies fueron similares, mientras que AP_{50} fue mayor en *R. steindachneri* (Fig. 2). El valor de r' fue mayor en *N. entemedor* (0.48) que en *R. steindachneri* (–0.18).

DISCUSIÓN

Este es el primer estudio que evalúa el potencial reproductivo de *N. entemedor* y *R. steindachneri*, lo cual es útil para comparar el costo energético que invierte cada especie en términos de reproducción (Vooren 1992). Nuestro análisis representa una inferencia aproximada sobre la vulnerabilidad de estas 2 especies de batoides, que se capturan con frecuencia en el sur del golfo de California y cuya información de parámetros poblacionales es insuficiente. Debido a esta información insuficiente, no podemos desarrollar modelos de pesca complejos para predecir las tendencias poblacionales.

El potencial reproductivo en cuanto a la fecundidad en *N. entemedor* tuvo más indicadores cercanos al IO (55.6%) que en *R. steindachneri*. Por lo tanto, es probable que *N. entemedor* invierta más energía en la reproducción en términos de aumentar el tamaño de la descendencia. Aun así,

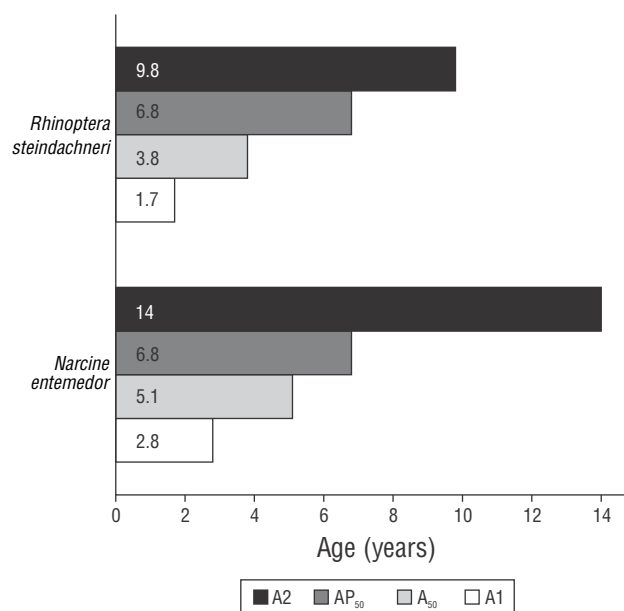


Figure 2. Proportion of maximum age (A2), age at first maturity (A1), median age at maturity (A_{50}), and median age at pregnancy (AP_{50}) for *Narcine entemedor* and *Rhinoptera steindachneri*.

Figura 2. Proporción de edad máxima (A2), edad de primera madurez (A1), edad mediana de madurez (A_{50}) y edad mediana de preñez (AP_{50}) de *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri*.

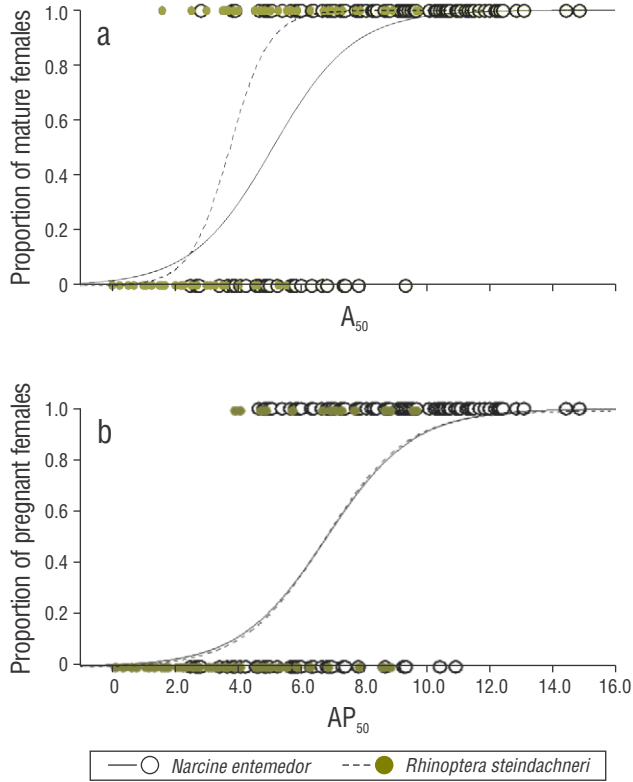


Figure 3. Ogive of the median age at maturity (A_{50}) (a) and the median age at pregnancy (AP_{50}) (b) of *Narcine entemedor* and *Rhinoptera steindachneri*.

Figura 3. Ojiva de la edad mediana de madurez (A_{50}) (a) y la edad mediana de preñez (AP_{50}) (b) de *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri*.

Rhinoptera steindachneri compensates low fecundity with energy investment in embryonic development. Thus, reproductive effort is likely higher in *R. steindachneri* compared to *N. entemedor* because of the reproductive mode (embryonic nutrition: definitive lipid histotrophy). Therefore, a trade-off between energy investment in embryonic development and fecundity is likely to occur in this species. However, the high energy demand for reproduction could affect the maintenance of the population in the event of overfishing (Cortés 2000, Dulvy et al. 2014).

The main reproductive difference between *N. entemedor* and *R. steindachneri* is the mode in which the mother nourishes the embryos. Whereas *N. entemedor* shows limited histotrophy (Burgos-Vázquez et al. 2017) with low nutritional input (mucoproteins) from the mother to the embryo (Hamlett et al. 2005, Musick and Ellis 2005), *R. steindachneri* presents matrotrophy with definitive lipidic histotrophy (Hamlett et al. 2005, Musick and Ellis 2005), where the embryos are nourished mostly with the nutrients produced and secreted by the mother, at least by the “mid” stage of embryonic development (Burgos-Vázquez et al. 2018). *Rhinoptera steindachneri* invests more energy in

los embriones de *N. entemedor* son de menor tamaño que los de *R. steindachneri*. Se puede observar, por ejemplo, que *N. entemedor* mostró un Ap2 que fue 8 veces superior al de *R. steindachneri*, y el indicador No3 fue 96 veces superior. Debido a que ambos indicadores utilizan la duración del ciclo reproductivo y el porcentaje embrionario para ese tiempo, nuestros análisis confirman que la alta fecundidad y la diapausa embrionaria (Burgos-Vázquez et al. 2017) son ventajas que mejoran el esfuerzo reproductivo en *N. entemedor*. Debido al pequeño tamaño al nacer de *N. entemedor*, es probable que esta especie presente una compensación entre la fecundidad y el tamaño al nacer, al invertir una gran parte de su energía en aumentar el número de crías pero no el tamaño corporal.

En cuanto al potencial reproductivo respecto a la masa, *R. steindachneri* mostró el 50% del total de indicadores más cercanos al IO, y *N. entemedor* mostró alrededor del 58.3% del total de indicadores. Según Roff (1992) y Haag (2013), el método de evaluación del esfuerzo reproductivo con la masa corporal es un proxy adecuado para estimar la energía invertida en la reproducción; sin embargo, puede presentar sesgo, principalmente porque considera la energía destinada a la producción de masa corporal, masa gonadal y masa embrionaria. *Rhinoptera steindachneri* compensa la baja fecundidad con inversión energética para el desarrollo embrionario. Por lo tanto, es probable que el esfuerzo reproductivo sea mayor en *R. steindachneri* en comparación con *N. entemedor* debido al modo reproductivo (nutrición embrionaria: histotrofia lipídica definitiva). Por lo tanto, quizá se produzca una compensación entre la inversión energética para el desarrollo embrionario y la fecundidad de esta especie. No obstante, esta condición de alta demanda energética para la reproducción podría afectar el mantenimiento de la población en caso de sobrepesca (Cortés 2000, Dulvy et al. 2014).

La principal diferencia reproductiva entre *N. entemedor* y *R. steindachneri* es el modo en el que la madre nutre a los embriones. Mientras que *N. entemedor* muestra una histotrofia limitada (Burgos-Vázquez et al. 2017) con un bajo aporte nutricional (mucoproteínas) de la madre hacia el embrión (Hamlett et al. 2005, Musick y Ellis 2005), *R. steindachneri* presenta matrotrofia con histotrofia lipídica definitiva (Hamlett et al. 2005, Musick y Ellis 2005), donde los embriones se nutren mayoritariamente de los nutrientes producidos y secretados por la madre, al menos desde la etapa “media” del desarrollo embrionario (Burgos-Vázquez et al. 2018). *Rhinoptera steindachneri* invierte más energía en la nutrición embrionaria al producir la reserva vitelina, junto con la producción y la secreción de leche uterina (Wallace 1978, Wallace y Selman 1981, Wourms 1981, Wourms y Lombardi 1992). Así, *N. entemedor* podría tener la ventaja de requerir menos energía para el desarrollo embrionario; sin embargo, la matrotrofia permite que *R. steindachneri* produzca crías más grandes y desarrolladas que tienen mayor

embryonic nutrition by producing the vitelline reserve, along with the production and secretion of uterine milk (Wallace 1978, Wallace and Selman 1981, Wourms 1981, Wourms and Lombardi 1992). Thus, *N. entemedor* could have the advantage of requiring less energy for embryonic development, but matrotrophy allows *R. steindachneri* to produce larger and more developed offspring that have higher probability of survival (Wourms 1981, Qualls and Shine 1995, Goodwin et al. 2002).

According to Frisk et al. (2001) and Frisk (2010), the difference between age at maturity and maximum age represents the portion of time that the organism will invest in reproduction. Both species invest the relatively same amount of time in their reproductive activities (the A1 to A2 ratio equals 0.36 for *N. entemedor* and 0.39 for *R. steindachneri*), and it appears that they have relatively early ages at maturity. *Rhinoptera steindachneri* had a higher proportion (0.7) of age at pregnancy compared to *N. entemedor* (0.5), which may be related to the reproductive mode, where *R. steindachneri* probably needs more time to develop a larger abdominal cavity to carry a single large embryo.

Frisk et al. (2001) used r' to evaluate the response of some elasmobranch species to exploitation and compared it with the values obtained by Jennings et al. (1998). Both studies associated the low r' values with populations that were declining due to fishing exploitation. In the present study, *N. entemedor* showed a high r' value (0.48), while *R. steindachneri* presented a very low value (-0.18). Compared to other elasmobranch species, *N. entemedor* shows one of the highest r' values, only after the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo* ($r' = 0.60$), which has an earlier maturity age, and the skate *Leucoraja erinacea* ($r' = 0.68$), which shows a fecundity of 30 capsules/year (6 embryos more per year than *N. entemedor*) (Frisk et al. 2001). Furthermore, the r' value for *Amblyraja radiata* ($r' = 0.43$) is similar to the one found in *N. entemedor*, given the similarity in age at maturity and fecundity (Frisk et al. 2001).

The negative r' value for *R. steindachneri* could be affected by fecundity, which is one of the lowest among the elasmobranchs (1 embryo/female; Frisk et al. 2001, Burgos-Vázquez et al. 2018). In their study, Frisk et al. (2001) did not include species with fecundity values of 1 embryo/female; the species with the lowest fecundity was *Carcharias taurus* (2 embryos/female), which had an age at maturity of 7 y and $r' < 0.001$. Due to its low fecundity and relative early A1, *R. steindachneri*, is less productive than *N. entemedor*, and it probably has lower capacity to recover from overexploitation by fishing. Low r' values have also been associated with species that have large body sizes, late maturity, and low growth rates. Moreover, these species appear to be more susceptible to population decline due to overexploitation by fishing (Frisk et al. 2001, Frisk and Miller 2009).

According to the reproductive indicators, characteristics, and r' value evaluated in the current study, when compared to

probabilidad de supervivencia (Wourms 1981, Qualls y Shine 1995, Goodwin et al. 2002).

Según Frisk et al. (2001) y Frisk (2010), la diferencia entre la edad de madurez y la edad máxima representa la porción de tiempo que el organismo invertirá en la reproducción. Ambas especies invierten relativamente la misma porción de tiempo en su actividad reproductiva (la relación entre A1 y A2 es igual a 0.36 para *N. entemedor* y 0.39 para *R. steindachneri*), y tienen edades de madurez relativamente tempranas. *Rhinoptera steindachneri* tuvo una mayor proporción (0.7) de edad al momento de la preñez en comparación con *N. entemedor* (0.5), lo que puede estar relacionado con el modo reproductivo, donde *R. steindachneri* probablemente necesita más tiempo para desarrollar una cavidad abdominal más grande para llevar un solo embrión grande.

Frisk et al. (2001) utilizó la r' para evaluar la respuesta de algunas especies de elasmobranchios a la explotación y la contrastó con los valores obtenidos por Jennings et al. (1998). Ambos estudios relacionaron los valores bajos de r' con poblaciones en declive debido a la explotación pesquera. En el presente estudio, *N. entemedor* mostró un valor de r' alto (0.48), mientras que *R. steindachneri* presentó un valor muy bajo (-0.18). En comparación con otras especies de elasmobranchios, *N. entemedor* mostró uno de los valores más altos de r' , solo por debajo del tiburón cabeza de pala, *Sphyrna tiburo* ($r' = 0.60$), que tiene una edad de madurez más temprana, y la raya enana, *Leucoraja erinacea* ($r' = 0.68$), que presenta una fecundidad de 30 cápsulas/año (6 embriones más por año que *N. entemedor*) (Frisk et al. 2001). Además, *Amblyraja radiata* ($r' = 0.43$) muestra un valor de r' similar al encontrado en *N. entemedor* debido a su similar edad de madurez y fecundidad (Frisk et al. 2001).

El valor negativo de r' para *R. steindachneri* podría verse afectado por la fecundidad, que es de las más bajas entre los elasmobranchios (1 embrión/hembra) (Frisk et al. 2001, Burgos-Vázquez et al. 2018). En su estudio, Frisk et al. (2001) no incluyeron especies con valores de fecundidad de 1 embrión/hembra; la especie con menor fecundidad fue *Carcharias taurus* (2 embriones/hembra), la cual tuvo una edad de madurez de 7 años y $r' < 0.001$. Debido a su baja fecundidad y A1 relativamente temprana, *R. steindachneri* es menos productiva que *N. entemedor*, y probablemente tiene una menor capacidad para recuperarse de la sobreexplotación por pesca. Los valores bajos de r' también se han asociado con organismos que tienen grandes tamaños corporales, madurez tardía y bajas tasas de crecimiento. Además, estas especies parecen ser más susceptibles a la disminución de la población debido a la sobreexplotación por pesca (Frisk et al. 2001, Frisk y Miller 2009).

De acuerdo con los indicadores reproductivos, las características y la r' evaluada en el presente estudio, en comparación con otros elasmobranchios, *N. entemedor* puede considerarse una especie con A1 relativamente temprana, alto esfuerzo reproductivo dependiente de la fecundidad y alta capacidad para compensar la sobreexplotación por

other elasmobranchs, *N. entemedor* can be deemed a species with a relatively early A1, high reproductive effort dependent on fecundity, and high capacity to compensate for over-exploitation by fishing. On the other hand, when compared to other elasmobranchs, *R. steindachneri* is a species with early A1, high reproductive effort dependent on embryonic mass, and low ability to compensate for overexploitation by fishing. The low fecundity value for *R. steindachneri* is related to the low r' values, indicating that *R. steindachneri* would be more vulnerable to overexploitation by fishing (Jennings et al. 1998, Frisk et al. 2001). Both species have relatively high reproductive potential (i.e., *N. entemedor* through fecundity and *R. steindachneri* through embryonic mass). However, *N. entemedor* showed the highest r' values; therefore, it could be deemed more resilient to environmental disturbances and fishing susceptibility.

In Mexico, the main problem in analyzing the fishery dynamics of a batoid species is that fishing records do not include the scientific names of species or species are poorly identified, which could lead to erroneous information for management. For this reason, it is very difficult to carry out robust analyses of population trends and establish adequate management plans. A susceptibility characteristic of *N. entemedor* is that it is marketed as a shark species and there is therefore no specific information about its fishery. In the case of *R. steindachneri*, it is a species that forms schools (Bizzarro et al. 2007), which makes it more susceptible to being trapped in large numbers. Additionally, it has low fecundity. Our main recommendation is to use this methodology for species with nil information on catch series, abundances, or demographic data to create a purely precautionary management plan.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico; SEP-CONACyT/CB-2012/180894), Instituto Politécnico Nacional (IPN), and Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (IPN-SIP/201801403). The work carried out by MIBV was funded by CONACYT through a scholarship for her PhD studies. PAMF received a postdoctoral fellowship funded by SEP-CONACYT (SEP-CONACyT/CB-2012/180894). VHCE, CJHC, RP, and BPCV are grateful for the support from Estímulos al Desempeño de los Investigadores, the IPN Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas, and the Sistema Nacional de Investigadores (SNI-CONACYT). The authors thank Juan Higuera and the students of the project “Demografía de los batoideos costeros más abundantes en el Pacífico mexicano centro-norte” [Demography of the most abundant coastal batoids in the central-northern Mexican Pacific] for their collaboration in the fieldwork and specimen processing.

pesca. Por otro lado, en comparación con otros elasmobranchios, *R. steindachneri* es una especie con A1 relativamente temprana, alto esfuerzo reproductivo dependiente de la masa embrionaria y baja capacidad para compensar la sobreexplotación por pesca. El valor bajo de fecundidad en *R. steindachneri* está relacionado con valores bajos de r' , lo que indicaría que *R. steindachneri* sería más vulnerable a la sobreexplotación por pesca (Jennings et al. 1998, Frisk et al. 2001). Ambas especies tienen un potencial reproductivo relativamente alto (i.e., *N. entemedor* a través de la fecundidad y *R. steindachneri* a través de la masa embrionaria). Sin embargo, *N. entemedor* mostró los valores más altos de r' ; por lo tanto, podría considerarse una especie más resiliente a las perturbaciones ambientales y la susceptibilidad por pesca.

En México, el principal problema al analizar la dinámica pesquera de una especie de batoideo es que los registros de pesca no incluyen los nombres científicos de las especies o las especies están mal identificadas, lo que podría generar información errónea para el manejo. Por esta razón, es muy difícil realizar análisis robustos sobre las tendencias de la población y establecer planes de gestión adecuados. Una característica de susceptibilidad de *N. entemedor* es que se comercializa como una especie de tiburón, por lo que no existe información específica sobre su pesquería. En el caso de *R. steindachneri*, es una especie que forma agregaciones (Bizzarro et al. 2007), lo que la hace más susceptible de quedar atrapada en grandes números. Además, tiene una baja fecundidad. Nuestra principal recomendación es usar esta metodología para especies que no tienen información sobre series de captura, abundancias o datos demográficos para crear un plan de manejo puramente precautorio.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) de México (SEP-CONACYT/CB-2012/180894), el Instituto Politécnico Nacional (IPN) y el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (IPN-SIP/201801403). Los estudios de doctorado de MIBV fueron financiados a través de una beca de CONACYT. PAMF fue financiado por una beca posdoctoral de SEP-CONACYT (SEP-CONACYT/CB-2012/180894). VHCE, CJHC, RP y BPCV agradecen el apoyo de Estímulos al Desempeño de los Investigadores y a la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del IPN, así como al Sistema Nacional de Investigadores (SNI-CONACYT). Los autores agradecen a Juan Higuera y a los alumnos del proyecto “Demografía de los batoideos costeros más abundantes en el Pacífico mexicano centro-norte” su colaboración en el trabajo de campo y el procesamiento de los especímenes.

Traducido al español por los autores.

REFERENCES

- Acuña EL, Cid E, Pérez I, Kong M, Araya López H. 2001. Estudio biológico de tiburones (marrajo dentado, azulero y tiburón sardinero) en la zona norte y central de Chile. Informe Final FIPA-Subpesca. Coquimbo (Chile): Fondo de Investigación Pesqueras y de Acuicultura. 112 p.
- Bizzarro JJ, Smith WD, Márquez-Farías JF, Hueter RE. 2007. Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fish Res.* 84(2):137-146. <https://doi.org/10.1016/J.FISHRES.2006.10.016>
- Burgos-Vázquez MI, Chávez-García VE, Cruz-Escalona VH, Navia AF, Mejía-Falla PA. 2018. Reproductive strategy of the Pacific cownose ray *Rhinoptera steindachneri* in the southern Gulf of California. *Mar Freshwater Res.* 70(1):93-106. <https://doi.org/10.1071/MF18096>
- Burgos-Vázquez MI, Mejía-Falla PA, Cruz-Escalona VH, Brown-Peterson NJ. 2017. Reproductive strategy of the Giant electric ray in the southern Gulf of California. *Mar Coast Fish.* 9(1):577-596. <https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1370042>
- Cailliet GM. 2015. Perspectives on elasmobranch life-history studies: a focus on age validation and relevance to fishery management. *J Fish Biol.* 87(6):1271-1292. <https://doi.org/10.1111/jfb.12829>
- Carrillo-Colin L, Márquez-Farías JF, Lara-Mendoza RE, Zamora-García OG. 2021. Bayesian estimation of the age and growth of the golden cownose ray (*Rhinoptera steindachneri*) in the southern Gulf of California in Mexico. *Fish Bull.* 119(1):19-20. <https://doi.org/10.7755/FB.119.1.3>
- Clutton-Brock TH. 1991. The Evolution of Parental Care. New Jersey: Princeton University Press. 352 p.
- Charlesworth B. 1994. Evolution in Age-Structured Populations. Cambridge (United Kingdom): Cambridge University Press.
- Cortés E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Rev Fish Sci.* 8(4):299-344. <https://doi.org/10.1080/10408340308951115>
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JA, Cavanagh RD, Kyne PM, Harrison LR, Carlson JK, Davidson LNK, Fordham SV, Francis MP, et al. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife.* 3:e00590. <http://doi.org/10.7554/eLife.00590>
- Dulvy NK, Metcalfe JD, Glanville J, Pawson MG, Reynolds JD. 2000. Fishery stability, local extinctions and shifts in community structure in skates. *Conserv Biol.* 14(1):283-293. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98540.x>
- Frisk MG. 2010. Life history strategies of batoids. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds.), *Sharks and Their Relatives II. Biodiversity, Adaptive Physiology, and Conservation*. Boca Raton (Florida): CRC Press, Taylor & Francis Group. p. 283-316.
- Frisk MG, Miller TJ. 2009. Maturation of little skate and winter skate in the western Atlantic from Cape Hatteras to Georges Bank. *Mar Coast Fish.* 1(1):1-11. <https://doi.org/10.1577/C08-014.1>
- Frisk MG, Miller TJ, Fogarty MJ. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Can J Fish Aquat Sci.* 58(5):969-981. <https://doi.org/10.1139/f01-051>
- Frisk MG, Miller TJ, Dulvy NK. 2005. Life histories and vulnerability to exploitation of elasmobranchs: inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *J Northw Atl Fish Sci.* 35:27-45. <https://doi.org/10.2960/J.v35.m514>
- Goodwin NB, Dulvy NK, Reynolds JD. 2002. Life-history correlates of the evolution of live bearing in fishes. *Phil Trans R Soc Lond B.* 357:259-267. <http://doi.org/10.1098/rstb.2001.0958>
- Gruber SH, Marignac JRC, Hoening JM. 2001. Survival of juvenile lemon sharks at Bimini, Bahamas, estimated by mark-depletion experiments. *Trans Am Fish Soc.* 130(3):376-384. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0376:SOJLSA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0376:SOJLSA>2.0.CO;2)
- Haag WR. 2013. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels. *Biol Rev.* 88(3):745-766. <https://doi.org/10.1111/brv.12028>
- Hamlett WC, Jones CJP, Paulesu LR. 2005. Placentatrophly in Sharks. In: Hamlett WC (ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes. Sharks, Batoids, and Chimaeras. Vol 3*. Enfield (NH, USA): Science Publishers, Inc. p. 463-502.
- Holden MJ. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. In: Harden-Jones FR (ed.), *Sea Fisheries Research*. London (England): Paul Elek (Scientific Books) Ltd. p. 117-137.
- Jennings S, Reynolds JD, Mills SC. 1998. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proc Royal Soc B.* 265(1393):333-339. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0300>
- Jiménez García YA. 2020. Demografía de *Rhinoptera steindachneri* (Evermann & Jenkins, 1891) y *Narcine entemedor* (Jordan & Starks, 1985) en Bahía De La Paz, BCS, México [MSc thesis]. [La Paz (Baja California Sur, Mexico)]: Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Márquez-Farías JF. 2002. The artisanal ray fishery in the Gulf of California: development, fisheries research and management issues. *Shark News.* 14:12-13.
- Mora-Zamacona P, Melo-Barrera FN, Cruz-Escalona VH, Navia AF, Morales-Bojórquez E, Pérez-Palafox XA, Mejía-Falla PA. 2022. Growth Modeling of the Giant Electric ray *Narcine entemedor* in the Southern Gulf of California: Analyzing the uncertainty of three data sets. *Animals.* 12(1):19. <https://doi.org/10.3390/ani12010019>
- Muchlisin ZA. 2014. A general overview on some aspects of fish reproduction. *Aceh Int J Sci Technol.* 3(1):43-52. <https://doi.org/10.13170/AIJST.0301.05>
- Musick JA. 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. In: Musick JA (ed.), *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*. Bethesda (MD, USA): American Fisheries Society. p. 1-10.
- Musick JA, Ellis J. 2005. Reproductive Evolution of Chondrichthyes. In: Hamlett WC (ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes. Sharks, Batoids, and Chimaeras. Vol 3*. Enfield (NH, USA): Science Publishers, Inc. p. 45-79.
- Pabón-Aldana KA. 2016. Edad y crecimiento de la raya tecolote, *Rhinoptera steindachneri* (Evermann & Jenkins, 1891) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México [MSc thesis]. [La Paz (Baja California Sur, Mexico)]: Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 80 p.
- Pianka ER. 2000. *Evolutionary Ecology*. San Francisco (California): Addison-Wesley-Longman. 512 p.
- Pollom R, Avalos C, Bizzarro J, Burgos-Vázquez MI, Cevallos A, Espinoza M, González A, Herman K, Mejía-Falla PA, Morales-Saldaña JM, et al. 2020a. *Narcine entemedor*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2020:e.T161716A124532986. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.20203.RLTS.T161716A124532986.en>

- Pollom R, Avalos C, Bizzarro J, Burgos-Vázquez MI, Cevallos A, Espinoza M, González A, Herman K, Mejía-Falla PA, Morales-Saldaña JM, et al. 2020b. *Rhinoptera steindachneri*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2020:e.T60130A124442442. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T60130A124442442.en>
- Qualls CP, Shine R. 1995. Maternal body-volume as a constraint on reproductive output in lizards: evidence from the evolution of viviparity. *Oecologia*. 103:73-78. <https://doi.org/10.1007/BF00328427>
- Roff DA. 1992. The evolution of life histories. Theory and analysis. New York (NY): Springer-Verlag. 548 p.
- Saldaña-Ruiz LE, Sosa-Nishizaki O, Ramírez-Mendoza Z, Pérez-Miranda MA, Rocha-González FI, del Carmen Rodríguez-Medrano M. 2016. Reconstrucción de capturas por especie de la pesca artesanal de rayas del Golfo de California, 1997–2014. *Cienc Pesq.* (24):81-96.
- Shine R. 1989. Ecological influences on the evolution of vertebrate viviparity. In: Roth G, Wake MH (eds.), *Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates*. New York (NY): Wiley-Interscience. p. 263-278.
- Stearns SC. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q Rev Biol.* 51(1):3-47. <https://doi.org/10.1086/409052>
- Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J Mar Sci.* 57(3):476-494. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724>
- Thompson RJ. 1984. Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment. *Mar Ecol Prog Ser.* 16:249-257. <https://doi.org/10.3354/MEPS016249>
- Villavicencio-Garayzar CJ. 2000. Taxonomía, abundancia estacional, edad y crecimiento y biología reproductiva de *Narcine entemedor* Jordan y Starks (Chondrichthyes; Narcinidae), en Bahía Almejas, BCS, México [PhD thesis]. [La Paz (Baja California Sur, México)]: Universidad Autónoma de Nuevo León. 149 p.
- Vooren CM. 1992. Reproductive strategies of eight species of viviparous elasmobranchs from southern Brazil. *Bull Soc Zool Fr.* 117(3):303-312.
- Wallace RA. 1978. Oocyte growth in nonmammalian vertebrates. In: Jones RE (ed.), *The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution*. New York (NY): Plenum. p. 469-502.
- Wallace RA, Selman K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *Am Zool.* 21(2):325-343. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.325>
- Walker PA, Hislop JRG. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES J Mar Sci.* 55(3):392-402. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0325>
- Wootton RJ. 1984. Strategies and tactics in fish reproduction. In: Potts GW, Wootton RJ (eds.), *Fish reproduction: strategies and tactics*. Cambridge (MA): Academic Press. p. 1-12.
- Wourms JP. 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *Am Zool.* 21(2):473-515. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.473>
- Wourms JP, Demski LS. 1993. The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes: introduction, history, overview, and future prospects. *Environ Biol Fish.* 38:7-21. <https://doi.org/10.1007/BF00842899>
- Wourms JP, Lombardi J. 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *Am Zool.* 32(2):276-293. <https://doi.org/10.1093/icb/32.2.276>