



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Unidad Académica Sisal

HÁBITOS ALIMENTARIOS Y RELACIÓN TRÓFICA DE TRES ESPECIES DE RAYAS BENTÓNICAS (BATOIDEA: UROTRYGONIDAE, NARCINIDAE) EN EL GOLFO DE TEHUANTEPEC

TESIS

Que para optar por el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

(Biología Marina)

Presenta:

PEDRO LUIS DÍAZ CARBALLIDO

TUTOR PRINCIPAL:

DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA
UMDI Sisal, Facultad de Ciencias UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Posgrado EN Ciencias del Mar y Limnología
DRA. MARÍA EUGENIA VEGA CENDEJAS
Posgrado en Ciencias del Mar y limnología
DRA. ELAINE ESPINO BARR
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
DR. JUAN FERNANDO MÁRQUEZ FARIAS
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

ASESOR EXTERNO:

M. EN C. ANA MARÍA TORRES HUERTA
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

Con todo mi cariño, dedico esta tesis a mi papá porque gracias a su gran amor, enseñanzas y apoyo ha hecho más fácil el camino para lograr mis objetivos. A mi abuela Mika, a mime, Ka, Alex, tía Ale y Sasa por sus consejos, sus valores y gran ayuda. Finalmente, aunque no menos importante, a mi mamá Mónica y mamá Liz quienes están siempre para ayudarme en cada momento y por brindarme la motivación que necesito para la realización de este y otros logros que he tenido hasta ahora.

Los quiero mucho.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a la Unidad Académica Sisal, por la contribución a mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar el apoyo económico para la realización de mis estudios de posgrado.

A la Universidad del Mar y a la CONABIO que financiaron la obtención de muestras a través del proyecto de Peces batoideos de la plataforma continental del golfo de Tehuantepec (HJ031) y al CRIP de Salina Cruz, Oaxaca.

A mi director de tesis el Dr. Xavier Chiappa quien me brindó de manera muy amable su tiempo, conocimiento, amistad y un constante seguimiento al desarrollo del presente trabajo.

A los miembros del comité tutor: Dra. Elaine Espino, Dra. Maru Vega, Dr. Francisco Márquez y Dr. Felipe Galván, a quienes agradezco por la atención prestada, comentarios y sugerencias para esta tesis.

A la Maestra Ana Torres un agradecimiento especial por todas las facilidades otorgadas para la realización de la tesis, por su amistad y gran ayuda incondicional.

A los capitanes del barco: Ulises Segura y Elmer Ventura, quienes colaboraron en gran parte para la obtención de muestras.

Al Dr. Daniel Arceo por sus observaciones y aportaciones a la tesis. A los técnicos de los laboratorios (LATA y Ecología) y a la Dra. Socorro Madrigal, Dr. Rolando Bastida, M. en C. Alfredo Gallardo, M. en C. Carmen Galindo y Biol. Yasmín Dávila.

Al Dr. Andrés Navia, Dra. Paola Mejía y a todo el equipo de fundación Squalus por brindarme su experiencia y conocimiento sobre el estudio de los elasmobranquios.

A la Dra. Gloria Vilaclara por su ayuda y colaboración; así como al personal de servicios académicos del Instituto en Ciencias del Mar y Limnología.

A ti, porque a pesar de las circunstancias siempre tuve tu apoyo incondicional, amor y amistad, te quiero.

ÍNDICE

	Página
RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCIÓN.....	2
1.1 Peces batoideos.....	3
1.2 Diagnósis de las especies.....	4
1.3 Función en el ecosistema.....	6
1.4 Importancia económica.....	7
II. ANTECEDENTES.....	8
III. JUSTIFICACIÓN.....	10
IV. HIPÓTESIS.....	12
V. OBJETIVOS.....	13
5.1 Objetivo general.....	13
5.2 Objetivos particulares.....	13
VI. MATERIAL Y MÉTODO.....	14
6.1 Área de estudio.....	14
6.2 Caracterización del área de estudio.....	15
6.3 Trabajo de campo.....	16
6.4 Trabajo de laboratorio.....	17
6.5 Trabajo de gabinete.....	20
Composición de tallas y sexos de la muestra.....	20
Relación peso-ancho de disco.....	20
Estimación del tamaño de muestra.....	21
Análisis cuantitativo de la dieta.....	21
Estrategia alimentaria.....	23
Amplitud de nicho.....	24
Traslape o sobreposición de dietas.....	24
Efecto inter-específico, nictémero y de localidad en la dieta.....	25
Nivel trófico.....	26
VII. RESULTADOS.....	27
7.1 Composición de tallas y sexos.....	27
7.2 Relación peso-ancho de disco.....	29

7.3 Tamaño de muestra	31
7.4 Índice de vacuidad y repleción gástrica	33
7.5 Composición del espectro trófico y estrategia alimentaria de las especies	37
Espectro trófico de la raya <i>Urotrygon chilensis</i>	37
Estrategia nictémera de alimentación	39
Espectro trófico de la raya <i>Urotrygon rogersi</i>	40
Estrategia nictémera de alimentación	41
Espectro trófico de la raya <i>Narcine vermiculatus</i>	42
Estrategia nictémera de alimentación	42
Contenido energético de las presas	43
7.6 Amplitud de nicho y traslape trófico entre especies	44
7.7 Efecto inter-específico, nictémero y de localidad en la dieta	45
7.8 Nivel trófico	47
VIII. DISCUSIÓN	48
8.1 Información general de la muestra	48
8.2 Relación peso-ancho de disco	49
8.3 Tamaño mínimo de muestra	50
8.4 Índice de vacuidad y repleción gástrica	51
8.5 Espectro trófico de las especies	52
<i>Urotrygon chilensis</i>	52
<i>Urotrygon rogersi</i>	53
<i>Narcine vermiculatus</i>	54
8.6 Variación nictémera de la dieta	56
8.7 Contenido energético de las presas	57
8.8 Amplitud de nicho	60
8.9 Traslape o sobreposición de dietas	61
8.10 Efecto inter-específico, nictémero y de localidad en la dieta	62
8.11 Nivel trófico	63
IX. CONCLUSIONES	64
X. REFERENCIAS	67
ANEXO	80

LISTA DE FIGURAS

	Página
FIGURA 1. Ejemplar de la especie <i>Urotrygon chilensis</i>	5
FIGURA 2. Ejemplar de la especie <i>Urotrygon rogersi</i>	5
FIGURA 3. Ejemplar de la especie <i>Narcine vermiculatus</i>	6
FIGURA 4. Delimitación geográfica del golfo de Tehuantepec de acuerdo a Tapia-García <i>et al.</i> (2007) y puntos de muestreo en ambos subsistemas.....	14
FIGURA 5. Interpretación del gráfico de estrategia alimentaria (Amundsen <i>et al.</i> , 1996).....	23
FIGURA 6. Relación entre el ancho de disco (cm) y peso (g) en las tres especies de rayas colectadas en el subsistema Oaxaqueño.....	29
FIGURA 7. Relación entre el ancho de disco (cm) y peso (g) de las tres especies de rayas colectadas en el subsistema Chiapaneco.....	30
FIGURA 8. Curvas de diversidad acumulada de especies presa, presentes en el contenido estomacal de las tres especies de estudio.....	32
FIGURA 9. Porcentaje de estómagos vacíos y con contenido, en el subsistema Oaxaqueño. Periodo diurno (7:00 h–18:59 h) y nocturno (19:00 h–6:59 h).....	33
FIGURA 10. Porcentaje de estómagos vacíos y con contenido en el subsistema Chiapaneco. Periodo diurno (7:00 h–18:59 h) y nocturno (19:00 h–6:59 h).....	34
FIGURA 11. Repleción gástrica de la especie <i>Urotrygon chilensis</i> por periodo nictémero.....	35
FIGURA 12. Repleción gástrica de la especie <i>Urotrygon rogersi</i> por periodo nictémero.....	36
FIGURA 13. Repleción gástrica de la especie <i>Narcine vermiculatus</i> por periodo nictémero.....	36
FIGURA 14. Estrategia alimentaria de <i>U. chilensis</i> en el periodo diurno (a) (7:00 h–8:59 h) y (b) nocturno (19:00 h–6:59 h).....	39
FIGURA 15. Estrategia alimentaria de <i>U. rogersi</i> en el periodo diurno (a) (7:00 h–18:59 h) y (b) nocturno (19:00 h–6:59 h).....	41
FIGURA 16. Estrategia alimentaria de <i>N. vermiculatus</i> en el periodo diurno (a) (7:00 h – 18:59 h) y (b) periodo nocturno (19:00 h – 6:59 h).....	43
FIGURA 17. Dendrograma de similitud entre el espectro trófico de las especies de estudio.....	46

LISTA DE TABLAS

	Página
TABLA I. Nivel trófico por grupo de presas (<i>NT</i>) propuesto por Navia (2013).....	26
TABLA II. Captura de organismos durante el mes de agosto; por especie, subsistema de muestreo y periodo del día.	27
TABLA III. Captura de organismos durante el mes de diciembre; por especie, subsistema de muestreo y periodo del día.	27
TABLA IV. Intervalos de ancho disco (cm) de las tres especies, en ambos subsistemas de muestreo.	28
TABLA V. Proporción de machos y hembras de las tres especies de batoideos, en ambos subsistemas (Oaxaqueño y Chiapaneco) del golfo de Tehuantepec.	28
TABLA VI. Valores resultantes de la prueba de comparaciones múltiples aplicada a las pendientes de la relación peso-ancho de disco, en ambos subsistemas del golfo de Tehuantepec.	31
TABLA VII. Número de especies de presas registradas (<i>S</i>), parámetros de la función de Clench (<i>a</i> , <i>b</i>), coeficiente de determinación (R^2), pendiente al final de la curva (r_y), valor de <i>S</i> en la asíntota (S_{Total}) y proporción de presas registradas (<i>q</i>).	31
TABLA VIII. Listado taxonómico de presas presentes en el contenido estomacal de las tres especies de batoideos en el golfo de Tehuantepec.	37
TABLA IX. Valor porcentual de los índices dietarios en las presas de <i>U. chilensis</i> . <i>N</i> (numérico), <i>P</i> (gravimétrico), <i>FO</i> (frecuencia de ocurrencia), <i>IIR</i> (importancia relativa) y <i>Q</i> (categoría de presa).	38
TABLA X. Valor porcentual de los índices dietarios en las presas de <i>U. rogersi</i> . <i>N</i> (numérico), <i>P</i> (gravimétrico), <i>FO</i> (frecuencia de ocurrencia), <i>IIR</i> (importancia relativa) y <i>Q</i> (categoría de presa).	40
TABLA XI. Valor porcentual de los índices dietarios en las presas de <i>N. vermiculatus</i> . <i>N</i> (numérico), <i>P</i> (gravimétrico), <i>FO</i> (frecuencia de ocurrencia), <i>IIR</i> (importancia relativa) y <i>Q</i> (categoría de presa).	42
TABLA XII. Aporte energético y longitud promedio de las presas más representativas de la dieta de las tres especies de rayas.	44
TABLA XIII. Valores de la media y la varianza observados y esperados para las sobrepuestas tróficas de las especies.	45
TABLA XIV. Valores de la media y la varianza observados y esperados para las sobrepuestas tróficas de las especies por efecto del sexo.	45
TABLA XV. Análisis de similitud de dietas (ANOSIM) con valores de <i>R</i> y significancia estadística <i>P</i> entre las tres especies de rayas estudiadas.	46
TABLA XVI. Análisis de similitud de dietas (ANOSIM) con valores de <i>R</i> y significancia estadística <i>P</i> por efecto nictémero.	47
TABLA XVII. Análisis de similitud de dietas (ANOSIM) con valores de <i>R</i> y significancia estadística <i>P</i> por efecto de la localidad (subsistema de muestreo).	47

RESUMEN

Una estrategia para reducir el traslape de nicho y permitir la coexistencia de las especies simpátricas es la partición de los recursos tróficos en el tiempo y el espacio. Ecológicamente, los batoideos constituyen especies importantes en las cadenas tróficas de los ecosistemas marinos y algunas especies de rayas son sobreexplotadas al formar parte de la fauna de acompañamiento en la pesquería del camarón. El objetivo de este estudio es describir la composición de la dieta de tres especies de rayas bentónicas *Urotrygon* (*U. rogersi*, *U. chilensis*) y *Narcine vermiculatus*, evaluar cómo se reparten los recursos alimentarios e inferir las estrategias que permiten su coexistencia en el golfo de Tehuantepec. Los organismos se obtuvieron de dos muestreos realizados durante el mes de octubre y diciembre de 2013. Se analizaron 368 estómagos en total, se determinó el espectro trófico de cada especie, por periodo del día (diurno y nocturno) y por las características del ambiente de dos subsistemas del golfo de Tehuantepec (Oaxaqueño y Chiapaneco). Se determinó el grado de especialización alimentaria, nivel y traslape trófico entre especies y sexos, así como la importancia de las presas en la dieta mediante el índice de importancia relativa (IIR) y su contenido energético. Se encontró que en conjunto las rayas consumen 19 componentes alimentarios, pertenecientes a cuatro grupos taxonómicos (crustáceos, moluscos, poliquetos y peces). Los crustáceos *Coifmaniella johnsoni* y *Leptocheila serratorbita* fueron las presas con mayor contribución a la dieta de las rayas del género *Urotrygon* y los poliquetos de la familia Eunicidae la presa principal en la dieta de *Narcine vermiculatus*. El ítem con mayor contenido energético fue el grupo de los peces. El espectro trófico de las rayas del género *Urotrygon* presentó mayor similitud y traslape, respecto a *N. vermiculatus*. La dieta de las rayas varió en relación al periodo del día y fue similar en ambos subsistemas del golfo de Tehuantepec. El bajo índice de vacuidad y la similitud de dietas en ambos subsistemas indican que la abundancia de los recursos no es una limitante, por tanto no debería existir la competencia. Además, el escaso traslape trófico, la variación del espectro alimenticio por periodo del día, el bajo índice de amplitud y la especialización de la dieta, son las estrategias que permiten la coexistencia de las rayas en esta región.

I. INTRODUCCIÓN

La ecología trófica relaciona los aspectos biológicos y fisiológicos que las especies establecen con su hábitat a través del alimento (Jaramillo-Londoño, 2009). Esta relación se establece por el uso particular de los recursos y las interacciones ecológicas entre organismos que coexisten en tiempo y espacio a través de la depredación, competencia y por los constantes intercambios y transformaciones de la energía, requerida para los procesos de crecimiento, reproducción y supervivencia (Saborido y Junquera, 2000; Jaramillo-Londoño, 2009; Flores-Ortega *et al.*, 2011).

La manera en la que se reparten los recursos alimentarios en las comunidades ecológicas determina en gran parte la estructura de una comunidad (Woodland *et al.*, 2011). La hipótesis de partición de nicho supone que la coexistencia de las especies ecológicamente similares, debe mostrar alguna diferenciación en al menos una dimensión del nicho, con el fin de evitar la competencia (Holt, 2001). Los análisis de traslape de dietas en elasmobranquios costeros y peces demersales que viven en la misma área geográfica o en áreas que se traslapan (especies simpátricas), han permitido determinar que estas especies despliegan estrategias de repartición de recursos para coexistir o eludir la competencia cuando los recursos son limitados (Linke *et al.*, 2001; Papastamatiou *et al.*, 2006; Vaudo, 2011; Hakami *et al.*, 2013). Las estrategias pueden ser la depredación en diferentes zonas o profundidades, diferentes tipos de presas y tasas de consumo; diferente nivel trófico y diferencias en sus horarios de alimentación día-noche (nictémero) (Platell y Potter, 2001; Navia, 2009; Woodland *et al.*, 2011; Flores-Ortega *et al.*, 2011; Navarro-González *et al.*, 2012).

El conjunto de relaciones que establecen los organismos y su ambiente por el uso del alimento puede ser estudiado a partir de estructuras anatómicas, observación directa de los recursos tróficos consumidos y actualmente mediante el uso de isótopos estables (Cortés, 1999; Stevens *et al.*, 2000; Pereira *et al.*, 2004; Chipps y Garvey, 2006; Jaramillo-Londoño, 2009). Los hábitos alimentarios de una especie, es decir el proceso de búsqueda e ingestión de alimento y las relaciones depredador-presa, pueden ser analizados mediante métodos cualitativos y cuantitativos de contenido estomacal (Hyslop,

1980; Saucedo-Lozano *et al.*, 2006). El contenido estomacal permite tener una definición taxonómica relativamente precisa, la observación directa del tipo de presas y la biomasa consumida (Bearhop *et al.*, 2004; Xochihua-Simón, 2009). Asimismo, es posible determinar la partición de recursos alimentarios, traslape, amplitud de nicho y pueden ser empleados en otros estudios sobre competencia (Cortés, 1999; Fisk *et al.*, 2002; Woodland *et al.*, 2011).

La comprensión de la ecología trófica en las comunidades es aún mayor cuando se conoce la cantidad de energía contenida en las presas, debido a que las cadenas tróficas representan el paso de la energía de un productor primario hasta niveles tróficos superiores (McClintock, 1986). Es por esto que en algunos estudios se ha determinado la importancia energética de cada presa en la dieta mediante análisis calorimétrico (Pérez, 1994; Chávez-Acosta, 2003; Benoit-Bird, 2004; Chen *et al.*, 2008, Chipps y Garvey, 2006 Aguilar-Castro, 2010; Garvey y Chipps, 2012).

1.1 Peces batoideos

Los peces batoideos pertenecen a la clase Chondrichthyes al igual que los tiburones y quimeras; están representados por cerca de 600 especies de rayas, rajas y mantarrayas. La subdivisión Batoidea incluye cuatro órdenes: Torpediniformes, Pristiniformes, Rajiformes y Myliobatiformes (McEachran y Aschliman, 2004). En la costa de México del Pacífico centro-oriental, se han descrito 42 especies, incluidas en 11 familias y 20 géneros (Fischer *et al.*, 1995, Castro-Aguirre *et al.*, 1996).

Las rayas se caracterizan por presentar un esqueleto cartilaginoso, cuerpo comprimido dorso-ventralmente, aletas pectorales fusionadas al cuerpo y branquias ventrales. Están adaptados a diversos hábitats y presentan una amplia distribución desde aguas estuarinas y costeras, hasta profundidades mayores a 300 m (McEachran y Aschliman, 2004).

Debido a su amplia distribución y tipos de vida, presentan gran plasticidad alimentaria relacionada también a las características particulares de cada especie como: forma y tamaño, posición de la boca, dentición, visión y capacidad electro sensorial (Mason y

Motta, 2004; Wetherbee y Cortés, 2004; de la Rosa Meza, 2010; Navarro-González *et al.*, 2012; Bedore *et al.*, 2013a y 2013b). Suelen presentar mayor actividad alimenticia en periodos con escasa luz solar y diferencias de espectro trófico relacionado al sexo, estado de madurez y estadios de desarrollo ontogénico (Cartamil *et al.*, 2003; Barbini, 2006; Vaudo y Lowe, 2006; Navia, 2009; Woodland *et al.*, 2011; Vaudo, 2011).

Las especies de la familia Urotrygonidae y Narcinidae comparten varios rasgos como: la boca en posición ventral, el mismo tipo de dentición y forma del cuerpo; presentan también hábitos de vida similar al permanecer semienterrados en el sustrato la mayor parte del tiempo (McEachran y Aschliman, 2004). Se alimentan mediante la protrusión de sus mandíbulas y el paso del alimento a través de las branquias por succión, remoción y excavación del sustrato (Dean y Motta, 2004; Navia *et al.*, 2010; Flores-Ortega *et al.*, 2011; Navarro-González *et al.*, 2012).

1.2 Diagnósis de las especies

Las especies de estudio pertenecen a la subclase Elasmobranchii y a la subdivisión Batoidea; se clasifican taxonómicamente, de acuerdo a McEachran y Aschliman (2004), de la siguiente manera:

Clase Chondrichthyes

Subclase Elasmobranchii

Subdivisión Batoidea

Orden Milyobatiformes

Familia Urotrygonidae McEachran *et al.*, 1996

Género *Urotrygon*

Urotrygon chilensis (Günther, 1872)

Urotrygon rogersi (Jordan y Starks, 1895)

Orden Torpediniformes

Familia Narcinidae Gill, 1862

Género *Narcine*

Narcine vermiculatus (Breder, 1928)

Las rayas de la familia Urotrygonidae se caracterizan morfológicamente por presentar un disco en forma ovalada-circular y una o dos espinas en su cola. En el Pacífico centro-oriental se distribuyen desde el norte de México hasta el norte de Perú. Pueden encontrarse en ambientes marinos o en lagunas y estuarios desde una profundidad de 0.5 m a más de 100 m. Permanecen largos periodos de tiempo semienterradas en fondos arenosos o fangosos (Robertson y Allen, 2008).

Urotrygon chilensis (Günther, 1871), llamada comúnmente raya chilena o raya pinta, presenta coloración parda con manchas oscuras de tamaño irregular desde el nivel de los ojos, el dorso y la cola (Fig. 1). Dentículos pequeños dispersos sobre el disco. Talla máxima de 42 cm de longitud total y 26 cm de ancho de disco. Se distribuye sobre fondos lodosos y profundidades desde de 1 a 60 m (Castro-Aguirre *et al.*, 1996; Robertson y Allen, 2008).



Figura 1. Ejemplar de la especie *Urotrygon chilensis*. Vista dorsal (Biol. Mar. Pedro Luis Díaz).



Figura 2. Ejemplar de la especie *Urotrygon rogersi*. Vista dorsal (Biol. Mar. Pedro Luis Díaz).

La raya *Urotrygon rogersi* (Jordan y Starks, 1895) o raya espinosa de Roger, presenta pequeños dentículos sobre el hocico, en los márgenes del disco y una hilera de aproximadamente 30 dentículos a lo largo del cuerpo, presenta coloración parda (Fig. 2). Talla máxima de 46.2 cm de longitud total. Se distribuye desde el golfo de California a Ecuador y habita sobre fondos lodosos y blandos a una profundidad de 2 a 30 m (Castro-Aguirre *et al.*, 1996; Robertson y Allen, 2008).

Las dos especies presentan una boca con papilas carnosas y mandíbulas provistas de dientes pequeños en forma de placa o cúspides que forman bandas en ambas mandíbulas (Robertson y Allen, 2008; de la Rosa-Mesa, 2010).

La familia Narcinidae presenta especies con tallas máximas de 72 cm de longitud total, cuerpo achatado; cabeza, tronco y aletas pectorales forman un disco alargado de bordes blandos y flácidos. Piel sin espinas. Son rayas bentónicas, inactivas y frecuentemente enterradas bajo el sustrato blando (Robertson y Allen, 2008).

Narcine vermiculatus (Breder, 1928) se caracteriza por presentar un vientre blanco, coloración café oscuro con numerosas manchas, líneas blancas cortas, irregulares y transversales (Fig. 3). Presenta un órgano eléctrico en forma de riñón detrás del ojo; boca pequeña, tubular y protractil (formando un tubo corto) y cartílagos labiales bien desarrollados (Castro-Aguirre *et al.*, 1996; Robertson y Allen, 2008).



Figura 3. Ejemplar de la especie *Narcine vermiculatus*. Vista dorsal (Biol. Mar. Pedro Luis Díaz).

1.3 Función en el ecosistema

Los batoideos presentan niveles tróficos bajos cuando son comparados con la mayoría de las especies de tiburones; sin embargo, las rayas redondas ocupan niveles tróficos intermedios (≤ 4) y se consideran consumidores secundarios (Peterson *et al.*, 2001; Collins *et al.*, 2007; Ebert y Bizzarro, 2007; Myers *et al.*, 2007; Ritchie y Johnson, 2009; Prugh *et al.*, 2009; Yick *et al.*, 2011). Por lo tanto, las rayas tienen un papel crítico en la dinámica de los ecosistemas marinos como depredadores y potenciales estructuradores de las poblaciones de sus presas bentónicas (Bizarro *et al.*, 2007; Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2010), principalmente de invertebrados y algunos peces (Cortés, 1999; Bizarro *et al.*, 2007; de la Rosa-Meza *et al.*, 2013). El efecto no sólo repercute en las poblaciones de las presas, sino también se predice que la disminución de sus depredadores puede provocar que los batoideos ubicados en niveles tróficos intermedios pasen a un nivel trófico más alto y participen como mesodepredadores en efectos de regulación poblacional (cascadas tróficas) (Myers *et al.*, 2007; Ritchie y Johnson, 2009; Navarro-González *et al.*, 2012, Navia *et al.*, 2013).

En los ecosistemas costeros, las rayas actúan como un vector de transporte de nutrientes; por ejemplo cuando éstas se alimentan y refugian en las raíces de mangle y el proceso de evacuación de las heces ocurre en zonas adyacentes como pastos marinos y arrecifes de coral o viceversa (Valentine *et al.*, 2008). Así mismo, la mortalidad natural de los elasmobranquios costeros en sus primeras etapas de vida, constituye un gran aporte de nutrientes al ecosistema (Vaudo, 2011).

1.4 Importancia económica

En México la pesca de tiburones y rayas es una actividad importante del sector pesquero, alimentario y social. Esta actividad genera empleos en su fase de captura, manejo, distribución y comercialización de productos y subproductos pesqueros (SAGARPA, 2010). En las pesquerías de elasmobranquios más de 90% de la producción se destina al consumo nacional, proporcionando carne de bajo costo; algunas especies de rayas presentan gran importancia económica en algunos estados del norte del país donde se aprovechan la piel, vísceras y aletas (Castillo-Geniz *et al.*, 2002; Márquez-Farías, 2002; SAGARPA, 2010).

En el área de estudio, como en otras zonas del Pacífico Oriental Tropical, las especies estudiadas no presentan pesquerías dirigidas debido a su talla pequeña, poca carne y escaso valor económico (Tapia-García, 1998; Navia *et al.*, 2010, 2011). Sin embargo, la captura incidental de estos organismos representa 50% y hasta 76% de la biomasa total de captura de la pesquería de camarón, siendo algunas veces de 2 a 9 kg de batoides por cada kilogramo de camarón (SAGARPA, 2010; Medina-Bautista, 2011; Torres-Huerta, 2012). Particularmente, las rayas del género *Urotrygon* y *Narcine* son especies abundantes en la fauna de acompañamiento, siendo *Urotrygon chilensis* la especie más abundante en las capturas de esta región (Tapia-García, 1998; Torres-Huerta, 2012).

II. ANTECEDENTES

La descripción de la alimentación de diferentes especies de batoideos se ha documentado a través del tiempo en numerosos estudios mediante diversos métodos. En estos estudios se han descrito algunos aspectos como: las presas principales (Valadez-González, 2000; Valenzuela-Quíñonez, 2009), el grado de especialización trófica que presentan (Collins *et al.*, 2007), diferencias en la alimentación relacionadas al cambio de su morfología (dentición) y ontogenia (Koen-Alonso *et al.*, 2001; Muto *et al.*, 2001; Valadez-González, 2007; de la Rosa-Meza *et al.*, 2013). Asimismo se ha relacionado el tipo de dieta con la temporalidad (Rinewalt *et al.*, 2007) y determinado el traslape y nivel trófico que ocupan en las redes tróficas (Moreno *et al.*, 2009, Cortés, 1999; Ebert y Bizarro, 2007).

A pesar de la abundante literatura referente a la alimentación en batoideos, el estudio de la actividad nictémera (Cartamil *et al.*, 2003; Navia, 2009; Espinoza *et al.*, 2013) así como el análisis energético de las presas en batoideos es muy escaso.

Los estudios sobre la repartición de recursos entre las especies de rayas simpátricas son más numerosos. Platell y Potter (2001) describieron la partición de recursos alimentarios entre 18 especies de rayas bénticas en Australia; Brickle *et al.* (2003) encontraron un alto traslape de dietas en especies de rajadas con tallas menores a 30 cm, mientras que organismos más grandes presentaban una mayor especialización en la dieta y un nivel bajo de sobreposición de recursos entre especies, refiriendo esto a una posible reducción de la competencia inter-específica. Farias *et al.* (2005) realizaron la comparación de dietas de cuatro especies de la familia Rajidae, encontrando que existe cierto tipo de preferencias por algunas presas en común, sin embargo el traslape de dietas fue bajo. Mabrugaña y Gilberto (2007) estudiaron la interacción de dos batoideos encontrando que la competencia por el recurso es reducida por el consumo diferencial del recurso y formas de alimentación. Navia *et al.* (2007) estudiaron la ecología trófica de especies de batoideos identificando una partición de recursos por tiempo de alimentación y uso de hábitat. Yick *et al.* (2011) determinaron el traslape de nicho en dos especies de rayas simpátricas con un valor de 70% y sugirieron que las rayas presentaban estrategias de repartición de recursos alimentarios que les permiten coexistir en la misma área. Asimismo, Szczepanski (2013) analizó la ecología alimentaria y traslape trófico de rajadas y

rayas bentónicas, encontrando que no presentan diferencias en cuanto al tipo de presas, pero sí presentaban diferentes proporciones en el consumo de las mismas.

El conocimiento sobre traslape trófico y repartición de recursos en el Pacífico Oriental, correspondiente a México, es escaso y aún más en las especies de estudio. Valadez-González (2000) en la costa de Jalisco y Colima describió la alimentación, amplitud del nicho y traslape trófico de algunas rayas bentónicas, entre ellas *U. rogersi*, considerando el tamaño de los organismos, profundidad y variación estacional. Valadez-González (2007) describió las relaciones tróficas y la superposición de dieta de cinco especies de rayas que presentaron un traslape de nicho significativo, concluyendo que existe una repartición de los recursos o flexibilidad trófica que les permite habitar en la misma zona.

Flores-Ortega *et al.* (2011) describieron en la costa de Jalisco, la amplitud de nicho y los cambios en la alimentación de tres especies de rayas (*Urobatis halleri*, *Urotrygon rogersi* y *Urotrygon munda*) por efectos del sexo y tiempo y encontraron que las relaciones como competencia y depredación no son factores determinantes en la dinámica trófica en esa región. Navarro-González *et al.* (2012) analizaron en la costa de Nayarit y Sinaloa, la composición trófica en *U. rogersi* y otras seis especies de rayas por medio de contenido estomacal, e indicaron que la distribución de recursos alimenticios en los organismos (partición de nicho) favorece su coexistencia.

En el Pacífico mexicano existen estudios sobre algunas especies de los géneros *Urotrygon* y *Narcine* donde se describe la abundancia, distribución, edad y crecimiento, niveles de captura, entre otros (Tapia-García y Gutiérrez-Díaz, 1998; Castillo-Geniz *et al.*, 2002; Medina-Bautista, 2011; Torres-Huerta, 2012; Núñez-Orozco *et al.*, 2013). Respecto a los hábitos alimentarios de la especie *Urotrygon chilensis*, se sabe que presenta una dieta constituida principalmente de crustáceos, poliquetos y peces pequeños (Amezcu-Linares, 1996). Castellanos-Cendales (2009) describió en las costas de Sinaloa, que la dieta de esta especie se basa en pequeños crustáceos (anfípodos, cladóceros y copépodos) y poliquetos. En el golfo de Tehuantepec, Guzmán-Castellanos (2010) determinó de acuerdo al índice de importancia relativa, que la dieta de la especie se compone de anfípodos, decápodos, poliquetos, estomatópodos y peces. En el golfo de

California y costas de Nayarit, de la Rosa-Meza (2010) encontró que la dieta de *U. chilensis* se compone de poliquetos de acuerdo al índice de importancia relativa.

Uno de los primeros estudios tróficos realizados en México con la especie *Urotrygon rogersi* es de Valadez-González (2000), quien señaló que la dieta de esta especie se compone de tres grupos taxonómicos principales: peces, poliquetos y crustáceos (anomuros, braquiuros, estomatópodos y decápodos). En las costas de Sinaloa y Nayarit, Navarro-González (2011) mencionó que la dieta de *U. rogersi* se constituye de anfípodos y poliquetos onúfidios. De la Rosa-Meza (2010) encontró que la dieta de la especie se constituye de poliquetos y crustáceos, principalmente mísidos. Por otra parte, en el Pacífico colombiano; Navia *et al.* (2011) encontraron que los crustáceos son la presa principal de *U. rogersi*. De igual manera, Torres-Bustos (2008) describió que su espectro trófico se basa fundamentalmente de presas bentónicas, como camarones y poliquetos.

El conocimiento sobre la biología y ecología general de la raya *Narcine vermiculatus* es escaso (IUCN, 2014), por lo cual la información referente a su alimentación es casi nula. Valadez-González (2007) mencionó, de forma descriptiva, que esta especie se alimenta de poliquetos. Sobre el mismo género; Navarro-González *et al.* (2012) indicaron que la raya *Narcine entemedor* presenta principalmente poliquetos en su dieta de acuerdo al índice de importancia relativa (IIR). En el Pacífico colombiano, se ha descrito también que *Narcine bancroftii* es una raya con una alimentación especialista, basada en consumo de poliquetos sipuncúlidos y presas bentónicas (Moreno *et al.*, 2009).

III. JUSTIFICACIÓN

El análisis de la dieta de una especie es fundamental para entender las relaciones de depredación y competencia, que determinan la dinámica de las cadenas y redes tróficas marinas (Amundsen *et al.*, 1996). Además, el conocimiento de los hábitos alimentarios aporta información básica y necesaria para comprender la biología y ecología de las especies, sus posibles relaciones con otras especies o grupos funcionales y proporciona una idea aproximada de su entorno (Woodland *et al.*, 2011). Cuantificar el nivel trófico y el grado de traslape en la utilización y reparto de los recursos alimentarios permite conocer

su estatus en la comunidad y ayuda a esclarecer las relaciones competitivas y coexistencia de las especies (Yang, 2007; Woodland *et al.*, 2011; Geange *et al.*, 2011).

Conocer la manera en la que cada especie participa en las rutas de transferencia de materia y energía, permite predecir en el ecosistema, el efecto causado por la remoción de la especie o la disminución de sus poblaciones debida a la sobreexplotación, ausencia de presas, introducción de especies exóticas, incremento de sus depredadores, etc. (Jaramillo-Londoño, 2009; de la Rosa-Meza *et al.*, 2013). Adicionalmente, los estudios sobre alimentación en los peces, pueden ser empleados para trazar las rutas de circulación de elementos químicos o isótopos radioactivos al conocer las presas de las cuales se alimentan (Jaramillo-Londoño, 2009).

Cabe resaltar que el conocimiento sobre hábitos alimentarios y traslape trófico es indispensable aún en especies sin valor económico (Valadez-González, 2000), esto se debe a que todas las especies tienen un papel biológico y ecológico en las comunidades marinas; de esta forma pueden fungir como competidores, depredadores o presas y cualquier alteración en la estructura de la comunidad afectará directa o indirectamente la supervivencia de cualquier especie con la que se relacionen (*e.g.* especies comerciales) (Tapia-García *et al.*, 1996; Valadez-González, 2000).

Los estudios de composición y traslape de dietas en asociaciones de especies con hábitos y morfología similar, permiten mostrar las evidencias de competencia o bien la existencia de estrategias alternativas que explican su coexistencia (Navia *et al.*, 2007; Yick *et al.*, 2011; Flores-Ortega *et al.*, 2011). Por ello, es importante cuestionarse sobre la partición de recursos tróficos en los ecosistemas marinos, particularmente en especies simpátricas que se pescan a gran escala de forma directa o incidental (Yick *et al.*, 2011).

Dada la importancia biológica, ecológica y económica del golfo de Tehuantepec, existe una fuerte presión sobre sus recursos naturales, asociada al acelerado crecimiento poblacional en la zona costera (Lara-Lara, 2008). La pesquería de camarón es una de las actividades económicas más importantes de esta región (Cervantes-Hernández *et al.*, 2006); además, en esta pesquería se capturan incidentalmente organismos de diferentes

especies, entre ellos los elasmobranquios. Las rayas de la familia Urotrygonidae y Narcinidae presentan las mayores abundancias en la fauna de acompañamiento del camarón, debido a su amplia distribución en zonas costeras y a sus hábitos bentónicos (Stevens *et al.*, 2000; Grijalba-Bendek *et al.*, 2012).

Aunado a la sobreexplotación pesquera, la vulnerabilidad de las rayas es mayor debido a las características biológicas que presentan como: tasa de crecimiento lento, madurez sexual tardía y baja fecundidad (McEachran y Aschliman, 2004; de la Rosa-Meza, 2005).

La escasa información referente a la sobre extracción de los batoideos, así como el desconocimiento sobre sus hábitos alimentarios en la región del golfo de Tehuantepec y en buena parte de nuestras costas, ha impedido conocer el estado en que se encuentran sus poblaciones y la dinámica trófica que desempeñan, dificultando la toma de decisiones en políticas de manejo (Downton-Hoffmann, 2007; Torres-Huerta, 2012).

Por tanto se justifica la necesidad de contar con un estudio cuantitativo y cualitativo de la dieta, traslape y nivel trófico de las especies de rayas que presentan los más altos valores de captura incidental en golfo de Tehuantepec. De tal forma que el estudio ecológico de estos recursos costeros, sea útil para implementar medidas manejo y conservación de los mismos (Lara-Lara, 2008) y permita crear una línea de datos que ayuden a predecir los efectos de la pesca incidental (CONAPESCA, 2011; Yick *et al.*, 2011).

IV. HIPÓTESIS

De acuerdo al estilo de vida bentónico y a la plasticidad alimenticia que presentan los batoideos, se espera que las tres especies estudiadas se ubiquen en niveles tróficos altos y presenten una dieta constituida por diferentes grupos taxonómicos del bentos. Al ser especies con morfología y modos alimentarios similares, deben presentar estrategias que les permitan utilizar diferencialmente los recursos para evitar la competencia. Por lo tanto, se presentarán diferencias en la dieta dependiendo del tipo de sustrato y características del ambiente del golfo de Tehuantepec, así como por efecto nictémero.

V. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Describir la composición de la dieta de tres especies de rayas bentónicas *Urotrygon* y *Narcine* (*U. rogersi*, *U. chilensis*, *N. vermiculatus*) en el golfo de Tehuantepec, evaluar el nivel de reparto de recursos e inferir las estrategias que permiten su coexistencia.

5.2 Objetivos particulares

- Caracterizar el espectro trófico de cada especie, determinar las diferencias nictémeras, así como aquellas debidas a las características de los subsistemas en los que ha sido dividido el golfo de Tehuantepec.
- Determinar el grado de especialización alimentaria y el nivel trófico de cada especie.
- Cuantificar el traslape trófico entre sexos y entre las especies de estudio.
- Determinar la importancia de las presas en la dieta, de acuerdo al contenido energético de las mismas.

VI. MATERIAL Y MÉTODO

6.1 Área de estudio

El golfo de Tehuantepec se ubica en la parte sur del Pacífico mexicano y corresponde a los estados de Oaxaca y Chiapas ($14^{\circ}30'15''$ y $16^{\circ}13'$ N y los $96^{\circ}7'30''$ y $92^{\circ}14'10''$ O). Está delimitado en la parte oeste con las bahías de Huatulco, Oaxaca y en su parte este por el Río Suchiate en Chiapas. Presenta un área de $125,000 \text{ km}^2$ aproximadamente (Fig. 4) (Tapia-García *et al.*, 2007).

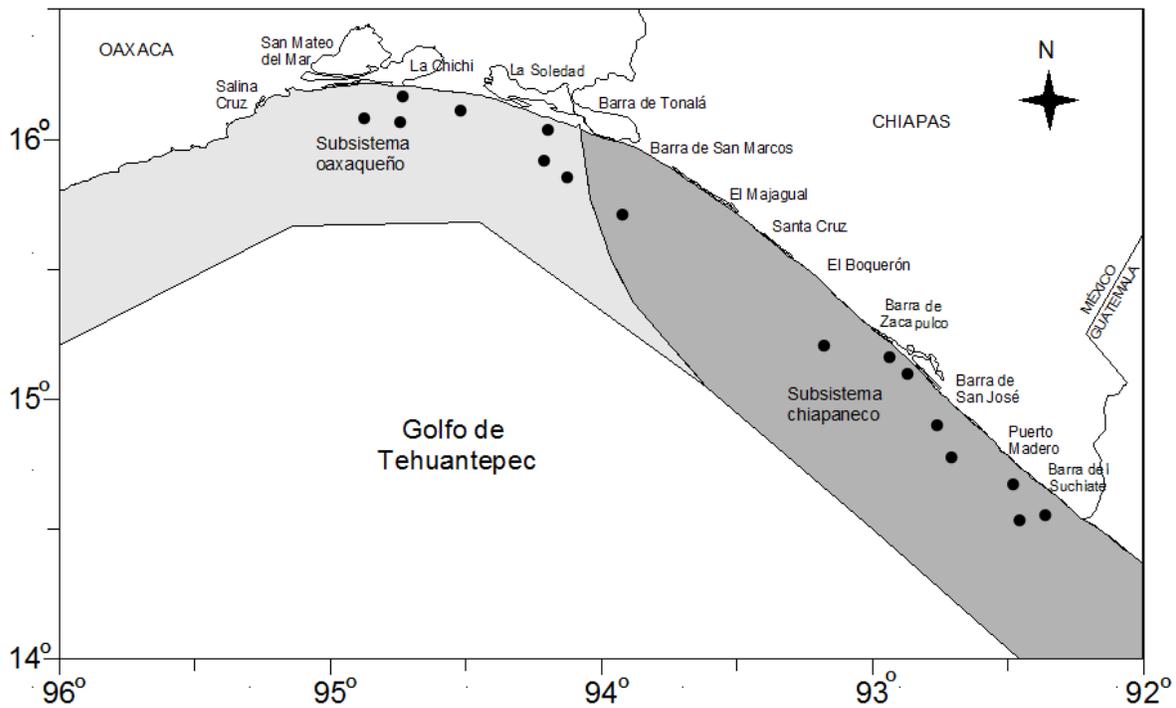


Figura 4. Delimitación geográfica del golfo de Tehuantepec de acuerdo a Tapia-García *et al.* (2007) y puntos de muestreo en ambos subsistemas.

6.2 Caracterización del área de estudio

En términos generales, la zona del golfo de Tehuantepec está influenciada por corrientes costeras, surgencias, variaciones climáticas y descargas epicontinentales debido al gran número de marismas y lagunas costeras que presenta su línea de costa (Tapia-García *et al.*, 2007). La circulación oceánica en esta zona cambia de acuerdo a la temporada: en secas, se presenta la Corriente de California (CC) y la Contracorriente Norecuatorial (CCNE), mientras que durante la temporada de lluvias domina la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998).

El clima que caracteriza a toda la región del golfo de Tehuantepec es de tipo cálido-subhúmedo (*Aw*) (García, 1973), aunque se presentan dos épocas climáticas bien diferenciadas que corresponden a un periodo de lluvias (mayo-octubre) y un periodo de secas (noviembre-abril) (Tapia-García *et al.*, 2007). La época de secas se caracteriza por presentar vientos de alta velocidad (30 m/s a 50 m/s) provenientes del Norte llamados vientos “nortes”, “Tehuantepecanos” o “Tehuanos” y una temperatura promedio en la superficie del mar de 18° a 21° C (Tapia-García *et al.*, 2007). Durante la época de lluvias hay ausencia de vientos y la temperatura del agua varía entre 25 y 30 °C (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998).

Tapia-García *et al.* (2007) señalan que el golfo puede dividirse en dos subsistemas de acuerdo con la hidrología y sedimentología de cada región, en subsistema Oaxaqueño y Chiapaneco (Fig. 4). El subsistema Oaxaqueño comprende la mayor parte de la costa del estado de Oaxaca y se sitúa al suroeste del Puerto de Salina Cruz-Oaxaca hasta Tonalá-Chiapas. Consta de una angosta plataforma continental y el sustrato característico de esta zona es rocoso y arenoso. En este subsistema se presentan surgencias y hundimientos de agua en la época de secas como resultado de los vientos Tehuanos. La temperatura del agua es baja y con altas concentraciones de nutrientes. En su línea de costa se encuentra el Sistema Lagunar Huave (Tapia-García *et al.*, 2007; Cervantes-Hernández y Egremy-Valdez, 2013). El subsistema Chiapaneco comprende la mayor parte del golfo, desde Tonalá hasta el río Suchiate; presenta un sustrato blando caracterizado por arena lodosa y arena lodosa con grava, su plataforma continental es amplia. Esta zona está

fuertemente influenciada por las descargas epicontinentales de las lagunas costeras y la Corriente Costera de Costa Rica. En la época de lluvias, el agua presenta altos valores de temperatura y nutrientes, así como baja salinidad (Tapia-García *et al.*, 2007; Cervantes-Hernández y Egremy-Valdez, 2013).

Debido a los procesos meteorológicos y oceanográficos que se presentan en la región como: la presencia de surgencias, aportes continentales y la dinámica ecológica de los grandes sistemas lagunares, el golfo de Tehuantepec presenta una alta productividad biológica (Tapia-García, 1998; Cervantes-Hernández *et al.*, 2006). Por tanto en el ámbito nacional es una región tradicionalmente pesquera al presentar una variedad de recursos de importancia económica, como el camarón, ocupando el cuarto lugar del país en la captura de este recurso (Lara-Lara, 2008).

6.3 Trabajo de campo

Se realizaron dos campañas de recolecta: en agosto y diciembre de 2013 en aguas costeras comprendidas entre Salina Cruz, Oaxaca (16°01'31.39" N y 95°22'24.56" O) y Puerto Chiapas (14°40'55.81" N y 92°23'44.13" O). Los ejemplares se obtuvieron con apoyo del Centro Regional de Investigaciones Pesqueras (CRIP) de Salina Cruz, de la Universidad del Mar y la Comisión Nacional para Conocimiento y Uso de la Biodiversidad a través del proyecto de Peces batoideos de la plataforma continental del golfo de Tehuantepec (HJ031). Los arrastres de fondo se realizaron a bordo del barco FIPESCO, de casco de acero con 21.6 m de eslora, 6.05 de manga, equipado con dos redes de arrastre de fondo, una abertura de trabajo de 12 m y un tamaño de malla de una pulgada tres cuartos (44.45 mm) en el cuerpo y de una y media pulgada (38.1 mm) en el bolso.

La profundidad de captura fue de 20 a 51 metros. En ambas campañas de muestreo los lances se efectuaron a diferentes horas, abarcando las 24 horas del día; cada arrastre tuvo una duración de dos a tres horas y una velocidad promedio de tres nudos. En cada estación o lance se registró la hora, posición geográfica (inicio/fin) mediante un Sistema de Posicionamiento Global (GPS) y la profundidad de captura a través de una vídeo-sonda pesquera. Una vez realizada la pesca en cada estación, en la cubierta del barco, se tomó la mayor cantidad de rayas posible de las tres especies de estudio, separándolas del

resto de la fauna de descarte, especies comerciales y camarón. Las muestras obtenidas se guardaron en costales rotulados con el número de estación correspondiente en la cámara de congelación del barco a -14°C ; con el fin de interrumpir el proceso de digestión en los estómagos. Posteriormente las muestras permanecieron en la cámara de congelación del Laboratorio de Análisis y Tecnología de Alimentos (LATA) de la Universidad del Mar hasta su procesamiento.

6.4 Trabajo de laboratorio

Una vez descongeladas, las muestras se analizaron en el Laboratorio de Investigación de la Universidad del Mar donde las rayas fueron identificadas a nivel de especie mediante los criterios taxonómicos de McEachran y Aschliman (2004) y Robertson y Allen (2008).

De cada ejemplar se registró la longitud total (LT, $\text{cm} \pm 0.5$) a partir de la punta del disco (hocico) hasta la punta de la aleta caudal y ancho de disco (AD, $\text{cm} \pm 0.5$) que corresponde a la distancia máxima entre los extremos de las aletas pectorales. Se tomó el peso total y eviscerado de cada organismo ($\text{g} \pm 1$) y sexo; determinado por la presencia de órganos copuladores o mixopterigios en las aletas pélvicas de los machos (Ebert, 2005).

Para obtener los estómagos, se realizó una disección ventral del organismo mediante un corte de la cavidad branquial a la cloaca, un corte interno a la altura del esófago y al final de la válvula espiral (Moreno *et al.*, 2009). De cada estómago se tomó el peso con contenido estomacal y sin él ($\text{g} \pm 1$). El contenido de cada estómago se fijó en alcohol al 70% en frascos rotulados (número de organismo, especie y estación) y fue analizado posteriormente en el Laboratorio de Investigación de la Universidad del Mar y en el Laboratorio de Ecología, de la Unidad Académica Sisal-UNAM. Asimismo se tomaron fotografías de las presas y los principales caracteres taxonómicos utilizados para su identificación.

Índice de vacuidad y repleción gástrica

Se calculó el índice de vacuidad (I_v) para cada una de las tres especies, con el fin de estimar la cantidad de estómagos vacíos y con contenido estomacal en cada subsistema

de muestreo y de forma nictémera agrupando a los organismos en dos periodos; diurno (7:00 h a 18:59 h) y nocturno (19:00 h a 6:59 h), mediante la fórmula:

$$Iv = \left(\frac{E_v}{E_T} \right) * 100$$

donde: E_v = número de estómagos vacíos

E_T = total de estómagos analizados

La diferencia estadística entre la cantidad de estómagos con contenido estomacal y vacíos, en ambos periodos del día y en cada subsistema de muestreo (Oaxaqueño y Chiapaneco), se calculó con la prueba de Wilcoxon (Zar, 1999).

El índice de llenado del estómago o repleción gástrica (RG) se analizó en las tres especies de batoideos considerando también la hora en que fueron capturados los ejemplares; periodo diurno (7:00 h a 18:59 h) y nocturno (19:00 h a 6:59 h). Los estómagos se agruparon en cinco categorías de llenado: 1 (1-20%), 2 (20-40%), 3 (40-60%), 4 (60-80%) y 5 (80-100%), relacionando el contenido estomacal (g) y el peso total del organismo (g) expresado como partes por 10,000 (Zacharia y Abdurahiman, 2004), mediante la fórmula:

$$RG = \frac{Pe * 10,000}{PT}$$

donde: RG = repleción gástrica o índice de llenado

Pe = peso del contenido estomacal

PT = peso total del pez

Determinación del espectro trófico o análisis cualitativo

El contenido estomacal de cada organismo se examinó al microscopio y estereoscopio; separando y agrupando las presas por categorías taxonómicas generales (crustáceos, moluscos, peces y anélidos). Posteriormente la identificación se efectuó hasta el menor

nivel taxonómico permitido por el estado de digestión y la presencia de caracteres taxonómicos de las presas.

Los crustáceos se identificaron mediante las claves taxonómicas de Mauchline (1980), McLaughlin (1980), Pérez-Farfante (1988), Fisher *et al.* (1995), Hendrickx (1996), Heard y Price (2006), Salgado-Barragán y Hendrickx (2010) y Hendrickx (2012). La determinación taxonómica de anélidos se realizó con las claves de Salazar-Vallejo *et al.* (1988), Carrera-Parra (2009a y b), Ruiz-Cancino *et al.* (2010). Los moluscos se identificaron mediante la clave de Abbott y Morris (1995) y los peces mediante las claves de Allen y Robertson (1998) y Amezcua-Linares (2009).

Contenido energético de presas

En este análisis se utilizaron las presas más representativas de la dieta de cada depredador; es decir, las que presentaron mayor índice de importancia relativa y abundancia numérica. Cada muestra (agregado de presas de la misma especie) fue secada en un horno a 60°C durante 48 horas, seguido del análisis calorimétrico propuesto por Rosas *et al.* (2003) utilizando una bomba calorimétrica marca Parr. Este análisis permite la cuantificación de la energía asociada con el total de material orgánico presente en un tipo de presa (McClintock, 1986).

El contenido calórico o energético (caloría/gramo de peso seco) se obtuvo mediante la fórmula:

$$Hg = \frac{(\Delta T^{\circ}C * W) - e1 - e2}{m}$$

donde: Hg = energía bruta de la muestra (cal/g)

$\Delta T^{\circ}C$ = diferencia de temperatura entre T° inicial y T° final

W = factor de corrección particular de la bomba UMDI-Sisal (2379.99)

e1 = valor de corrección por el gasto de NaOH

e2 = valor de corrección de combustión del alambre

m = peso de la muestra en (g)

6.5 Trabajo de gabinete

Composición de tallas y sexos de la muestra

Para este análisis se tomó en cuenta el ancho de disco (AD) y no la longitud total del organismo, considerando que algunos organismos presentan la cola y/o aleta caudal incompleta.

Para probar si la proporción de hembras y machos fue 1:1 se realizó la corrección de Yates de la prueba de Ji-cuadrada (Zar, 1999), mediante la fórmula:

$$x^2 = \left(\frac{(|F_M - \hat{F}_M - 0.5|)^2}{\hat{F}_M} + \frac{(|F_H - \hat{F}_H - 0.5|)^2}{\hat{F}_H} \right)$$

donde: X^2 = estadístico de prueba

F_M = frecuencia observada de machos

\hat{F}_M = frecuencia esperada de machos

F_H = frecuencia observada de hembras

\hat{F}_H = frecuencia esperada de hembras

Relación peso-ancho de disco

Para conocer esta relación se realizó una regresión entre el peso total del organismo y la longitud del ancho del disco, en las tres especies, mediante la ecuación:

$$PT = aAD^b$$

donde: PT = peso del organismo (g, ± 1)

AD = ancho de disco (AD, cm ± 0.5)

b = pendiente de la relación morfométrica (coeficiente de alometría)

El tipo de crecimiento de las tres especies de rayas se determinó en ambos subsistemas de muestreo, utilizando la prueba de t -Student con un nivel de confianza de 95%. Como la talla es una magnitud lineal y el peso es proporcional al cubo de la talla; si el pez al crecer

mantiene sus proporciones corporales y su peso constante, el crecimiento se considera isométrico y $b = 3$. Por el contrario, si el valor de la pendiente $b > 3$ entonces el crecimiento es alométrico positivo y cuando $b < 3$ es alométrico negativo (Zar, 1999).

Posteriormente se aplicó una prueba de comparaciones múltiples (ANCOVA) para probar si existen diferencias estadísticas en las curvas de crecimiento de las tres especies en ambos subsistemas del golfo de Tehuantepec. Todas las pruebas de comparaciones se hicieron con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$, sobre las variables (AD y peso) transformadas a logaritmo base 10 (Zar, 1999).

Estimación del tamaño de muestra

Con el fin de determinar si el tamaño de muestra era suficiente para caracterizar la dieta de las especies estudiadas, se empleó una curva acumulativa de diversidad de presas. La curva se generó mediante remuestreos aleatorios de los tipos de presas en función del número de estómagos analizados utilizando el programa EstimateS 9.1.0 y Statistica 8.0 (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Para evaluar la calidad del muestreo, las curvas de acumulación de presas se ajustaron a la ecuación de Clench, estableciendo la relación entre el esfuerzo de muestreo y número de especies presa presentes en cada estómago (Soberón y Llorente, 1993). En este método, cuando el número de presas nuevas alcanza la asíntota, el valor de la pendiente es menor a 0.1 y la proporción del inventario de especies es superior al 70%, se considera un inventario completo y fiable para la descripción de la dieta (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

Análisis cuantitativo de la dieta

Para describir el aporte de cada una de las presas en la dieta de las especies estudiadas, se utilizaron tres índices simples (%N, %P y %FO) y uno compuesto (IIR) (Pinkas *et al.*, 1971; Hyslop, Cortés 1997), a saber:

Porcentaje en número (%N). Registra el número de individuos de cada categoría alimenticia (especies presa) presentes en todos los estómagos. Cada categoría se expresa como una proporción del total.

Porcentaje en peso (%P). Se refiere al peso de cada categoría alimenticia y se expresa como el porcentaje del total del peso del contenido estomacal.

Frecuencia de ocurrencia (%FO). Es el registro del número de estómagos que contienen uno o más individuos de cada categoría alimenticia, este índice es expresado como una porción total de estómagos con contenido estomacal.

Índice de importancia relativa (IIR). Determina la importancia de cada categoría alimenticia dentro del espectro trófico y se calcula a partir de los índices simples (Pinkas *et al.*, 1971), mediante la fórmula:

$$IIR = (\%P + \%N) \%FO$$

donde: *IIR* = índice de importancia relativa de cada categoría de presa

%P = porcentaje de peso de cada categoría de presa

%N = porcentaje en número de cada categoría de presa

%FO = porcentaje de ocurrencia de cada categoría alimenticia

Para estandarizar los resultados del *IIR* y permitir la comparación con otros estudios, los valores de *IIR* se estandarizaron a porcentaje (Cortés, 1997). Se calculó mediante la fórmula:

$$\%IIR = \frac{100 IIR}{\sum_{i=1}^n IIR_i}$$

donde: *n* = número total de categorías alimenticias ubicada en un nivel taxonómico

Posteriormente se determinó el coeficiente de alimentación *Q* de Hureau con el fin de otorgar la misma importancia relativa tanto al número como al peso de las presas (Labbé y Arana, 2001). Se calculó mediante la fórmula $Q = (\%N)(\%P)$; un valor $Q > 200$ categorizó a las presas como preferenciales o principales, $Q \geq 20$ presas secundarias y $Q < 20$ presas raras.

Estrategia alimentaria

Para describir la estrategia alimentaria de cada especie se utilizó el método de Costello (Amundsen *et al.*, 1996). El cual permite identificar las presas dominantes así como el grado de especialización o generalización de la dieta de cada depredador. Este método grafica el índice de frecuencia de ocurrencia (%FO) versus la abundancia (biomasa) específica de cada presa, la cual se calcula mediante la fórmula:

$$P_i = \frac{\sum S_i}{\sum S_{ti}} 100$$

donde: P_i = abundancia específica (número, peso o volumen de la presa i)

S_i = peso de la presa i en los estómagos

S_{ti} = peso total de presas en los depredadores que contienen la presa i

La interpretación gráfica se realizó con base en la distribución de los puntos (presas) a lo largo de las diagonales y los ejes de un plano (Fig. 5).

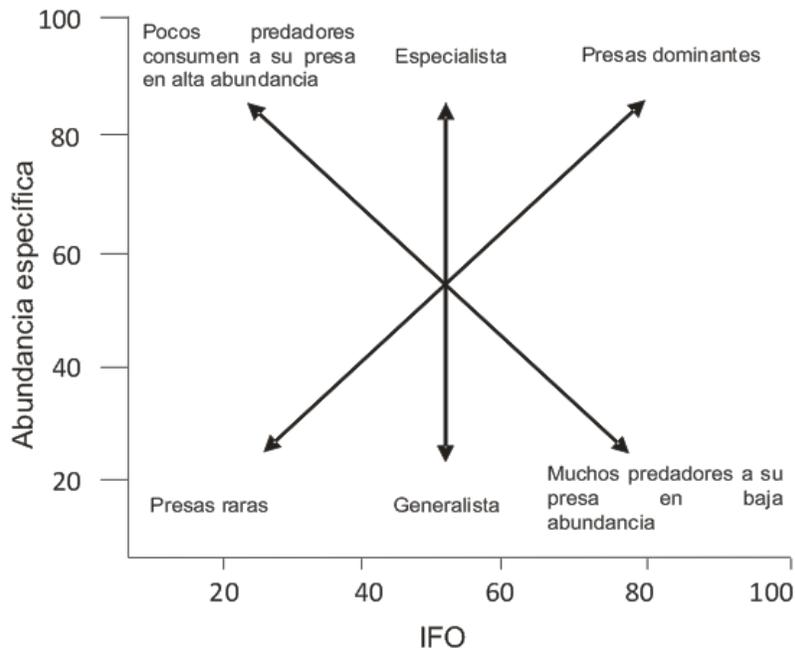


Figura 5. Interpretación del gráfico de estrategia alimentaria (Amundsen *et al.*, 1996).

Amplitud de nicho

La amplitud de nicho se calculó mediante el índice estandarizado de Levins utilizando el porcentaje de importancia relativa (%IIR). Este índice indica la gama o variedad de recursos que los organismos consumen y asume valores de 0 a 1; cuando los valores de la amplitud de la dieta (B_A) son cercanos a 0 indican un bajo número de presas o un depredador especialista y cuando los valores son cercanos a 1 indican que el depredador es un consumidor generalista (Krebs, 1999; Labropoulou y Eleftheriou, 1997). Se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$B_A = \frac{B - 1}{n - 1}$$

donde: B_A = amplitud de la dieta Levins estandarizada

n = número de posibles componentes alimentarios

B = medida de Levins para la amplitud del nicho, se calculó:

$$B = \frac{1}{\sum pi^2}$$

donde: pi^2 = frecuencia relativa de las especies presa

Traslape o sobreposición de dietas

El traslape o sobreposición de nicho señala el grado en que las distintas especies comparten alguno de los recursos alimenticios (Krebs, 1999). Para calcular el traslape o sobreposición de nicho trófico inter e intra específico de las especies estudiadas, se utilizó el índice de sobreposición de Pianka. Este índice es simétrico y muestra un valor de 0 cuando no existe traslape y de 1 cuando la dieta es idéntica (Krebs, 1999).

Para probar la significancia de los valores de sobreposición obtenidos, estos fueron comparados con una distribución de valores esperados, mediante simulaciones de un modelo nulo. Se empleó el algoritmo de aleatorización RA3 con 1000 repeticiones, realizadas con el programa EcoSim 7.0 (Gotelli y Entsminger, 2001).

Así, los valores observados fueron considerados estadísticamente diferentes de los valores de la distribución nula, si su distribución mostraba valores mayores o menores que el 95% de los índices simulados. El índice de Pianka se calculó con la fórmula:

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij}^2 \sum_i^n P_{ik}^2}}$$

Donde:

O_{jk} = traslape de nicho trófico entre las especies j y las especies k

P_{ij} = proporción de presas i del total de presas consumidas j

P_{ik} = proporción de presas i del total de presas consumidas k

n = número total de presas

Efecto inter-específico, nictémico y de localidad en la dieta

Con el fin de evaluar la similitud o diferencias entre el espectro trófico de las tres especies de rayas o diferencias por el efecto nictémico y características de los subsistemas de muestreo; se empleó un análisis de similitud (ANOSIM), análogo al análisis de varianza (ANOVA). Para realizar dicho análisis se utilizaron los datos de %IIR transformados con una raíz cuarta y se aplicó el índice de similitud de Bray-Curtis a cada matriz de datos. El estadístico resultante R toma valores entre $(-1 > R < 1)$ y describe la similitud entre los grupos analizados. Los valores cercanos a cero indican que no hay diferencias y los valores cercanos a 1 o -1 indican una separación significativa entre los grupos analizados. Los valores de P generados del estadístico R se consideraron significativos cuando $P < 0.05$ (Clarke y Warwick, 2001). Asimismo se empleó un análisis de conglomerados (CLUSTER) que representó gráficamente la similitud/disimilitud estadística de las agrupaciones obtenidas mediante la prueba SIMPROF. En caso de presentarse diferencias entre los grupos estudiados, se empleó el análisis SIMPER para detectar las especies discriminantes o con mayor diferencia en cada grupo (Clarke y Gorley, 2004).

Los análisis ANOSIM, SIMPER, SIMPROF y CLUSTER se realizaron utilizando el programa PRIMER 6.0. (Clarke y Gorley, 2004).

Nivel trófico

Para estimar el nivel trófico en los peces se debe considerar la composición de su dieta y los niveles tróficos de las presas que consumen (Jaramillo-Londoño, 2009; Cortés, 1999). Este análisis se calculó considerando el %IIR como proporción de cada categoría de presa P_j . Las presas se agruparon en 9 categorías generales (NT_j) propuestas por Navia (2013), con el fin de estandarizar su composición en la dieta (Tabla I).

Se calculó mediante la fórmula:

$$NT = 1 + \left(\sum_{j=1}^n P_j * NT_j \right)$$

donde: NT = nivel trófico del depredador

n = número de categorías de presa

NT_j = nivel trófico por grupo de presas

P_j = proporción de la presa j en la dieta del depredador i

Tabla I. Nivel trófico por grupo de presas (NT_j) propuesto por Navia (2013).

Grupo	Sigla	Organismos clasificados en cada grupo	NT
Amphipoda	AMP	Crustáceos malacostracos	3.18
Anomura	ANO	Crustáceos decápodos llamados falsos cangrejos	2.50
Brachyura	BRA	Cangrejos	2.60
Dendrobrachiata	DEND	Camarones decápodos	2.43
Elomorpha	ELOM	Peces óseos de tipo anguilliforme y albuliforme	3.70
Gasterópoda	GAS	Todos los caracoles	2.10
Isópoda	ISO	Crustáceos peracáridos	3.18
Polychaeta	POL	Gusanos marinos segmentados	2.65
Stomatopoda	SQU	Squillidae	3.50

VII. RESULTADOS

Se obtuvieron en total 368 organismos: *Urotrygon rogersi* (n= 163), *Urotrygon chilensis* (n=112) y *Narcine vermiculatus* (n=93) a una profundidad de 20 a 51 m. Los organismos se colectaron en 16 estaciones de muestreo (Fig. 4); 11 durante el mes de agosto (Tabla II) y cinco en diciembre del año 2013 (Tabla III). De estas estaciones, siete correspondieron al subsistema Oaxaqueño y nueve al Chiapaneco.

Tabla II. Captura de organismos durante el mes de agosto; por especie, subsistema de muestreo y periodo del día.

	Agosto					
	<i>U. rogersi</i>		<i>U. chilensis</i>		<i>N. vermiculatus</i>	
	diurno	nocturno	diurno	nocturno	diurno	nocturno
Oaxaqueño	0	13	12	9	8	1
Chiapaneco	0	8	19	46	15	4
Total	0	21	31	55	23	5

Tabla III. Captura de organismos durante el mes de diciembre; por especie, subsistema de muestreo y periodo del día.

	Diciembre					
	<i>U. rogersi</i>		<i>U. chilensis</i>		<i>N. vermiculatus</i>	
	diurno	nocturno	diurno	nocturno	diurno	nocturno
Oaxaqueño	27	12	2	1	4	13
Chiapaneco	65	38	12	11	39	9
Total	92	50	14	12	43	22

7.1 Composición de tallas y sexos

El intervalo de tallas de ancho de disco (AD) de los batoideos analizados fue de $9 \text{ cm} \leq \text{AD} \leq 20 \text{ cm}$ en la especie *Urotrygon chilensis*, $14.4 \text{ cm} \leq \text{AD} \leq 29 \text{ cm}$ en *Urotrygon rogersi* y tallas de $4 \text{ cm} \leq \text{AD} \leq 11.9 \text{ cm}$ en los ejemplares de *Narcine vermiculatus* (Tabla IV). La especie *U. rogersi* presentó un intervalo de tallas mayor respecto a las otras dos especies.

Tabla IV. Intervalos de ancho disco (cm) de las tres especies, en ambos subsistemas de muestreo.

Subsistema	Especie	Talla máxima	Talla mínima	Promedio
Oaxaqueño	<i>U. chilensis</i>	19.0	9.0	14.8
	<i>U. rogersi</i>	29.0	15.0	23.2
	<i>N. vermiculatus</i>	11.1	6.4	9.2
Chiapaneco	<i>U. chilensis</i>	20.0	10.0	15.6
	<i>U. rogersi</i>	29.0	14.4	23.7
	<i>N. vermiculatus</i>	11.9	4.0	8.8

La proporción de machos y hembras en la muestra de las tres especies, en el subsistema Oaxaqueño fue de 1:1 ($p > 0.05$). En el subsistema Chiapaneco *U. chilensis* y *N. vermiculatus* presentaron también la proporción 1:1 de machos y hembras ($p > 0.05$), la especie *U. rogersi* presentó mayor cantidad de hembras que de machos en una proporción 1:3 ($p < 0.05$) (Tabla V).

Tabla V. Proporción de machos y hembras de las tres especies de batoideos, en ambos subsistemas (Oaxaqueño y Chiapaneco) del golfo de Tehuantepec.

Especie-subsistema	Sexo	Frecuencia observada	Frecuencia esperada	Ji-cuadrada	Ji-cuadrada total
<i>U. chilensis</i> -Oax.	M	15	12.0	0.52	1.04
	H	9	12.0	0.52	
<i>U. chilensis</i> -Chis.	M	46	55.5	1.46	2.92
	H	65	55.5	1.46	
<i>U. rogersi</i> -Oax.	M	13	26.0	6.01	12.02
	H	39	26.0	6.01	
<i>U. rogersi</i> -Chis.	M	29	44.0	4.78	5.47
	H	38	44.0	0.69	
<i>N. vermiculatus</i> -Oax.	M	9	13.0	0.94	1.88
	H	17	13.0	0.94	
<i>N. vermiculatus</i> -Chis.	M	42	33.5	1.91	6.21
	H	46	33.5	4.30	

7.2 Relación peso-ancho de disco

Las tres especies de batoideos en el subsistema Oaxaqueño presentaron una relación isométrica entre el peso y el ancho de disco; *U. chilensis* ($t=0.09$; $gl=23$; $P>0.05$), *U. rogersi* ($t=2.0$; $gl=51$; $P>0.05$) y *N. vermiculatus* ($t=0.4$; $gl=25$; $P>0.05$) (Fig. 6).

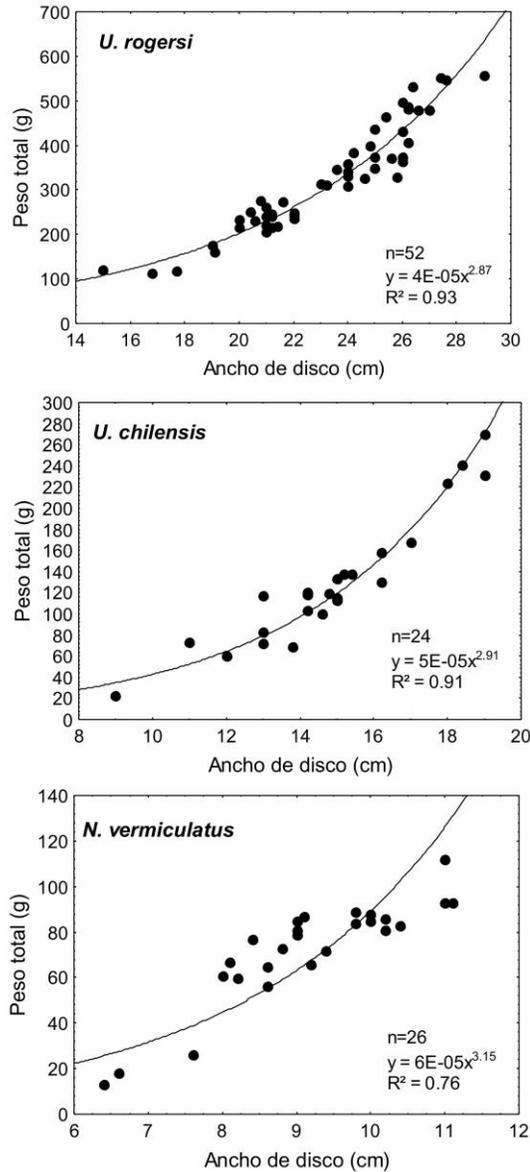


Figura 6. Relación entre el ancho de disco (cm) y peso (g) en las tres especies de rayas colectadas en el subsistema Oaxaqueño.

En el subsistema Chiapaneco, la pendiente obtenida de la relación peso-ancho de disco correspondió también a un crecimiento isométrico de los organismos: *U. rogersi* ($t=1.9$; $gl=8$; $P>0.05$), *U. chilensis* ($t=1.7$; $gl=25$; $P>0.05$) y *N. vermiculatus* ($t=1.3$; $gl=25$; $P>0.05$), (Fig. 7).

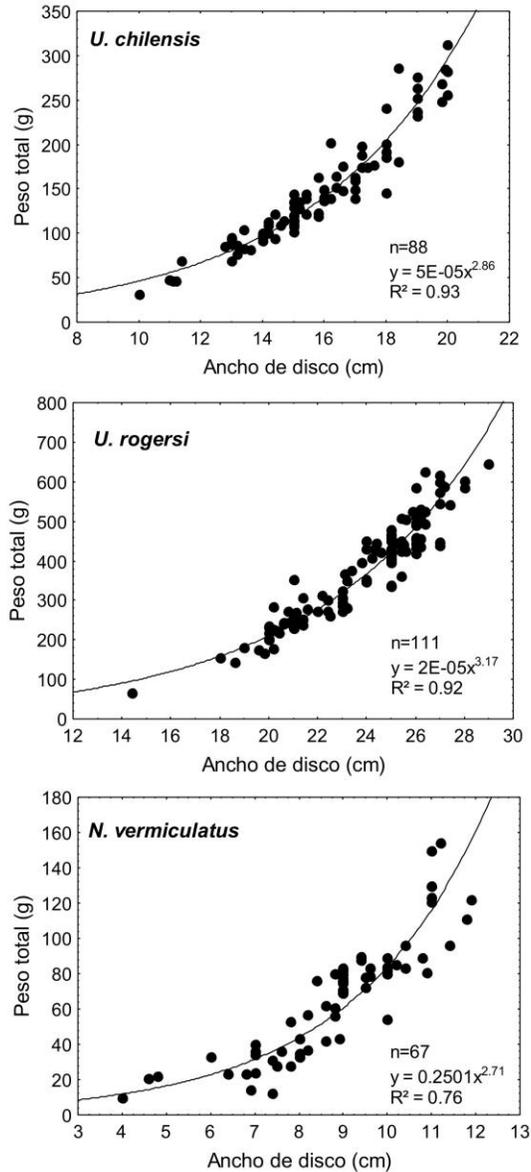


Figura 7. Relación entre el ancho de disco (cm) y peso (g) de las tres especies de rayas colectadas en el subsistema Chiapaneco.

En los resultados obtenidos de la prueba de comparaciones múltiples (ANCOVA), la especie *Urotrygon chilensis* no presentó diferencias significativas en la relación peso-ancho de disco entre un subsistema y otro (Tabla VI). Contrariamente en la especie *Urotrygon rogersi* se rechazó la hipótesis de igualdad entre las pendientes (Tabla VI), es decir las curvas de crecimiento de los organismos es diferente en ambos subsistemas. En los ejemplares de *Narcine vermiculatus* también se rechazó la hipótesis de igualdad de las curvas de crecimiento debido a que la ordenada al origen fue diferente en ambos subsistemas, sin embargo las pendientes de la curva no mostraron diferencias significativas.

Tabla VI. Valores resultantes de la prueba de comparaciones múltiples aplicada a las pendientes de la relación peso-ancho de disco, en ambos subsistemas del golfo de Tehuantepec.

Especie		valor	gl	t calculada	P
<i>U. chilensis</i>	Pendiente	0.28	108	0.28	>0.05
	Ordenada al origen	0.96	109	0.96	>0.05
<i>U. rogersi</i>	Pendiente	2.11	159	2.11	<0.05
	Ordenada al origen	378	160	377.92	<0.05
<i>N. vermiculatus</i>	Pendiente	1.5	89	1.51	>0.05
	Ordenada al origen	103	90	103.16	<0.05

7.3 Tamaño de muestra

En las tres curvas de diversidad acumulada de especies presa, los valores del coeficiente de determinación (R^2) tuvieron una correlación cercana a 1 (Fig. 8) y no alcanzaron la asíntota (S_{total}). Para alcanzar la asíntota, el modelo indicó que se requiere una especie presa para *N. vermiculatus* y dos para *U. chilensis* y *U. rogersi*. El valor de la pendiente (r_y) fue <0.1 y se obtuvo una proporción de presas registradas (q) mayor al 70% en la dieta de los tres batoideos (Tabla VII).

Tabla VII. Número de especies de presas registradas (S), parámetros de la función de Clench (a , b), coeficiente de determinación (R^2), pendiente al final de la curva (r_y), valor de S en la asíntota (S_{Total}) y proporción de presas registradas (q).

Especie	Frecuencia	S	a	b	R^2	q	r_y	S_{total}
<i>U. chilensis</i>	76	14.0	0.85	0.05	0.98	0.90	0.01	16.0
<i>U. rogersi</i>	110	16.0	0.84	0.04	0.99	0.89	0.01	18.0
<i>N. vermiculatus</i>	41	7.0	0.48	0.06	0.98	0.89	0.01	8.0

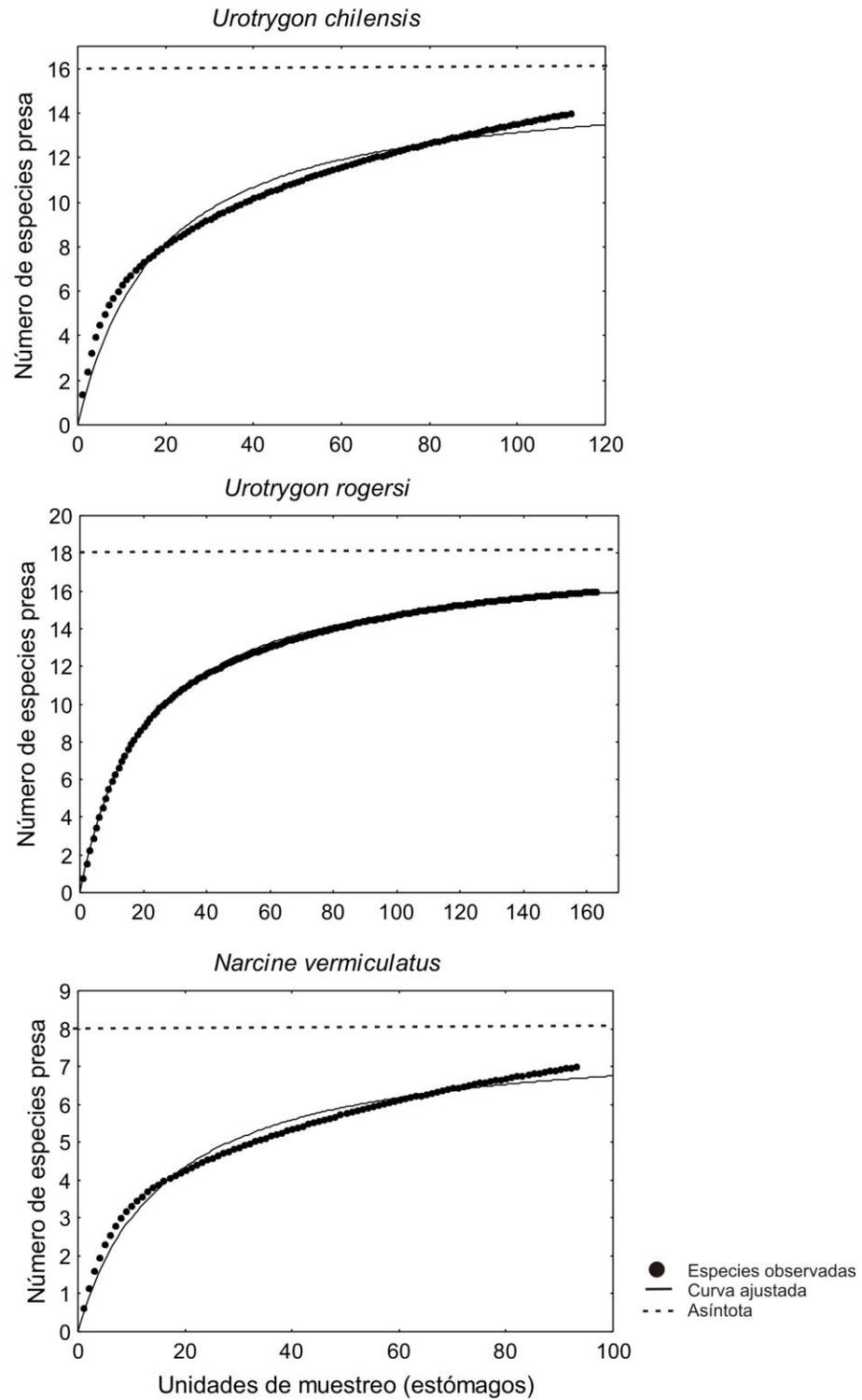


Figura 8. Curvas de diversidad acumulada de especies presa, presentes en el contenido estomacal de las tres especies de estudio.

7.4 Índice de vacuidad y repleción gástrica

El índice de vacuidad mostró que 139 (37.7%) de los 368 estómagos analizados en ambos subsistemas de muestreo se encontraron vacíos y 229 (62.3 %) estómagos presentaron contenido estomacal.

En el subsistema Oaxaqueño se capturaron en total 102 organismos de las tres especies de rayas, en ambos periodos. En el periodo diurno la cantidad de estómagos vacíos fue mayor a 80% en *U. chilensis* y cercano a 50% en *U. rogersi*. Durante el periodo nocturno 24% de los 25 estómagos de *U. rogersi* y 20% de los 10 estómagos de *U. chilensis* se encontraron vacíos. En ambos periodos, cerca del 40 % de estómagos de *N. vermiculatus* presentaron contenido estomacal (Fig.9).

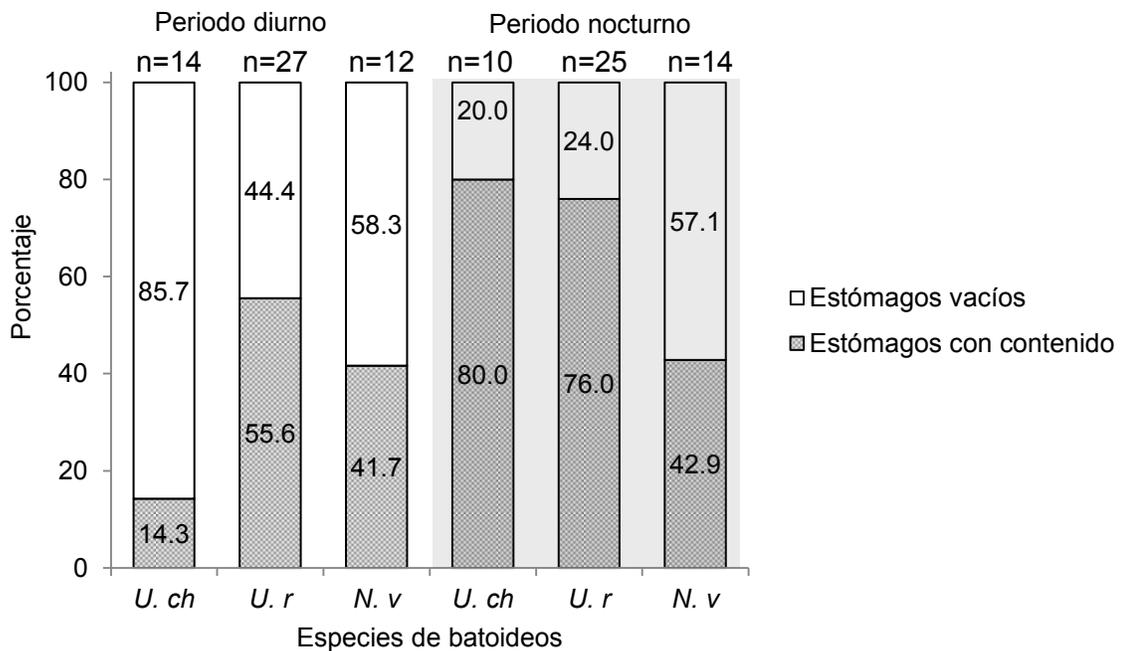


Figura 9. Porcentaje de estómagos vacíos y con contenido, en el subsistema Oaxaqueño. Periodo diurno (7:00 h–18:59 h) y nocturno (19:00 h–6:59 h). *U.ch* (*U. chilensis*), *U.r* (*U. rogersi*), *N.v* (*N. vermiculatus*).

De acuerdo con la prueba de Wilcoxon, la proporción de estómagos llenos y vacíos en *U. chilensis* presentó diferencias significativas ($Z=-3.4$, $df=22$, $p<0.05$). Las especies *U. rogersi* ($Z=-1.54$, $df=50$, $p>0.05$) y *N. vermiculatus* ($Z=-0.06$, $df=24$, $p>0.05$) no

presentaron una diferencia estadísticamente significativa entre las proporciones de estómagos llenos y vacíos, en ambos periodos.

En el subsistema Chiapaneco se capturaron 266 organismos de las tres especies de rayas. En el periodo diurno se registraron 150 organismos, la cantidad de estómagos con contenido fue de 64% en la raya *U. chilensis* y de 59.4% en *U. rogersi*; en este periodo la cantidad de estómagos vacíos fue mayor en *N. vermiculatus*. Durante el periodo nocturno se obtuvieron 116 estómagos y se registró una cantidad de 80% de estómagos con contenido en ambas especies del género *Urotrygon*. En la especie *N. vermiculatus* se presentaron ~50% de estómagos con contenido en ambos periodos (Fig.10).

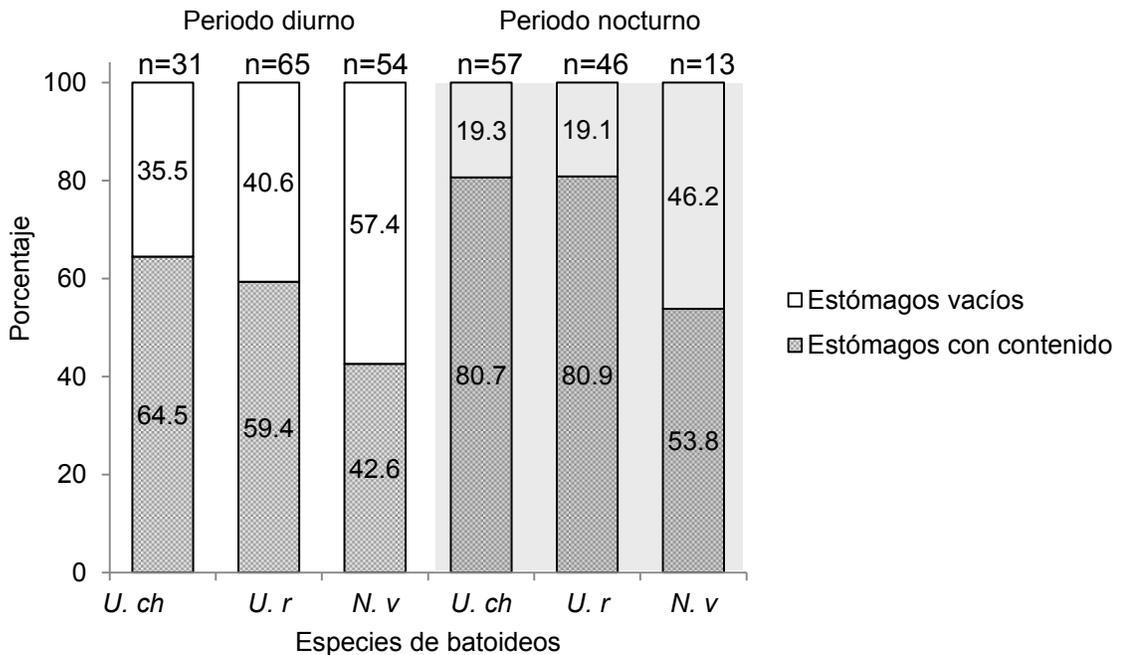


Figura 10. Porcentaje de estómagos vacíos y con contenido en el subsistema Chiapaneco. Periodo diurno (7:00 h–18:59 h) y nocturno (19:00 h–6:59 h). *U.ch* (*U. chilensis*), *U.r* (*U. rogersi*), *N.v* (*N. vermiculatus*).

La proporción de estómagos llenos y vacíos por periodo de alimentación no presentó diferencias significativas en la especie *Urotrygon chilensis* ($Z=-1.67$, $df=86$, $p>0.05$) y *Narcine vermiculatus* ($Z=0.73$, $df=65$, $p>0.05$). La raya *U. rogersi* ($Z=-2.4$, $df=109$, $p<0.05$) si presentó una diferencia entre las proporciones de estómagos llenos y vacíos, en ambos periodos del día.

La repleción gástrica fue variable en los 229 estómagos que presentaron contenido estomacal y se observó que las presas presentaban el mismo grado de digestión, en cada uno de los estómagos.

La especie *U. chilensis* presentó mayor número de estómagos con alimento en el periodo nocturno, con estómagos en las cinco categorías de llenado. En el periodo diurno, la cantidad de estómagos fue menor, y no se presentaron estómagos en la categoría 5 (80%-100%) (Fig. 11). En todas las categorías de llenado, la cantidad de estómagos en el periodo diurno y nocturno fue estadísticamente igual ($X_2=3.84$, $p > 0.05$); sólo en la categoría 4 (60-80% de llenado) la cantidad de estómagos fue significativamente mayor durante el

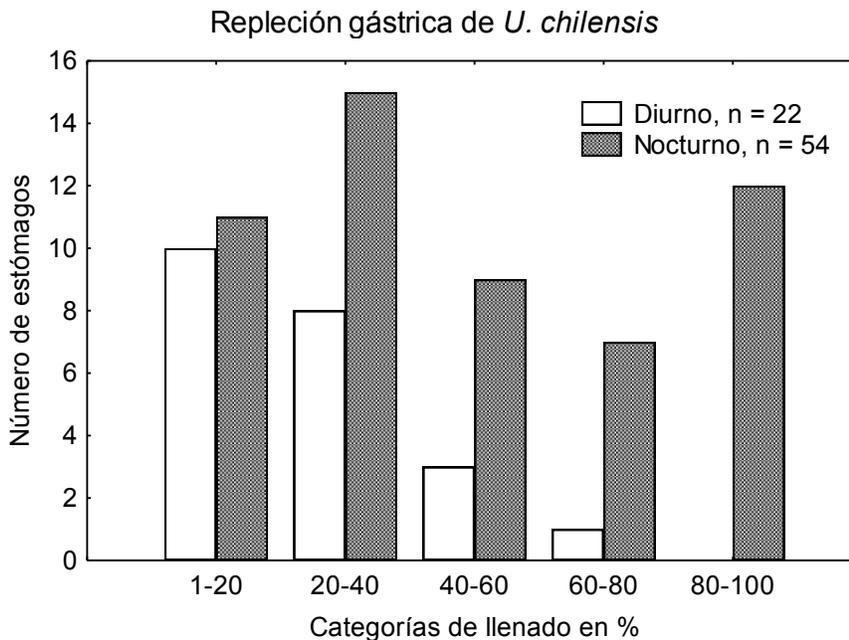


Figura 11. Repleción gástrica de la especie *Urotrygon chilensis* por periodo nictémero.

La especie *Urotrygon rogersi* presentó en ambos periodos del día estómagos en las categorías de llenado 1 (1-20%), 4 (60-80%) y 5 (80-100%). Se encontraron mayor número de estómagos en el periodo nocturno, en las categorías 2 (20-40%) y 3 (40-60%) se encontraron mayor cantidad de estómagos en el periodo diurno. Estadísticamente, en ambos periodos, la cantidad de estómagos en las cinco categorías no presentaron diferencias significativas ($X_2=3.84$, $p > 0.05$) (Fig. 12).

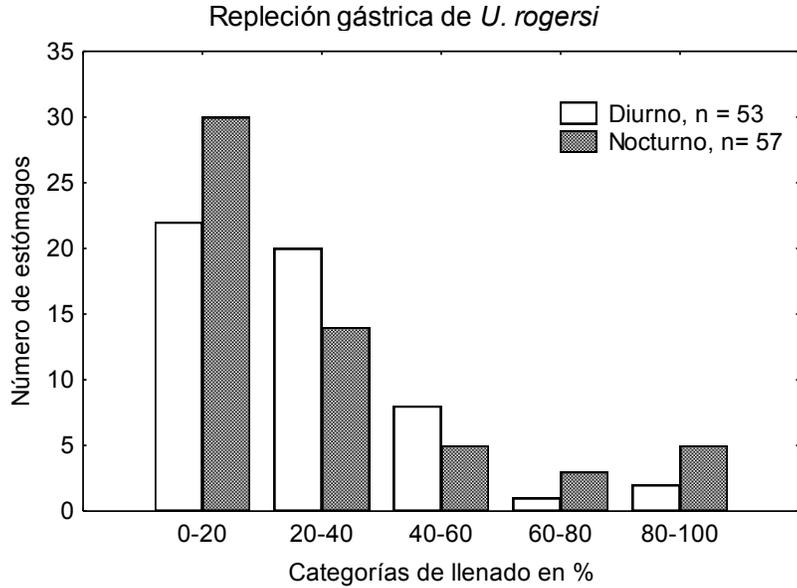


Figura 12. Repleción gástrica de la especie *Urotrygon rogersi* por periodo nictémero.

En la especie *Narcine vermiculatus* se presentó la misma cantidad de estómagos en las categorías 1 (1-20%) y 4 (60-80%) en ambos periodos del día. En esta especie, el periodo diurno presentó significativamente ($X_2=3.84, p < 0.05$) un mayor número de estómagos en la categoría: 2 (20-40%) y 5 (80-100%) ($F=10.1$).

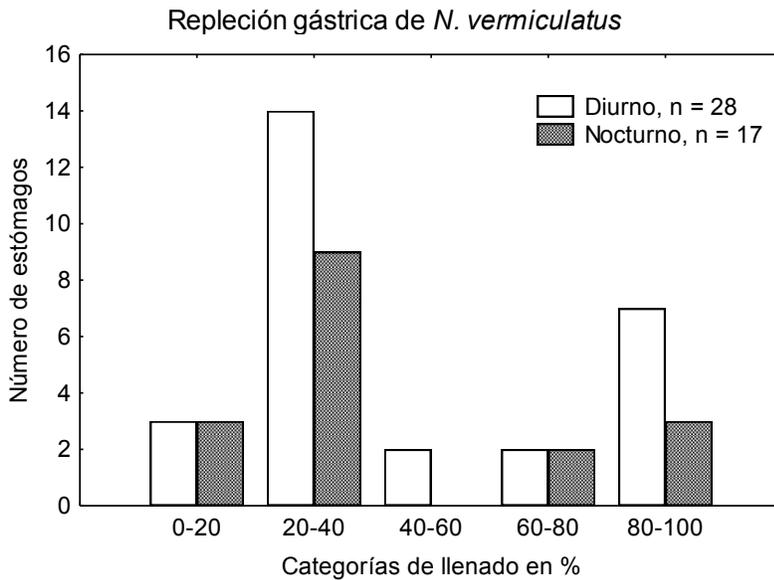


Figura 13. Repleción gástrica de la especie *Narcine vermiculatus* por periodo nictémero.

7.5 Composición del espectro trófico y estrategia alimentaria de las especies

En el espectro trófico general de las tres especies de rayas se identificaron en total 19 componentes alimentarios, pertenecientes a tres especies, ocho géneros y 17 familias. Éstas presas pertenecieron a cuatro grupos taxonómicos principales; crustáceos, moluscos, poliquetos y peces (Tabla. VIII).

Tabla VIII. Listado taxonómico de presas presentes en el contenido estomacal de las tres especies de batoideos en el golfo de Tehuantepec.

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género y especie			
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Penaeidae	<i>Rimapenaeus</i> sp.			
				<i>Litopenaeus</i> sp.			
				<i>Solenocera</i> sp.			
						Solenoceridae	
						Apheidae	
						Pasiphaeidae	<i>Leptochela serratorbita</i>
						Albuneidae	<i>Lepidopa</i> sp.
						Cancriidae	
						Larva megalopa	
					Myside	Mysidae	<i>Coifmaniella johnsoni</i>
		Stomatopoda	Squillidae	<i>Squilla hancocki</i>			
	Nannosquillidae		<i>Nannosquilla</i> sp.				
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Terebridae				
			Eulimidae				
Annelida		Eunicida	Eunicidae				
		Phyllodocida	Onuphidae				
			Nereidae				
		Opheliida	Scalibregmatidae				
Chordata	Actinopterygii	Anguilliformes	Ophichtidae				

Espectro trófico de la raya Urotrygon chilensis

Se identificaron 14 componentes alimentarios en la dieta de *U. chilensis*, pertenecientes a tres grupos taxonómicos; crustáceos, moluscos y anélidos.

Los crustáceos fueron el grupo taxonómico con mayor importancia relativa en la dieta (IIR= 74.9%); siendo los crustáceos *C. johnsoni* (71.6% N y 31.3% P) y *L. serratorbita* (19.8% N y 20.0% P) los más importantes en términos numéricos y de biomasa, así como los más frecuentes (Tabla IX). Los anélidos fueron el segundo grupo de importancia relativa en la dieta; dentro de este grupo, los poliquetos eunícidos (3.0% N y 18.8% P) fueron las presas más representativas (Tabla IX). El grupo de los moluscos fue el menos importante respecto a la frecuencia de aparición, biomasa y número; además de ser considerados como presa rara ($Q < 20$).

Tabla IX. Valor porcentual de los índices dietarios en las presas de *U. chilensis*. N (numérico), P (gravimétrico), FO (frecuencia de ocurrencia), IIR (importancia relativa) y Q (categoría de presa).

Tipo de presa	Valores de índices dietarios				
	% N	% P	%FO	%IIR	Q
Crustáceos					
Penaeidae	0.34	0.65	3.66	0.05	0.2
<i>Litopenaeus</i> sp.	0.97	1.52	6.10	0.22	1.5
<i>Solenocera</i> sp.	0.17	0.35	2.44	0.02	0.1
<i>Leptochela serratorbita</i>	19.84	20.03	32.93	19.29	397.4
Larva megalopa	0.34	0.03	1.22	0.01	0.0
<i>Coifmanniella johnsoni</i>	71.64	31.33	36.59	55.37	2244.8
<i>Squilla hancocki</i>	0.04	0.12	1.22	0.00	0.0
<i>Lepidopa</i> sp.	0.08	0.07	1.22	0.00	0.0
Total	93.43	54.12	85.37	74.97	
Moluscos					
Terebridae	0.04	0.03	1.22	0.001	0.0
Total	0.04	0.03	1.22	0.001	0.0
Anélidos					
Eulimidae	0.04	0.76	2.44	0.03	0.0
Eunicidae	2.16	18.63	30.49	9.32	40.3
Onuphidae	3.01	18.82	43.90	14.08	56.6
Nereidae	0.89	5.78	13.41	1.31	5.1
Scalibregmatidae	0.42	1.87	8.54	0.29	0.8
Total	6.53	45.85	98.78	25.03	

Estrategia nictémera de alimentación

El análisis de estrategia alimentaria mostró que 30% de los organismos de *U. chilensis* se alimentaron mayormente de poliquetos de la familia Eunicidae, los cuales aportaron 47% de biomasa de todas las presas en el periodo diurno. Los poliquetos onúfidos y poliquetos nereidos son consumidos por 17% y 11% de los organismos, respectivamente, y además constituyeron más de 15% de biomasa total de las presas (Fig. 14).

Durante el periodo nocturno 40% de las rayas se alimentaron de los crustáceos *C. johnsoni* y *L. serratorbita*, que son presas que aportan más de 25% de biomasa de la dieta, en este periodo. Los poliquetos eunícidos y los peces de la familia Ophictidae son consumidos por más de 25% de las rayas durante el periodo diurno y constituyen una biomasa entre 10% y 20% del total de las presas consumidas en este periodo (Fig. 14).

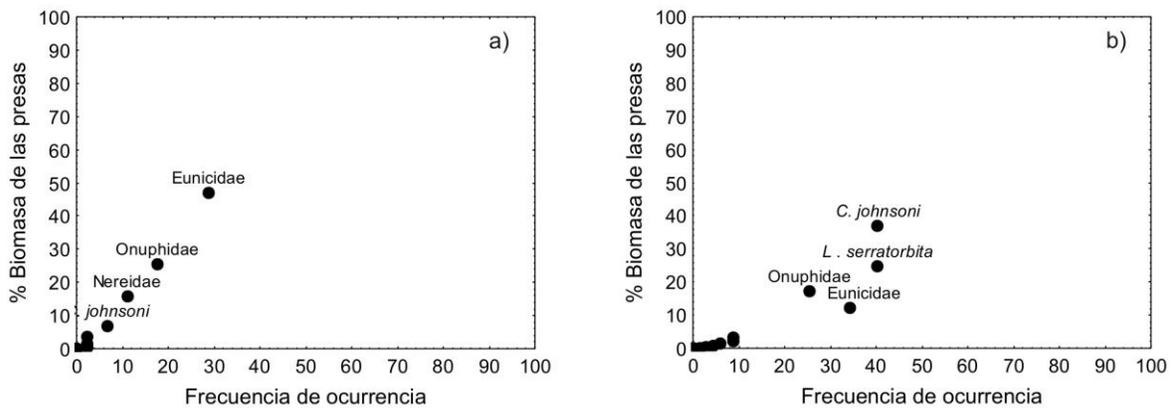


Figura 14. Estrategia alimentaria de *U. chilensis* en el periodo diurno (a) (7:00 h–8:59 h) y nocturno (b) (19:00 h–6:59 h).

De acuerdo con el análisis calorimétrico, los poliquetos de la familia Eunicidae y Onuphidae aportan mayor energía a la dieta de *U. chilensis*, en comparación de los crustáceos *L. serratorbita* y *Coifmaniella johnsoni* (Tabla XII).

Espectro trófico de la raya *Urotrygon rogersi*

La dieta de *U. rogersi* estuvo compuesta por 15 componentes alimentarios pertenecientes a cuatro grupos taxonómicos; crustáceos, moluscos, anélidos y peces. El índice de importancia relativa destacó el grupo de los crustáceos (IIR = 89.42 %) y los peces (IIR = 9.78%); los moluscos y anélidos representaron menos de 1% de la dieta (Tabla X).

Tabla X. Valor porcentual de los índices dietarios en las presas de *U. rogersi*. N (numérico), P (gravimétrico), FO (frecuencia de ocurrencia), IIR (importancia relativa) y Q (categoría de presa).

Tipo de presa	Valores de índices dietarios				
	% N	% P	% FO	%IIR	Q
Crustáceos					
<i>Litopenaeus</i> sp.	6.50	26.71	14.41	18.45	33.2
<i>Rimapenaeus</i> sp.	8.94	23.90	11.71	14.82	32.8
<i>Solenocera</i> sp.	3.74	6.01	9.91	3.72	9.8
Alpheidae	0.16	0.03	1.80	0.01	0.2
<i>Leptochela serratorbita</i>	33.98	8.78	18.92	31.17	42.8
<i>Coifmanniella johnsoni</i>	27.48	5.65	9.91	12.65	33.1
Larva megalopa	6.83	4.57	11.71	5.15	11.4
Cancridae	0.33	1.36	1.80	0.12	1.7
<i>Squilla hancocki</i>	2.93	5.46	9.01	2.91	8.4
<i>Nannosquilla</i> sp.	1.30	1.10	4.50	0.42	2.4
Total	92.20	83.58	93.69	89.42	
Moluscos					
Eulimidae	0.16	0.02	0.90	0.01	0.2
Terebridae	0.65	1.67	2.70	0.24	2.3
Total	0.81	1.70	3.60	0.25	
Anélidos					
Eunicidae	0.98	0.47	2.70	0.15	1.4
Scalibregmatidae	0.16	1.34	0.90	0.05	1.5
Total	1.14	1.81	3.60	0.20	
Peces					
Ophichthidae	4.88	11.69	15.32	9.78	16.6
Total	4.88	11.69	15.32	9.78	

De acuerdo al índice numérico, gravimétrico y de frecuencia de ocurrencia, las especies más representativas de la dieta de esta raya son los crustáceos *L. serratorbita* y *C. johnsoni* (Tabla X).

Estrategia nictémera de alimentación

Durante el día, cerca de 10% de las rayas de la especie *U. rogersi* se alimentó del crustáceo *Litopenaeus* sp., con valores de la biomasa consumida que alcanzan 40% del total. Los camarones *Rimapenaeus* sp. constituyen 22% de la biomasa total de presas consumidas en este periodo y el resto de las presas, como el crustáceo *Solenocera* sp., representan una biomasa menor a 10% (Fig.15)

Durante el periodo nocturno 20% de los organismos se alimentó del crustáceo *L. serratorbita* y de peces de la familia Ophichthidae, aportando una biomasa mayor a 10%. Un 14% de las rayas se alimentan de los crustáceos *C. johnsoni* y *Rimapenaeus* sp., que representan 26% de la biomasa total. La presa *Litopenaeus* sp. constituye 24% de biomasa total de presas consumidas (Fig.15).

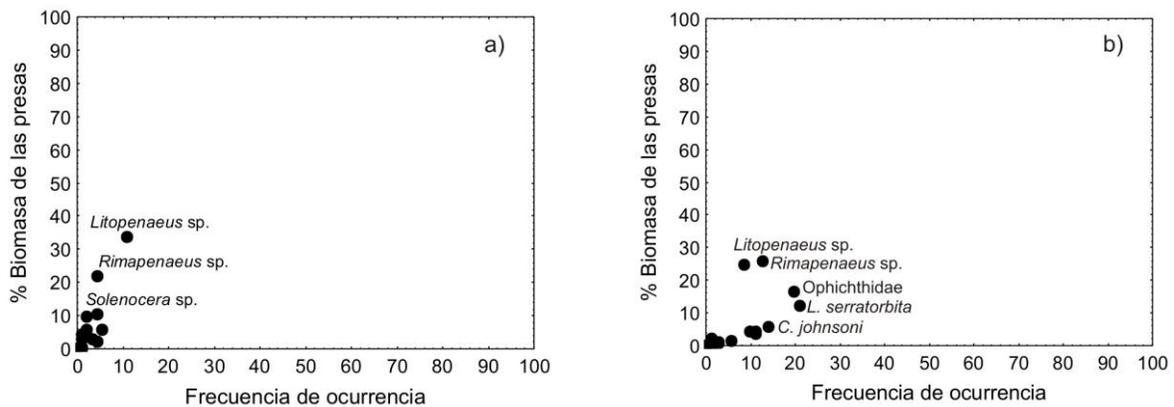


Figura 15. Estrategia alimentaria de *U. rogersi* en el periodo diurno (a) (7:00 h–18:59 h) y nocturno (b) (19:00 h–6:59 h).

Las presas que presentaron mayor contenido energético dentro de su dieta fueron los peces de la familia Ophichthidae, seguido de los crustáceos *Litopenaeus* sp. y *Rimapenaeus* sp. (Tabla XII).

Espectro trófico de la raya *Narcine vermiculatus*

En esta especie se presentaron siete ítems alimenticios; 5 identificados hasta familia y dos hasta especie. Las presas pertenecen a tres grupos taxonómicos: crustáceos, poliquetos y peces; los poliquetos fueron el grupo más importante de la dieta (IIR= 98.4 %). En términos numéricos, la familia Eunicidae alcanzó 36% y 27% de biomasa, en cambio la familia Onuphidae representó 29.2% en número y 37.0% de biomasa (Tabla XI). El índice de importancia relativa mostró que los peces constituyen 1.3% y los crustáceos 0.3% de la dieta de *N. vermiculatus*.

Tabla XI. Valor porcentual de los índices dietarios en las presas de *N. vermiculatus*. N (numérico), P (gravimétrico), FO (frecuencia de ocurrencia), IIR (importancia relativa) y Q (categoría de presa).

Categoría de presa	Valores de índices dietarios				
	% N	% P	% FO	%IIR	Q
Crustáceos					
<i>Solenocera</i>	5.6	2.9	2.2	0.3	16.2
<i>Nannosquilla</i> sp.	1.1	1.0	2.2	0.1	1.2
Total	6.7	3.9	4.4	0.3	
Anélidos					
Eunicidae	36.0	27.4	48.9	44.5	984.5
Nereidae	20.2	22.5	28.9	17.7	454.6
Onuphidae	29.2	37.0	37.8	35.9	1080.8
Scalibregmatidae	2.2	1.2	4.4	0.2	2.8
Total	87.6	88.1	120.0	98.4	
Peces					
Ophichthidae	5.6	8.0	6.7	1.3	44.8
Total	5.6	8.0	6.7	1.3	

Estrategia nictémera de alimentación

En el periodo diurno *N. vermiculatus* se alimentó con más frecuencia de poliquetos anélidos de la familia Eunicidae y fueron consumidos por 35% de las rayas, aportando 30% de biomasa. Los poliquetos onúfidos representan 45% de la biomasa consumida en

este periodo y son consumidos por 21% de los organismos. Los poliquetos nereidos representan 18% de biomasa y son consumidos por 10% de las rayas (Fig.16).

En el periodo crepuscular o nocturno, más de 20% de los organismos consumen presas de la familia Nereidae que aportan 30% de la biomasa. Los poliquetos onúfidos y los peces de la familia Ophichthidae son consumidos por 14% de los organismos en este periodo y ambas presas tienen un valor de biomasa de 20%. Los eunícidos están presentes en 12% de los organismos y aportan 11% a la biomasa total de las presas (Fig.16).

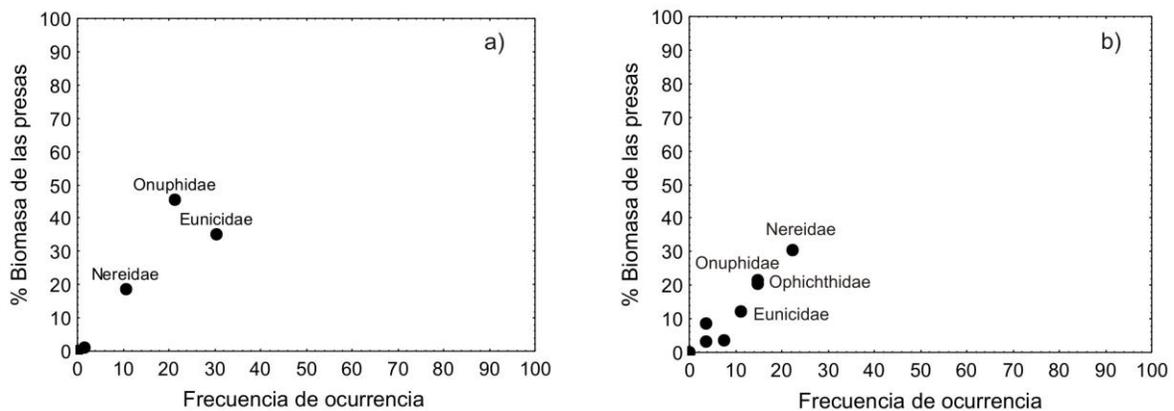


Figura 16. Estrategia alimentaria de *N. vermiculatus* en el periodo diurno (a) (7:00 h – 18:59 h) y periodo nocturno (b) (19:00 h – 6:59 h).

Las presas que aportan el mayor contenido energético a la dieta son los peces de la familia Ophichthidae. Dentro del grupo de los poliquetos, los eunícidos tienen mayor contenido energético, seguido de los nereidos y los onúfidos (Tabla XII).

Contenido energético de las presas

Se analizó el contenido energético de nueve muestras o tipos de presa (peces, crustáceos y poliquetos) presentes en el espectro trófico de las tres especies de rayas. Los peces de la familia Ophichthidae fueron la presa con mayor contenido energético (644.21 cal/ind), dentro de todos los grupos taxonómicos. Los camarones de la familia Solenoceridae fueron la presa con mayor contenido energético (557.25 cal/ind), mientras que los mísidos presentaron menor contenido energético (9.09 cal/ind) dentro del grupo de los crustáceos.

En el grupo de los poliquetos, los eunícidos presentaron el mayor aporte dentro de este grupo (150.35 cal/ind) (Tabla XII). Las presas con mayor tamaño dentro del contenido estomacal de las tres rayas analizadas, fueron los peces de la familia Ophichthidae y los poliquetos de la familia Onuphidae. Las presas de menor tamaño fueron los mísidos *Coifmaniella johnsoni* y los crustáceos *Leptocheila serratorbita* (Tabla XII).

Tabla XII. Aporte energético y longitud promedio de las presas más representativas de la dieta de las tres especies de rayas.

Especie presa	N válida	Aporte medio (cal/ind)	Aporte min (cal/ind)	Aporte máx. (cal/ind)	Desv. Est.	Long. Prom. (cm)	Desv. Est.
Ophichthidae	1	644.21	644.21	644.21		10.31	2.52
Solenoceridae	1	557.25	557.25	557.25		2.26	1.17
<i>Litopenaeus</i> sp.	2	380.62	381.79	379.46	1.65	3.63	0.76
<i>Rimapenaeus</i> sp.	2	217.61	217.50	217.72	0.15	1.96	0.81
Eunicidae	1	150.35	150.35	150.35		3.43	0.98
Nereidae	2	105.54	99.78	111.30	8.15	4.07	0.90
Onuphidae	2	64.91	54.14	75.69	15.24	13.24	1.14
<i>L. serratorbita</i>	1	20.61	20.61	20.61		0.90	0.13
<i>C. johnsoni</i>	1	9.09	9.09	9.09		0.39	0.09

7.6 Amplitud de nicho

La amplitud de nicho de acuerdo al índice de Levins fue de $B_A(0.3)$ en *Urotrygon chilensis*, $B_A(0.3)$ en *Urotrygon rogersi* y $B_A(0.5)$ en *Narcine vermiculatus*. Los valores de amplitud obtenidos corresponden a un depredador de dieta especialista a al ser más cercanas a cero que a la unidad.

7.8 Traslape de dietas

Los valores del índice de Pianka ($O_{j_{obs}}$) indicaron un traslape bajo entre la dieta de las especies, al ser más cercanos a cero que a la unidad (Tabla XIII). El mayor traslape se presentó entre las dos especies del género *Urotrygon*. De acuerdo a los resultados, todos los valores observados son estadísticamente iguales a la distribución nula ($P > 0.05$), lo cual indica que el traslape entre las especies no fue significativo (Tabla XIII).

Tabla XIII. Valores de la media y la varianza observados y esperados para las sobrespuestas tróficas de las especies.

Especies	Valores de la media					
	O _{j_{obs}}	O _{j_{sim}}	O _{j_{obs}} <O _{j_{sim}}	p	O _{j_{obs}} >O _{j_{sim}}	p
<i>U. rogersi</i> - <i>U. chilensis</i>	0.49	0.03	71	0.92	929	0.07
<i>U. rogersi</i> - <i>N. vermiculatus</i>	0.003	0.19	921	0.07	79	0.92
<i>N. vermiculatus</i> - <i>U. chilensis</i>	0.26	0.14	159	0.61	841	0.15

Por efecto del sexo, el índice de Pianka mostró que en la dieta de la especie de *U. rogersi* el valor de traslape fue bajo o cercano a cero (O_{j_{obs}}). El traslape de la dieta entre machos y hembras de las especies *U. chilensis* y *N. vermiculatus* fue muy alto o cercano a la unidad (Tabla XIV). El análisis de los modelos nulos mostró que el traslape de dietas en ambos sexos de *U. rogersi* no es significativo, mientras que el traslape en *U. chilensis* y *N. vermiculatus* es significativo al presentarse valores de $P < 0.05$ (Tabla IV).

TABLA XIV. Tabla XIV. Valores de la media y la varianza observados y esperados para las sobrespuestas tróficas de las especies por efecto del sexo. Los valores significativos se muestran en negritas.

Especies	Valores de la media					
	O _{j_{obs}}	O _{j_{sim}}	O _{j_{obs}} <O _{j_{sim}}	p	O _{j_{obs}} >O _{j_{sim}}	p
<i>U. rogersi</i>	0.52	0.18	60	0.94	940	0.06
<i>U. chilensis</i>	0.97	0.13	0.00	1.00	1000	<0.01
<i>N. vermiculatus</i>	0.98	0.13	0.00	1.00	1000	<0.01

7.9 Efecto inter-específico, nictémico y de localidad en la dieta.

El análisis de similitud (ANOSIM) mostró que el espectro trófico de las tres especies es significativamente distinto (Tabla XV). La prueba SIMPROF y el dendrograma de agrupamiento indicaron que el primer grupo de similitud, conformado por las rayas del género *Urotrygon*, comparte una similitud de dieta de 32.4% y presenta una similitud de 13.4% con la dieta de *N. vermiculatus* (Fig. 17).

Tabla XV. Análisis de similitud de dietas (ANOSIM) con valores de R y significancia estadística P entre las tres especies de rayas estudiadas.

Especies	R	P
<i>U. rogersi</i> - <i>U. chilensis</i>	0.28	0.001
<i>U. rogersi</i> - <i>N. vermiculatus</i>	0.60	0.001
<i>U. chilensis</i> - <i>N. vermiculatus</i>	0.22	0.001

De acuerdo con el análisis SIMPER, las presas que más contribuyeron a la diferencia entre las dietas de *U. rogersi* y *N. vermiculatus* fueron los poliquetos eunícidos (12.7%) y onúfidos (12.6%), los peces de la familia Ophichthidae (12%) y el crustáceo *Litopenaeus* sp. (11.4%) (Anexo A). La dieta de *U. rogersi* y *U. chilensis* se diferenció principalmente por los aportes numéricos de las presas como *C. johnsoni* (17.7%), *L. serratorbita* (12.3%) y los poliquetos eunícidos (11.0%). Los crustáceos *Litopenaeus* sp. y *Rimapenaeus* sp. contribuyen con ~10% de la diferencia entre estas dos dietas (Anexo A). Entre la dieta de la raya *N. vermiculatus* y *U. chilensis*, la mayor diferencia se debe a los poliquetos onúfidos (24.3%) y eunícidos (23.2%) y al crustáceo *C. johnsoni* (18.7%).

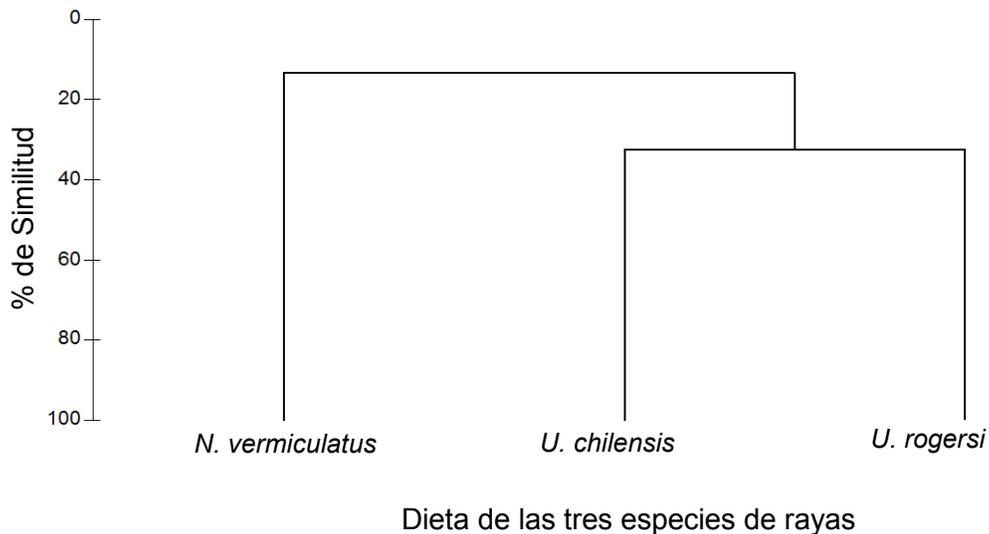


Figura 17. Dendrograma de similitud entre el espectro trófico de las especies de estudio.

Por efecto nictémero, de acuerdo al análisis de similitud, la especie *Urotrygon rogersi* no presentó diferencias significativas en relación a las presas consumidas durante ambos

periodos del día. Las especies *Urotrygon chilensis* y *Narcine vermiculatus* si presentaron diferencias en ambos periodos del día (Tabla XVI).

En *U. chilensis*, el análisis SIMPROF mostró que la diferencia nictémera del espectro trófico es de 76.5%. De acuerdo al análisis SIMPER, las presas *Coifmaniella johnsoni* (25.66%), Eunicidae (25.53%) y Onuphidae (19.7%) contribuyen en mayor parte a esta diferencia (Anexo B).

La raya *Narcine vermiculatus* presentó una disimilitud de 62.3% entre la dieta del periodo diurno y nocturno, las presas que más contribuyeron a esta diferencia fueron los poliquetos onúfidos (28.4%), nereidos (27%) y eunícidos (26.6%) (Anexo B).

Tabla XVI. Análisis de similitud de dietas (ANOSIM) con valores de R y significancia estadística P por efecto nictémero.

Especies	R	P
<i>U. rogersi</i>	0.01	0.27
<i>U. chilensis</i>	0.16	0.001
<i>N. vermiculatus</i>	0.20	0.002

Respecto al efecto del sustrato y características ambientales, el análisis de similitud presentó un valor >0.05, indicando que la dieta de las rayas es similar en ambas localidades o subsistemas de muestreo (Oaxaqueño y Chiapaneco) (Tabla XVII).

Tabla XVII. Análisis de similitud de dietas (ANOSIM) con valores de R y significancia estadística P por efecto de la localidad (subsistema de muestreo).

Especies	R	P
<i>U. rogersi</i>	-0.03	0.94
<i>U. chilensis</i>	0.05	0.11
<i>N. vermiculatus</i>	0.10	0.05

7.10 Nivel trófico

De acuerdo a la estimación del nivel trófico, las especies estudiadas se clasifican como consumidores secundarios, donde *Urotrygon chilensis* y *Narcine vermiculatus* presentaron un nivel trófico de 3.5 y *Urotrygon rogersi* un nivel trófico de 3.6.

VIII. DISCUSIÓN

8.1 Información general de la muestra

Las especies de estudio se presentaron a lo largo del área de estudio y en ambos subsistemas (Oaxaqueño y Chiapaneco) dentro del intervalo de profundidades de 0 a 62 m que forma parte del ámbito de distribución de estas especies en el golfo de Tehuantepec y zonas con influencia de aguas estuarinas y de fondos blandos (arenoso y/o lodoso) (McEachran, 1995; Robertson y Allen, 2008; Torres-Huerta, 2012). Al respecto, Torres-Huerta (2012) mencionó que la presencia constante de los batoideos en toda el área del golfo de Tehuantepec está asociada con la alta productividad de la zona.

Las tallas máximas y mínimas de ancho de disco (AD) obtenidas de *U. chilensis*, *U. rogersi* y *Narcine vermiculatus*, corresponden al intervalo de tallas registradas para estas especies en el golfo de Tehuantepec (Guzmán-Castellanos, 2010; Torres-Huerta, 2012) y otras áreas de distribución (McEachran, 1995; Froese y Pauly, 2014). Es importante mencionar que la mayoría (87%) de los organismos utilizados para la descripción de las dietas correspondían a ejemplares sexualmente maduros.

La composición de sexos 1:1 de la muestra obtenida en *Narcine vermiculatus*, así como la mayor proporción de hembras respecto a machos en la especie *U. rogersi*, concordó con lo obtenido por Medina-Bautista (2011) y Torres-Huerta (2012) en el golfo de Tehuantepec, aunque en este estudio dicha proporción sólo se presentó en el subsistema Chiapaneco. A diferencia del estudio de Guzmán-Castellanos (2010) y Torres-Huerta (2012), quienes encontraron una mayor cantidad de hembras de *U. chilensis* a lo largo del golfo de Tehuantepec, la proporción sexual obtenida en este trabajo fue de 1:1.

Moreno *et al.* (2010) mencionaron que la proporción de sexos en los batoideos puede estar relacionada con la segregación con fines de reproducción y/o alimentación. Si bien esta hipótesis resulta plausible, para obtener una conclusión sobre la proporción de sexos de las especies en el golfo de Tehuantepec, se requieren más datos y en este estudio la proporción de sexos calculada corresponde sólo a una descripción de la muestra obtenida.

8.2 Relación peso-ancho de disco

La estimación de los coeficientes de alometría permite determinar el tipo de crecimiento y evaluar la relación entre la longitud y el peso de un organismo. Esta relación se puede utilizar como un índice práctico para evaluar la condición de los peces, la cual depende de varios factores; entre ellos la disponibilidad de alimento, el cual constituye uno de los factores más importantes en el desarrollo al regular el crecimiento de los organismos (Cifuentes *et al.*, 2012; Delgadillo-Calvillo *et al.*, 2012).

En las tres especies de estudio la relación entre el peso y ancho de disco correspondió a un tipo de crecimiento isométrico. Froese (2006) mencionó que la mayoría de los peces (>90%) poseen un crecimiento isométrico, debido a una tendencia proporcional del aumento de grosor con la talla durante su crecimiento. El mismo autor ha descrito que el crecimiento fuera de estos valores se debe a muestras no representativas o a especies particulares con cambios morfológicos durante su ontogenia.

Castellanos-Cendales (2009) analizó el tipo de crecimiento en *U. chilensis* en la costa de Sinaloa, encontrando valores de alometría negativos (2.5) en ejemplares de 6 cm a 13 cm de ancho de disco. Cabe resaltar que las tallas de ancho de disco de los organismos analizados en este estudio fueron mayores. Al respecto, Harrison (2001) mencionó que la diferencia de crecimiento en la misma especie, entre un estudio y otro puede atribuirse a la fase de crecimiento de los organismos, llenado del estómago o temporada de captura.

El crecimiento isométrico de la especie *U. rogersi* también se ha descrito en el golfo de Tehuantepec (Puentes-Salazar, 2014) y en el Pacífico colombiano (Mejía-Mercado, 2006; Gómez y Mejía-Falla, 2008). El tipo crecimiento de la especie *N. vermiculatus* no ha sido analizado pero se sabe que otras rayas eléctricas como *Narcine entemedor* también presentan crecimiento isométrico (Villavicencio-Garayzar, 2000).

Pese a que las tres especies de batoideos presentaron un tipo de crecimiento isométrico, las curvas de la relación peso-ancho de disco en ambos subsistemas del golfo de Tehuantepec, sólo fueron similares en *U. chilensis*, mientras que en *U. rogersi* y *Narcine vermiculatus* las curvas de crecimiento presentaron diferencias entre un subsistema y

otro. Probablemente, en el caso de *Urotrygon rogersi*, la diferencia en las curvas de crecimiento pudo deberse a que una cantidad considerable de organismos presentaban embriones en la parte correspondiente al sistema Chiapaneco. Al respecto, Carrier *et al.* (2004) han mencionado que en la mayoría de las especies de elasmobranquios, las hembras suelen ser de mayor peso que los machos de la misma talla.

8.3 Tamaño mínimo de muestra

En este estudio, las curvas de acumulación de presas en la dieta de las tres especies no alcanzaron la asíntota. No obstante, mostraron un buen ajuste al modelo de Clench con valores <0.1 en la pendiente al final de la curva. Además se obtuvo un inventario de presas de entre 89% y 90% del total estimado que, de acuerdo con el criterio de Jiménez-Valverde y Hortal (2003), se considera como fiable al rebasar el nivel de 70%. Por tal motivo se considera que para las tres especies de rayas se tiene una muestra representativa de sus dietas.

Se encontraron 110 organismos de *U. rogersi* con alimento en el estómago, en los que se identificaron 15 tipos de presas. De acuerdo con la curva de acumulación, se requieren dos muestras más (estómagos) para alcanzar la asíntota. Navarro-González *et al.* (2012) encontraron que en *U. rogersi* se alcanzó una asíntota con un tamaño de muestra de 72 estómagos y 29 tipos de presas, en organismos de las costas de Sinaloa y Nayarit. En el Pacífico colombiano, Navia (2009) reportó que se alcanzó la asíntota con 140 organismos y 26 tipos de presas.

De la raya *Urotrygon chilensis* se analizaron 76 estómagos y se encontraron 14 tipos de presa en sus estómagos; Guzmán-Castellanos (2010) en el golfo de Tehuantepec registró una asíntota con 97 muestras y 10 tipos de presa. En la costa de Sinaloa, Castellanos-Cendales (2009) registró una asíntota con 40 muestras y 11 tipos de presa.

En el caso de *N. vermiculatus*, no se cuenta con otras referencias que permita comparar el número de estómagos necesarios para describir la dieta de la especie. Sin embargo, el número de muestras obtenido y los siete tipos de presas encontrados resultan suficientes para caracterizar el espectro trófico de esta especie.

De la Rosa-Meza *et al.* (2013) mencionaron que la diferencia del espectro trófico en una misma especie, en diferentes áreas de muestreo, puede deberse al origen geográfico de las muestras, a los artes de pesca empleados, a los hábitats muestreados, al periodo de muestreo o bien a una combinación de éstos factores. Asimismo, otros autores mencionan que las diferencias del espectro trófico están condicionadas por la oferta ambiental de sus presas y al estar en diferente hábitat, el contenido estomacal refleja el alimento disponible en el ambiente (Granado-Lorencio, 2002; Lucifora, 2003).

8.4 Índice de vacuidad y repleción gástrica

El índice de vacuidad mostró que la cantidad de estómagos con alimento (61%) fue mayor a la cantidad de estómagos vacíos. Contrariamente, Chipps y Garvey (2006) mencionan que los peces colectados mediante artes de pesca activas, como los arrastres camareros, suelen presentar una mayor cantidad de estómagos vacíos debido a que los organismos capturados no necesariamente se encuentran alimentándose. Por otra parte, Lagler *et al.* (1984) relacionan los altos porcentajes de estómagos vacíos en peces carnívoros, debido a la alta tasa de digestión por la secreción de ácidos gástricos necesarios para digerir rápidamente hueso, carne y escamas de las presas ingeridas.

Al igual que este estudio, otros autores también han documentado un bajo porcentaje de estómagos vacíos en batoideos de las mismas especies: en *U. rogersi* 16% (Flores-Ortega *et al.*, 2011) y 9.5% (Navarro-González *et al.*, 2012). En *U. chilensis* 13.2% (Castellanos-Cendales, 2009) y 26.1% (Guzmán-Castellanos, 2010). La consistencia en los valores generales de repleción que se han encontrado en estos peces puede estar relacionada con una disponibilidad alta del alimento o con la intensa actividad trófica de las rayas. Sin embargo, existen diferencias nictémeras en la cantidad de estómagos llenos de *U. chilensis* que presenta valores más altos de repleción durante el periodo

nocturno en ambos subsistemas estudiados. En *N. vermiculatus* y *U. rogersi* la cantidad de estómagos llenos y vacíos fue igual en ambos periodos en el subsistema Oaxaqueño y significativamente diferente en el subsistema Chiapaneco. Así, también Navia (2009) y Woodland *et al.* (2011) reportaron que *U. rogersi* y otras especies de batoideos suelen presentar una mayor cantidad de contenido estomacal en los organismos capturados durante el periodo nocturno (18:00 h a 23:59 h). Cartamil *et al.* (2003) también han descrito que los batoideos presentan una mayor actividad alimentaria en periodos con escasa luz solar, la cual podría estar relacionada con la actividad nocturna de sus presas o con el fin de que las rayas eviten a sus depredadores.

Por otra parte, los análisis de repleción gástrica, indicaron que la cantidad de estómagos en las cinco categorías de llenado no difiere significativamente respecto al periodo del día en las tres especies. Al respecto, Lucifora (2003) mencionó que entre los factores que más determinan los hábitos alimentarios de los peces cartilagosos, son aquellos relacionados con la disponibilidad y comportamiento de las presas. Por tal motivo, esto hace suponer que existe una gran disponibilidad de presas en el periodo nocturno y otro tipo de presas disponibles en el periodo diurno, por lo cual las rayas pueden alimentarse de ellas en cualquier momento.

8.5 Espectro trófico de las especies

En relación a los tipos de presa presentes en la dieta, las tres especies estudiadas se pueden considerar especies carnívoras y depredadores bentófagos que se alimentan de presas características de la fauna bentónica marina (Granado, 1996).

Urotrygon chilensis

En este estudio, la raya chilena presentó 14 tipos de presas en su dieta. Para esta especie, Guzmán-Castellanos (2010) encontró 10 tipos de presas en el golfo de Tehuantepec, al igual que Castellanos-Cendales (2009) en las costas de Sinaloa.

U. chilensis presentó un espectro trófico dominado por crustáceos (%IIR=75), principalmente mísidos de la especie *C. johnsoni* (%N=71.6) y poliquetos de la familia

Onuphidae (%IIR=25.0) (%N=56.6). Así también, en el golfo de Tehuantepec, Guzmán-Castellanos (2010) reportó para *U. chilensis* una dieta constituida de poliquetos (IIR%=73.8%) y crustáceos (IIR%25.3%), siendo los poliquetos onúfidos (%N=20.7) y mísidos (%N=31.3) una de las principales presas. En la costa de Sinaloa Castellanos-Cendales (2009) reportó de acuerdo al método geométrico de importancia (GII), que la dieta de la raya chilena se compone de poliquetos (GII=47.1) y mísidos (GII=21.3) y los cladóceros (GII=78.3) son la presa principal de su dieta.

Los moluscos fueron presas raras de acuerdo al índice de categoría de presas (Q) en la dieta de esta especie. Guzmán-Castellanos (2010) en el golfo de Tehuantepec, no reportó moluscos en la dieta de *Urotrygon chilensis*. Rinewalt *et al.* (2007) mencionan que algunas presas son ingeridas accidentalmente. Esto nos hace suponer que los moluscos fueron ingeridos accidentalmente al llegar a la cavidad oral, al momento que la raya succiona otra presa preferente. Esta idea se sustenta, pues a pesar de que algunas especies de gasterópodos son dominantes en el golfo de Tehuantepec (Ortiz-Gallarza *et al.*, 1991), ninguna de las rayas de estudio los presentó en su dieta.

Urotrygon rogersi

La raya de Rogers presentó 15 tipos de presa. La cantidad de presas registradas en la dieta de esta especie ha sido diferente en otras localidades; en la costa de Jalisco y Colima, Flores-Ortega *et al.* (2011) reportaron 18 tipos de presa. Navarro-González (2011) y Navarro-González *et al.* (2012) reportaron en Nayarit y Sinaloa, 29 y 25 presas, respectivamente. En el Pacífico colombiano Navia (2009), Navia *et al.* (2011) y Torres-Bustos (2008) reportaron entre 26 y 27 componentes alimenticios en la dieta de *U. rogersi*.

En este estudio, el componente alimenticio principal de *U. rogersi* fueron los crustáceos (%IIR=89.42), el decápodo *L. serratorbita* (%IIR=31.7) y los peces de la familia Ophichthidae (%IIR=9.7). Flores-Ortega *et al.* (2011) reportaron que la dieta de esta especie se constituye principalmente de crustáceos (%IIR=92.2). Navarro-González *et al.* (2012) describieron que las presas principales de esta especie son los crustáceos

anfípodos (%IIR=22) y gusanos de la familia Onuphidae (%IIR=41.3). Sin embargo, en el golfo de California, de la Rosa-Meza (2010) encontró que la dieta de los machos de *U. rogersi* se compone principalmente de poliquetos y de crustáceos en las hembras.

En el Pacífico de Colombia, Navia (2009), Navia *et al.* (2011) y Torres-Bustos (2008) también reportaron como presas principales de *U. rogersi* a los crustáceos decápodos y poliquetos de las familias Nereidae y Onuphidae. Únicamente en el estudio de Flores-Ortega *et al.* (2011) y Navarro-González *et al.* (2012) se ha reportado a los peces como parte de la dieta de *U. rogersi*, con un índice de importancia relativamente bajo (IIR<2.5%) y carentes de identificación taxonómica debido al grado de digestión que presentaban.

Narcine vermiculatus

Esta especie presentó una dieta constituida por 7 especies de presas, principalmente poliquetos (%IIR=98.4). La familia Eunicidae fue la presa más representativa numéricamente (%N=36.0) y la familia Onuphidae presentó mayor porcentaje en peso (%P=37.0). En los estudios de Valadez-González (2000; 2007) se mencionó que la dieta de *N. vermiculatus* se constituye de poliquetos (%IIR=96.6%) y el resto de algunos crustáceos (%IIR=3.2%) y peces (%IIR=0.5%); aunque tal estudio no cuenta con la identificación taxonómica de las presas.

Ante la falta de estudios sobre la alimentación de *N. vermiculatus*, su dieta puede ser comparada con otras rayas del género *Narcine* por la similitud de su mandíbula protractil, que utilizan como herramienta de excavación de sedimento y obtención de presas al alimentarse (Dean y Motta, 2004). Valadez-González (2007) encontró que la dieta de *Narcine entemedor* se compone principalmente de poliquetos (%IIR=51.4%) y la familia Onuphidae es la más representativa (%IIR=17.3). *Narcine entemedor* también presentó peces de la familia Ophichthidae (%IIR=13.8) al igual que en este estudio. Moreno *et al.* (2009) encontraron que *Narcine bancroftii* presenta poliquetos y peces como parte de su dieta; entre ellos poliquetos sipuncúlidos (%IIR=74.1%), eunicidos (%IIR=3.2%) y peces de la familia Ophichthidae (%IIR=7.4%).

La presencia de poliquetos y crustáceos como parte de la dieta de las tres especies de rayas de estudio puede deberse a la alta disponibilidad del recurso a lo largo del golfo de Tehuantepec. Los poliquetos son uno de los grupos taxonómicos más frecuentes y abundantes de la macro fauna béntica (Rupert y Barnes, 1996) y están presentes en todo el golfo de Tehuantepec (Solís-Weiss *et al.*, 2000). Asimismo los crustáceos son uno de los grupos con mayor distribución ya sea como parte de la infauna, epifauna o meiofauna bentónica (Hendrix, 2012). Este resultado coincide con otros trabajos de contenido estomacal de batoideos donde los crustáceos son uno de los grupos principales, además de los poliquetos, moluscos, y peces (Navia *et al.*, 2007; Valadez-González, 2007; de la Rosa-Meza, 2010).

Por otra parte, Hajisamaea *et al.* (2003) y de la Rosa-Meza (2010) han descrito que la selectividad de los depredadores de ciertos tipos de presa, se debe a las características morfológicas del depredador. Esto se puede sustentar, debido a que los peces de la familia Ophichtidae se encuentran semienterrados en el sustrato y poseen un cuerpo largo y delgado (McCosker, 2002). Además las rayas sólo presentaron esta especie de peces en sus dietas, probablemente por la facilidad para succionarlos y la disposición ventral de la boca. Asimismo las rayas del género *Urotrygon* presentaron mayor cantidad de crustáceos en su dieta y la especie *Narcine vermiculatus* mayor cantidad de poliquetos, probablemente por su dentición, forma de la boca y mandíbula diferente (Dean y Motta, 2004; Robertson y Allen, 2008).

Otros autores mencionan que la preferencia por ciertas presas no sólo se debe a la morfología del depredador o a la disponibilidad de las presas, sino que también existen otros factores que influyen sobre la preferencia de las presas como: tamaño, conducta y palatabilidad de las presas (Moreno *et al.*, 2009) o a la visión de los batoideos (Bedore *et al.*, 2003a). En el presente trabajo, la preferencia por cierto tipo de presas podría corroborarse con los análisis realizados sobre el contenido energético de las presas.

8.6 Variación nictémera de la dieta

Es importante mencionar que los estómagos se pudieron catalogar en ambos periodos del día debido a que el contenido estomacal presentaba presas en similar estado de digestión, lo cual hizo suponer que la ingesta de las presas era reciente a la hora de captura de los organismos. Gallardo-Cabello *et al.* (1991) mencionaron que el estado de digestión que presenta una presa en el contenido estomacal se debe al tiempo de permanencia en el estómago del depredador o a la naturaleza de la misma. Por ejemplo, los organismos con exoesqueletos de quitina, calcio o sílice se conservan por más tiempo y las presas que no poseen estructuras duras son digeridas más rápidamente (e.g. poliquetos).

La actividad alimenticia en escala nictémera tiene una reconocida importancia teórica como mecanismo de coexistencia en especies simpátricas, sin embargo ha sido poco estudiada en elasmobranquios (Navia, 2009).

Los tipos de presa y la cantidad de presas presentes en el contenido estomacal de cada una de las especies de estudio difirieron significativamente en los periodos del día (diurno y nocturno) en que fueron capturados los organismos. Granado-Lorencio (2002) mencionó que la variedad de las presas en el contenido estomacal, puede estar determinada por la disponibilidad de las presas, asociada a diferentes respuestas bióticas y abióticas del ecosistema.

En las rayas de la especie *Urotrygon chilensis* se encontraron poliquetos eunícidos y onúfidos que presentaron valores altos de biomasa durante el periodo de día; en cambio, por la noche la dieta presentó una mayor biomasa de crustáceos (*C. johnsoni* y *L. serratorbita*).

Los organismos de la especie *U. rogersi* presentaron una mayor biomasa de crustáceos de las especies *Litopenaeus* sp., *Rimapenaeus* sp. y *Solenocera* sp. durante el periodo diurno y durante el periodo nocturno presentaron crustáceos de la especie *L. serratorbita* y peces de la familia Ophichthidae. La mayoría de los organismos de la especie *N. vermiculatus* presentaron poliquetos eunícidos y onúfidos durante el periodo del día; durante el periodo nocturno presentaron poliquetos nereidos y peces de la familia Ophichthidae.

Se ha reportado que algunas especies de crustáceos decápodos son más activas en periodos con menos luminosidad y otras especies de crustáceos también tienen hábitos preferentemente nocturnos (Zimmerman *et al.*, 2009). De igual forma algunas especies de peces de la familia Ophichthidae presentan conductas nocturnas para alimentarse (McCosker, 2002). Así, sabiendo la actividad nocturna de algunas presas y relacionando los resultados obtenidos, se puede suponer que las diferencias en los componentes alimenticios de las rayas en ambos periodos del día, se deben a la actividad, hábitos y conducta de las presas. Es decir, la dieta de las rayas está relacionada a la presencia y disponibilidad de sus presas en cada periodo (Lucifora, 2003). Sin embargo, este no puede ser el caso de la presencia de poliquetos en el periodo diurno, debido a que la diversidad y abundancia de estas presas solo depende de condiciones ambientales y/o bióticas que cambian en las diferentes épocas del año y no durante un día (Hernández-Alcántara, 1992). Por lo tanto, el hecho de encontrar diferente composición de poliquetos en la dieta, en ambos periodos del día, podría estar relacionado con la capacidad de las rayas para detectarlos de forma visual (McComb y Kajiura, 2008; Bedore *et al.*, 2013a) o por electrorecepción (Bedore *et al.*, 2013b).

8.7 Contenido energético de las presas

La mayoría de los peces se alimentan preferentemente de algunas presas y evitan algunas otras, sin embargo no se puede saber si la preferencia de las presas se debe a la disponibilidad, densidad o la distribución de las éstas en el ambiente. Para ello se requieren estudios en campo los cuales muchas veces no son posibles de realizar por el costo o la disponibilidad de material. El contenido energético de una presa, puede servir como una herramienta útil para complementar la información obtenida en los análisis cuantitativos e inferir con más argumentos que la elección de una presa puede deberse a su aporte energético, más que a la posible disponibilidad o abundancia de la presa en el ambiente (Garvey y Chipps, 2012).

En este análisis, debido a la escasa cantidad de algunos grupos o tipos de presas, sólo fue posible determinar el contenido energético de 9 tipos de presa más abundantes en número y/o peso. Los tipos de presas en los diferentes grupos taxonómicos tuvieron

diferentes valores energéticos: en este estudio, los peces de la familia Ophichthidae presentaron mayor contenido energético (cal/ind) que las demás presas, seguido por algunos crustáceos decápodos (Solenoceridae y *Litopenaeus* sp.) y poliquetos. Wacasey y Atkinson (1987) mencionan que los valores calorimétricos de las especies de invertebrados marinos pueden variar de acuerdo a la cantidad de material orgánico que contengan.

La dieta de *U. chilensis* se constituyó principalmente de crustáceos decápodos como *Leptochela serratorbita* (%N=71), los mísidos *Coifmaniella johnsoni* (%N=19) en mayor cantidad numérica y algunos poliquetos. La presa *Coifmaniella johnsoni* es la presa que contiene el valor calorimétrico más bajos (9.09 cal/ind) dentro del grupo de los crustáceos, sin embargo presentó la mayor abundancia numérica. Los mísidos han sido descritos como parte importante en la dieta de *U. chilensis*, tanto en el golfo de Tehuantepec (Guzmán-Castellanos, 2010) como en las costas de Sinaloa (Castellanos-Cendales, 2009). Tales resultados podrían suponer que la raya chilena tiene una preferencia por este tipo de presas debido a su facilidad de captura o bien porque son muy abundantes en el ambiente como muchos otros micro crustáceos bentónicos (Abitia-Cárdenas *et al.*, 1990). Su posible alta abundancia implicaría reducir la búsqueda de alimento del depredador y en consecuencia incrementar el consumo energético por unidad de tiempo (Valadez-González (2007).

U. rogersi presentó en su dieta principalmente a la presa *Leptochela serratorbita* (%N=33.9) a la presa *Rimapenaeus* sp. (%N=8.9) y *Litopenaeus* sp. (%N=6.5) con tamaños de 0.9 cm, 1.9 cm y 36 cm, respectivamente. Los crustáceos de la familia Solenoceridae presentaron más energía (557.2 cal/ind) que el resto de los crustáceos y presentan un tamaño promedio de 2.2 cm, sin embargo, en la dieta de esta raya sólo representan %N=3.7 en número y una importancia en la dieta de %IIR= 3.7.

Se observó que algunos estómagos de los organismos con mayor talla, sólo presentaban una presa de *Litopenaeus* sp. (380.6 cal/ind) de ~ 4 cm de longitud ocupando todo estómago, sin presentar ninguna otra presa. Los peces fueron las presas con mayor contenido energético (644.2 cal/ind) y constituyeron sólo 9.7% de importancia relativa (IIR)

en la dieta. Estos resultados y observaciones hacen suponer que aunque existan presas pequeñas disponibles con un contenido energético más alto, las rayas opten por tener el estómago completamente lleno con organismos grandes. McClintock (1986) mencionó que la saciedad, o el límite de la capacidad digestiva son importantes y un predador puede ignorar otras presas si su estómago está lleno y no puede ingerir más por el momento.

En la dieta de la raya *Narcine vermiculatus* la categoría de presas principal corresponde a los poliquetos de diferentes familias, los cuales presentan diferente contenido energético. Durante el día se presentaron con mayor frecuencia los poliquetos eunícidos (150.3 cal/ind) y onúfidos (64.9 cal/ind), mientras que en el periodo nocturno las rayas se alimentan más de poliquetos de la familia Nereidae (105.5 cal/ind). Hernández-Alcántara (1992) ha descrito que no existe variación en la composición de poliquetos en el sustrato en el día y la noche; por tal motivo, el consumo diferencial de poliquetos en ambos periodos nos podría indicar que las rayas se alimentan de las presas disponibles en el momento de su alimentación y no necesariamente buscan las presas con mayor contenido energético. Durante el periodo nocturno se observó la presencia de peces de la familia Ophichthidae y poliquetos nereidos (105.5 cal/ind); los peces fueron las presas con mayor contenido energético (644.21 cal/ind). Durante el periodo diurno las rayas consumieron poliquetos eunícidos (150.3 cal/ind), los cuales presentan mayor aporte energético que los nereidos. Tomando en cuenta los valores calorimétricos de las especies, se puede suponer que al momento de alimentarse, las rayas buscan dentro de la gama de presas disponibles, a las más grandes y más abundantes, aunque éstas no tengan suficiente contenido energético. Al respecto, Granado-Lorencio (2002) señaló que el objetivo de la alimentación es obtener la cantidad máxima de energía neta requerida para crecimiento y reproducción y la variedad de tamaños o tipos de presa encontradas en el contenido estomacal están en función del tamaño y de las capacidades de los depredadores.

8.8 Amplitud de nicho

La amplitud de nicho, desde el punto de vista trófico, se define como la variedad de alimento utilizado por una especie. De acuerdo a los resultados del índice de Levins (B_A), las tres especies se consideran consumidores especialistas.

Urotrygon chilensis presentó valores de $B_A = 0.3$ y se especializa en el consumo de ciertas especies de crustáceos y poliquetos. En otro estudio, también realizado en el golfo de Tehuantepec, la especie ha sido clasificada como consumidor especialista de poliquetos con una amplitud de B_A (0.37) (Guzmán-Castellanos, 2010).

La raya *Urotrygon rogersi* presentó una alimentación especialista B_A (0.3); este valor de amplitud coincide con el reportado por otros autores para la misma especie (de la Rosa-Meza, 2010; Navia *et al.*, 2011; Navarro-González, 2011; Navarro-González *et al.*, 2012). En contraste, la especie *U. rogersi* también ha sido descrita como generalista B_A (0.63) en el Pacífico colombiano (Gómez y Mejía-Falla, 2008, Torres-Bustos, 2008).

La especie *N. vermiculatus* una alimentación especialista B_A (0.5), la cual también se presentó en otra especie del género *Narcine*, que registró un valor de B_A (0.3) (Moreno *et al.*, 2009).

Los batoideos de distintas especies han sido catalogados en diferentes estudios como depredadores con una amplia gama de estrategias alimentarias, ya sea especialistas o generalistas (Rinewalt *et al.*, 2007; Payán *et al.*, 2011; O'Shea *et al.*, 2013; de la Rosa-Meza *et al.*, 2013). Gerking (1994) y Jaramillo-Londoño (2009) sugieren que no es conveniente catalogar el comportamiento trófico de una especie, como absolutamente especialista o generalista, debido a que la amplitud de nicho está influenciada por muchos factores, entre ellos la actividad alimenticia de los peces y la disponibilidad del alimento que puede fluctuar en el tiempo y espacio. Moreno *et al.* (2009) mencionan que una especie especialista puede volverse generalista cuando la fuente principal de alimentación se vuelve escasa o viceversa.

8.9 Traslape o sobreposición de dietas

El traslape de nicho entre las especies fue cercano a 0 y no fue significativo estadísticamente; Schoener (2009) señaló que el traslape de nicho ocurre cuando el acceso a los recursos es limitado y dos o más especies utilizan un mismo conjunto de presas por lo que compiten para obtenerlas. Señala también que si ocurre una segregación del alimento por espacio y/o tiempo o que la abundancia de los recursos no sea una limitante, dos o más especies pueden coexistir.

Bizarro *et al.* (2007) han mencionado que las especies simpátricas que presentan características morfológicas similares desarrollan mecanismos de repartición de los recursos presentes en el mismo hábitat, por lo que disminuye el traslape en el uso de los recursos alimenticios. Además, diferentes autores en estudios realizados en peces batoideos argumentan que la especialización hacia ciertas presas, produce un menor traslape trófico (Navia *et al.*, 2007; Yang, 2007; Flores-Ortega *et al.*, 2010; Navarro-González, 2011; Flores-Ortega *et al.*, 2011; O'Shea *et al.*, 2013). Los resultados obtenidos podrían indicar que existe una estrategia de reparto de recursos en las tres especies estudiadas.

El traslape trófico por sexo mostró que entre los machos y hembras de *U. rogersi* no existe un traslape significativo de la dieta. En contraste, Navia *et al.* (2007) indican que entre machos y hembras de *U. rogersi* existe un traslape significativo de la dieta. Asimismo, de la Rosa-Meza (2010) indicó que aunque *U. rogersi* presenta algunas diferencias en cantidad (%N) y frecuencia (%FO) de las presas consumidas, la dietas de ambos sexos las diferencias no son significativas. La proporción de sexos de *U. rogersi* analizada en este estudio (3H: 1M) podría reflejar las diferencias de dieta y por ende el bajo traslape entre las dietas.

U. chilensis presentó también un traslape de dietas significativo entre sexos; asimismo Guzmán-Castellanos (2010), en el golfo de Tehuantepec y de la Rosa-Meza (2010) en las costas de Nayarit y golfo de California encontraron que existe un traslape de dietas entre sexos y la dieta presenta una similitud alta.

Los resultados de traslape de dietas por sexo en la especie *Narcine vermiculatus* no pueden ser comparados, debido a la falta de estudios en la especie.

El traslape de las dietas en ambos sexos se debe probablemente a la disponibilidad y abundancia de sus presas; a pesar de que algunas especies de batoideos presentan dimorfismo dentario por sexo, se ha encontrado que *U. rogersi* y *U. chilensis* no presentan diferencias significativas en el patrón de dentición en ambos sexos (de la Rosa-Meza, 2010), lo cual probablemente les permita tener la capacidad de consumir a las mismas presas.

8.10 Efecto inter-específico, nictémero y de localidad en la dieta

Cada una de las especies de rayas presentó una dieta característica y diferente a la de las otras, de acuerdo al análisis ANOSIM. No obstante, la dieta de las rayas de la familia Urotrygonidae presentó mayor similitud entre ellas, respecto a la dieta de *N. vermiculatus*. Estas similitudes y diferencias entre las dietas puede deberse a que las rayas *U. chilensis* y *U. rogersi* comparten un mismo tipo de dentición y forma de la boca (Robertson y Allen, 2008), mientras que *N. vermiculatus* presenta mandíbulas con capacidad de protusión, lo cual les permite proyectar la mandíbula y generar presión oral para succionar otro tipo de presas (Dean y Motta, 2004). Pouilly *et al.* (2003) y de la Rosa-Meza *et al.* (2010) encontraron que existe una correlación positiva entre las características morfológicas y las dietas de las especies. Treolar *et al.* (2007) mencionaron también que existen diferencias en las estrategias de alimentación entre los depredadores para incidir sobre distintos grupos de presas y evitar la competencia.

Respecto a la variación espacial de la dieta, parte de la hipótesis de este estudio fue que la dieta de las especies sería diferente de acuerdo al tipo de sustrato y características ambientales de cada subsistema donde se encontraban los organismos. Esta idea se sustentó porque el golfo de Tehuantepec presenta una zonación de acuerdo al tipo de sustrato y características hidrológicas (Cervantes-Hernández y Egremy-Valdez, 2008) y por el hecho de que el sustrato es el mayor factor que controla la distribución de las especies bentónicas como peneidos, decápodos y poliquetos (Salazar-Vallejo *et al.*, 1988; Giovani, 2002; Cervantes-Hernández y Egremy-Valdez, 2008). No obstante, en ambos subsistemas del golfo de Tehuantepec no se presentaron diferencias significativas en la composición de la dieta de las especies estudiadas. La similitud de dietas en ambos

sustratos puede deberse a que las presas se encuentran en ambos subsistemas del golfo de Tehuantepec y al ser depredadores especialistas como muchos otros batoides (Moreno *et al.*, 2009; Guzmán-Castellanos, 2010; de la Rosa-Meza, 2010; Navia *et al.*, 2011, Navarro-González, 2011; Navarro-González *et al.*, 2012) consumen sólo sus presas preferidas sin necesidad de recurrir a alimentarse de otras.

8.11 Nivel trófico

Las tres especies presentaron un nivel trófico (NT) correspondiente a un consumidor secundario de acuerdo con los niveles propuestos por Cortés (1999).

U. rogersi presentó un nivel trófico de 3.6, *U. chilensis* y *N. vermiculatus* un nivel de 3.5; *U. rogersi* presentó mayor cantidad de peces en su dieta y fue la especie que tuvo ligeramente un mayor nivel trófico, sin embargo su nivel trófico no llegó a ser mayor de 4.0. Estos resultados concuerdan con lo descrito por Treolar *et al.* (2007) quienes describen que las especies que se alimentan preferentemente de invertebrados presentan un NT= 3.5 y las especies que se alimentan de peces presentan un NT> 4.0.

Por otra parte, Ebert y Bizzarro (2007) estimaron el nivel trófico estándar de 60 especies de rayas y obtuvieron valores de nivel trófico entre 3.48 y 4.22; mencionan que las rayas con tallas menores a 100 cm tienen la tendencia a comportarse como consumidores secundarios mientras que rayas con tallas superiores a este valor se ubican como consumidores terciarios. En este estudio todos los organismos presentaron tallas menores a 100 cm. Moreno *et al.* (2009) señalaron que el nivel trófico responde más a los hábitos alimenticios y a la disponibilidad de presas, que a la talla de los organismos.

Jaramillo-Londoño (2009) menciona en su trabajo realizado con otras especies de peces, entre ellas la raya *Torpedo torpedo*, que es difícil asignar un nivel trófico particular a cada especie, dada la flexibilidad que demuestran en su dinámica alimenticia y composición de la dieta, la cual depende de los recursos disponibles y aprovechables en el momento de su alimentación, así como de cambios ontogénicos en sus dietas.

IX. CONCLUSIONES

A partir de la composición de captura de las tres especies de rayas, se pueden destacar las siguientes conclusiones:

- Las especies *Urotrygon chilensis*, *Urotrygon rogersi* y *Narcine Vermiculatus*, son pescadas en los arrastres camaroneros y están presentes en los subsistemas Oaxaqueño y Chiapaneco del golfo de Tehuantepec. La proporción de sexos de las especies analizadas es similar en las muestras de ambas regiones, excepto en *U. rogersi* que presenta mayor proporción de hembras en el subsistema Chiapaneco.
- La relación peso-ancho de disco presenta un crecimiento isométrico para las tres especies de estudio. El crecimiento de *U. chilensis* es similar en el subsistema Oaxaqueño y Chiapaneco, mientras que las curvas de crecimiento isométrico de *U. rogersi* y *N. vermiculatus* presentan diferencias.

Respecto al estudio dinámica trófica se puede concluir que:

- La mayor cantidad de estómagos llenos respecto a los vacíos, indica una gran actividad alimenticia por parte de los batoideos o bien una gran disponibilidad de recursos alimenticios en el golfo de Tehuantepec.
- La especie *U. chilensis* no presenta diferencias nictémeras respecto a la cantidad de estómagos llenos y vacíos, lo cual indica que en esta especie la actividad alimenticia ocurre en ambos periodos. Las especies *U. rogersi* y *N. vermiculatus* presentan mayor cantidad de estómagos llenos durante el periodo nocturno, por tanto estas especies presentan una mayor actividad alimenticia durante este periodo.

- Las tres especies de rayas se alimentan de manera sincrónica, debido a que la mayoría de los estómagos se encontraron con similar estado de digestión.

En cuanto al estudio del espectro trófico y hábitos alimentarios, se pueden tener las siguientes conclusiones:

- El espectro trófico general se compone de una dieta carnívora y heterogénea de invertebrados de hábitat bentónico, correspondientes a cuatro grupos taxonómicos: poliquetos, crustáceos, moluscos y peces.
 - La raya *Urotrygon chilensis* se alimenta principalmente de crustáceos y poliquetos, su presa principal es la especie *Coifmaniella johnsoni*. Durante el día se alimenta mayormente de los poliquetos de la familia Eunicidae y durante el periodo nocturno de crustáceos. Los moluscos en la dieta están considerados como presas raras.
 - *Urotrygon chilensis* presenta mayor diversidad de componentes alimentarios, respecto a las otras especies. El índice de importancia relativa muestra que los crustáceos y los peces son grupos de presas principales. El crustáceo *Leptochela serratorbita* es su presa principal. Durante el periodo nocturno se alimenta mayormente del crustáceo *Litopenaeus* sp., aunque también consume peces y otros crustáceos.
 - La especie *Narcine vermiculatus* presentó menor diversidad de ítems alimentarios. Su espectro trófico se compone principalmente de poliquetos. Durante el día consume poliquetos de la familia Eunicidae y durante la noche organismos de la familia Nereidae.
- El número y tipo de presas consumidas por los batoideos varía dependiendo de la oferta de recursos del ambiente y a la actividad, conducta y hábitos de las presas, así como, a los requerimientos energéticos del depredador.

- La estrategia alimentaria de estas especies corresponde a una generalización sobre diferentes grupos taxonómicos y una especialización de la dieta sobre tipos exclusivos de presas, de esos grupos.
- El nivel trófico obtenido posiciona a las tres especies de rayas estudiadas como consumidores secundarios en las redes tróficas del golfo de Tehuantepec.

De las relaciones tróficas entre las especies de estudio, se puede concluir lo siguiente:

- Las diferencias en el espectro trófico de las especies, aunado a la baja amplitud de nicho y el bajo valor de traslape trófico permite que no haya competencia entre las especies por el nicho trófico.
- La estrategia alimentaria para evitar la competencia en el golfo de Tehuantepec es la explotación diferencial de los recursos de su nicho trófico, el consumo de diferentes tipos de presa por periodo nocturno y la especialización de la dieta, permitiéndoles coexistir en la misma zona.

X. REFERENCIAS

- Abbot, R.T., y Morris A.P. (1995). A field guide to shells Atlantic and Gulf coast and the West Indies. EUA: Houghton Mifflin Company.
- Abitia-Cárdenas, L.A., Rodríguez-Romero, J. y Galván-Magaña F. (1990). Observaciones tróficas de tres especies de importancia comercial en Bahía Concepción, B.C.S., México. CICIMAR, La Paz, B.C.S. 5(2):55-61.
- Aguilar-Castro, N.A. (2010). Análisis trofo-dinámico del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Allen, G.R. y Robertson, D.R. (1998). Peces del Pacífico Oriental Tropical. México: Editorial México.
- Amezcu-Linares, F. (1996). Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico central de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. 182 p.
- Amezcu-Linares, F. (2009). Peces demersales del Pacífico de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ediciones de la Noche, Guadalajara, Jalisco. 281 p
- Amundsen, P.A., Gabler, H.M. y Staldvik, F.J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48: 607-614.
- Barbini, S.A. (2006). Hábitos alimentarios y selectividad de hábitat de la guitarra chica, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), en el ecosistema costero bonaerense y uruguayo. Tesis de Maestría. Universidad Nacional del Mar de la Plata, Argentina.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A. y Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73: 1007-1012.
- Bedore, C.N., Harris, L.L. y Kajiura, S.M. (2013a). Behavioral responses of batoid elasmobranchs to prey-simulating electric fields are correlated to peripheral sensory morphology and ecology. *ELSEVIER* 117 (2014): 95–103.
- Bedore, C.N., Loew, E.R., Frank, T.M., Hueter R.E., McComb, D.M. y Kajiura, S.M. (2013b). A physiological analysis of color vision in batoid elasmobranchs. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg*, 199(12):1129-41.
- Benoit-Bird, K.J. (2004). Prey caloric value and predator energy needs: foraging predictions for wild spinner dolphins. *Marine Biology*, 145: 435-434.

- Bizarro, J.J., Heater, J.R., Rinewalt, S.C., Ebert, D.A. (2007). Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environmental Biology of Fishes*, 80:197-220.
- Brickle, P., Laptikhovsky V., Pompert J. y Bishop A. (2003). Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajids species on the Falkland Islands shelf. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83: 1119-1125.
- Carrera-Parra L.F. (2009a). Eunicide Berthold, 1827.15, 165-181. En: De León-González, J. A., Bastida-Zavala, J.R., Carrera-Parra, L.F., García-Garza, M.E., A. Peña-Rivera, S., Salazar-Vallejo, I. y Solís-Weiss, V. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737 p.
- Carrera-Parra L.F. (2009b). Onuphidae Kinberg, 1865. 32, 363-378. En: De León-González, J. A., Bastida-Zavala, J.R., Carrera-Parra, L.F., García-Garza, M.E., A. Peña-Rivera, S., Salazar-Vallejo, I. y Solís-Weiss, V. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737pp.
- Carrier, C.J., Pratt, H.L., y Castro, J.I. (2004). Reproductive Biology of Elasmobranchs. En: J.C. Carrier, J. A. Musick, y M. R. Heithaus. *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press. 553, 3- 595 p.
- Cartamil, D.P., Vaudo, J.J. Lowe, C.G., Wetherbee, B.M. y Holland, K. N. (2003). Diel movement patterns of the Hawaiian stingray, implications for ecological interactions between sympatric elasmobranch species. *Marine Biology*, 142: 841-847.
- Castellanos-Cendales, A.L. (2009). Hábitos alimenticios de *Urobatis halleri* y *Urotrygon chilensis* (Chondrichthyes: Urolophidae), en Sinaloa-México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Castillo-Géniz, J.L., Soriano-Velázquez, S.R., Sancho-Vásquez, F., Ramírez-Santiago, C.E. y del Prado-Vera, A.C. (2002). Elasmobranquios del Golfo de Tehuantepec, litoral Chiapaneco. CONABIO, México. 47 p.
- Castro-Aguirre, J.L., H. Espinosa P. (1996). Listados Faunísticos de México. VII Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideomorpha). Instituto de Biología, UNAM. 75 p.
- Cervantes-Hernández, P y Egremy-Valdez, A. (2013). Variación de la captura del recurso camarón, en relación con la disposición geográfica de los sedimentos en la zona 90 de pesca, Golfo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Hidrobiológica*, 23(1): 111-123.
- Cervantes-Hernández, P., Ramos-Cruz, S. y Gracia Gasca, A. (2006). Evaluación del estado de la pesquería de camarón en el Golfo de Tehuantepec. *Hidrobiológica*, 16 (3): 233-239.

- Cervantes-Hernández, P., Ramos-Cruz, S. y Gracia Gasca, A. (2006). Evaluación del estado de la pesquería de camarón en el Golfo de Tehuantepec. *Hidrobiológica*, 16 (3), 233-239.
- Chávez-Acosta, A.A. (2003). Hábitos alimenticios del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Departamento de pesquerías y biología marina.
- Chen, W.K., Liu, K.M. y Liao, Y. (2008). Bioenergetics of juvenile whitespotted bamboo shark *Chiloscyllium plagiosum* [Anonymous (Bennett)]. *Journal of Fish Biology*, 72: 1245-1258.
- Chipps, S.R. y Garvey, J.E. (2006). Assessment of food habits and feeding patterns. *American Fisheries Society*, 11: 1-42.
- Cifuentes, R., González, J., Montoya, G., Jara, A., Ortíz, N., Piera, P. y Habit, E. (2012). Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana Especial*, 101-110.
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. (2001). A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* 216, 265-278.
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2004). PRIMER v5: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Collins, A.B., Heupel, M.R., Hueter, R.E. y Motta, P.J. (2007). Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Marine and Freshwater Research*, 58: 135-144.
- CONAPESCA. (2011). Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2009 (preliminar). Comisión Nacional de Pesca y acuicultura de la Secretaría de Agricultura, Ganadería y Recursos Hidráulicos. Recuperado el 15 de noviembre de 2013, http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/cona/anuario_2009_capitulo_i_preliminar.
- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 726-738.
- Cortés, E. (1999). Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal Marine Science*, 56: 707-717.
- Costello, M.J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, 36: 261-263.
- de la Rosa-Meza, K. (2005). Fauna de acompañamiento del camarón en Bahía Magdalena, B. C. S. México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN.
- de la Rosa-Meza, K. (2010). Ecomorfología mandibular y dietas de batoideos en el Golfo de California. Tesis de doctorado. Centro de Investigación Científica de Educación Superior de Ensenada (CICESE).

- de la Rosa-Meza, K., Sosa-Nishizaki, O., Cueva-Salcedo H. (2013). Feeding habits of the speckled guitarfish *Rhinobatos glaucostigma* (Elasmobranchii, Batoidea) in the southeastern Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(3): 277-290.
- Dean, M.N. y Motta, P.J. (2004). Feeding behavior and kinematics of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). *Zoology* 17: 171-189.
- Delgadillo-Calvillo, A.C., Martínez-Palacios, C.A., Berruecos-Villalobos, J. M., Ulloa-Arvizu, R., López-Ordaz, R. y Vásquez-Peláez, C.G. (2012). Caracterización de la curva de crecimiento en dos especies de pez blanco *Chirostoma estor*, *C. promelas* y sus híbridos. *Veterinaria México*, 43: 2.
- Downton-Hoffman, C.A. (2007). Biología del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856), en Baja California Sur, México. Tesis de doctorado. CICIMAR-IPN.
- Ebert, D. y Bizarro, J.J. (2007). Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes*, 80: 221-237.
- Ebert, D.A. (2005). Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *Journal of Fish Biology*, 66: 618-649.
- Espinoza, M., Clarke, T.M., Villalobos-Rojas, F. y Wehrtmann, I.S. (2013). Diet composition and diel feeding behaviour of the banded guitarfish *Zapteryx xyster* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Journal of Fish Biology*. 82(1): 286-305.
- Farias, I., Figueiredo, I., Moura, T., y Serrano-Gordo, L. (2005). Diet comparison of four ray species (*Raja clavata*, *Raja brachyura*, *Raja montagui* and *Leucoraja naevus*) caught along the Portuguese continental shelf. *Aquatic Living Resources*. 19(02): 105-114.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K.E. y Niem, V. H. (1995). Guía FAO para la identificación d especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vertebrados-Parte 1. Roma, FAO. (2): 647-1200.
- Fisk, A.T., Tittlemier, S.A., Pranschke, J.L., y Norstrom, R.J. (2002). Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecology*, 83(8): 2162-2172.
- Flores Ortega, J.R., Godínez-Domínguez, E., Rojo-Vázquez, J.A., Corgos, A., Galván-Piña, V.H. y González-Sansón, G. (2011). Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico Central Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 57(4): 383-397.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of applied ichthyology*, 4(22): 241-253.
- Froese, R. y Pauly D. (2014). FishBase. Recuperado el 30 de junio de 2014, www.fishbase.org, versión (06/2014).

- Gallardo-Cabello, M., Jacob-Cervantes, M. y Chiappa-Carrara, X. (1991). Análisis de los hábitos alimentarios y del aporte del carbono de las presas a la dieta de la sardina crinuda, *Opisthonema libertate*, Günther 1866 (Pisces: Clupeidae) en el Golfo de California. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México 18(1): 37-48.
- García, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Copen para adaptarla a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía UNAM, México, 246.
- Garvey, J.E. y Chipps, S.R. (2012). Diets and energy flow. In Zale, A.V., Parrish, D.L., y Sutton T.M. Fisheries Techniques, 3a edición. American Fisheries Society, Maryland, 733-780.
- Geange, S.W., Pledger, S., Burns, K.C. y Shima, S. (2011). A unified definition and analysis for data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 175-184.
- Gerking, S.D. (1994). Feeding Ecology of Fish. Academy Press, San Diego.
- Giovani, R.C. (2002). Distribución de poliquetos (Annelida: Polychaeta) en la zona costera de el salvador. Resultado del crucero de investigación R/V Urracá del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Tesis de licenciatura. Universidad del Salvador, Salvador.
- Gómez, L.S y Mejía-Falla, P.A. (2008). Biodiversidad de rayas del Pacífico vallecaucano: aspectos biológicos y ecológicos para su conservación. Documento técnico. Fundación SQUALUS No FS0208. 44 p.
- Gotelli, N.J. y G.L. Entsminger. (2001). Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. *Oecologia* 129:28-291.
- Granado, C. (1996). Ecología de peces. Universidad de Sevilla. Secretariado de Publicaciones. Serie: Ciencias. 45: 253.
- Granado-Lorencio, C. (2002) Ecología de peces. Universidad de Sevilla, Sevilla, España.
- Grijalba-Bendeck, M., Polo-Silva, C., Acevedo, K., Moreno, F. y Mojica, D. (2012). Aspectos tróficos y reproductivos de algunos batoideos capturados en Santa Marta, Mar Caribe de Colombia. *Latin American Journal and Aquatic Research*, 40(2): 300-315.
- Guzmán-Castellanos, A.B. (2010). Estudio del contenido estomacal de la raya *Urotrygon chilensis* (Günther, 1871) (Myliobatiformes: Urolophidae) en el Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel.
- Hajisamae S., Choua, L. M., Ibrahim, S. (2003). Feeding habits and trophic organization of the fish community in shallow waters of an impacted tropical habitat. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 58: 89-98.
- Hakami, A.H., Hmoud, F., Al-Balawi, A., Ahmad, Z., Mahboob, S., Elamin, M. S. y Al-Ghanim, K. A. (2013). Studies on Feeding Ecology of fresh water fish (*Barbus arabicus*) Dwelling in "Beesh Dam", Jazan, Saudi Arabia. *Life Science Journal*, 10(11): 39-45.

- Harrison, T.D. (2001). Length-weight relationships of fishes from South African estuaries. *Journal of Applied Ichthyology*, 17: 46–48.
- Heard, R.W. y Price, W.W. (2006). Revision of *Browmaniella sensu* Bácescu, 1968 (Crustácea: Mysida: Mysidae: Gastrosaccinae): a taxonomic conundrum. *Magnolia Press, Zootaxa*, 1-29.
- Heithaus, M.R.; Frid, A.; Vaudo, J.J.; Worm, B. y Wirsing, A.J. (2010): Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. En: Carrier, J.C., Musick, J.A. y Heithaus, M. R. *Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation*. (Eds). CRC Press, Boca Raton, FL. 607–633.
- Hendrickx, M.E. (1996). Los camarones *Penaeoidea* bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacífico mexicano. Comisión Nacional para el Uso y la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México, 148.
- Hendrickx, M.E. (2012). Crustáceos decápodos (Arthropoda: Crustacea: Decapoda) de aguas profundas del Pacífico mexicano: lista de especies y material recolectado durante el proyecto TALUD. En: Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano. P. Zamorano, M. E. Hendrickx y M. Caso (eds.). Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Instituto Nacional de Ecología (INE). 283-317.
- Hernández-Alcántara, P. (1992). Los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma continental del Golfo de California, México. Taxonomía, abundancia numérica y distribución geográfica. Tesis Maestría, ICMYL. México, 427.
- Holt, R.D. (2001). Species coexistence. *Encyclopedia of Biodiversity*, 5: 413-426
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- IUCN. (2014). Red List of threatened species. Versión 2014.1. Recuperado el 20 de junio de 2014, de www.iucnredlist.org.
- Jaramillo-Londoño, A.M. (2009). Estudio de la biología trófica de cinco especies de peces bentónicos de la costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados. Tesis de Doctorado. Universidad Politécnica de Valencia, Departamento de ingeniería Hidráulica y Medio Ambiente.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8(31): 151-161.
- Koen-Alonso, M., Crespo, E.A., García, N.A., Pedraza, S.N., Mariotti, P. A., Berón-Vera, B. y Mora, N. J. (2001). Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. *Journal of Marine Science*, 58: 288–297.

- Krebs, C.J. (1999). Ecological methodology. EUA: Addison Wesley Longman.
- Labbé, F.J. y Arana, P.M. (2001). Alimentación de orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae), en el archipiélago de Juan Fernández, Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 36 (1): 75-82.
- Labropoulou, M. y Eleftheriou, N. (1997). The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. Journal of Fish Biology, 50: 324-340.
- Lagler, K.F., Bardach, J.E., Miller, R.R., May-Passino, D.R. (1984). Ictiología AGT Editor. México D.F.
- Lara-Lara, J.R. (2008). Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, 109-134.
- Linke, T.E., Platell, M.E. y Potter, I.C. (2001). Factors influencing the partitioning of food resources among six fish species in a large embayment with juxtaposing bare sand and seagrass habitats. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 266: 193–217.
- Lucifora, L. (2003). Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Mar del Plata Mar del Plata, Argentina.
- Mabragaña, E. y Giberto, D.A. (2007). Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthorn sand skate *P. rudis* Gunther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. ICES Journal of Marine Science, 64: 1017-1027.
- Márquez-Farías, F.J. (2002). The artisanal ray fishery in the Gulf of California: development, fisheries research, and management issues. IUCN Shark Specialist Group. Shark News 14, 1–5.
- Mason, N.D y Motta, P.J. (2004). Anatomy and Functional Morphology of the Feeding Apparatus of the Lesser Electric Ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). Journal of Morphology, 262: 462-483.
- Mauchline, J. (1980). The Biology of Mysids and Euphausiids. Advances in marine biology, Academic Press, Vol. 681 pp.
- McClintock, J.B. (1986). On estimating energetic values of prey: implications in optimal diet models. Oecologia, 70:161-162
- McComb, D.M. y Kajiura, S.M. (2008). Visual fields of four batoid fishes: a comparative study. The Journal of Experimental Biology, 211: 482-490.
- McCosker, J.E. (2002). Notes on Hawaiian Snake Eels (Pisces: Ophichthidae), with comments on *Ophichthus bonaparti*. Pacific Science 1(56): 23-34.

- McEachran, J.D. (1995). Urolophidae. Rayas redondas. 786-792 pp. En: Fischer, W., F.Krupp., W. Schneider., C. Sommer., K.E. Carpenter y V.H. Niem (Eds). Guía FAO. Para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol.II Vertebrados-Roma.
- McEachran, J.D. y Aschliman, N. (2004). Phylogeny of batoidea. En: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (Eds.), Biology of Sharks and their relatives. CRC Press, Boca Raton, FL. 79–114 p.
- McLaughlin, P.A. 1980. Comparative Morphology of Recent Crustacea. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Medina-Bautista, J. (2011). Elasmobranchios capturados por la pesquería de arrastre camarero en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel.
- Mejía-Mercado, B.E. (2006). Aspectos taxonómicos y biológicos de las rayas espinosas del género *Urotrygon* en el Pacífico Vallecaucano, Colombia. Tesis de licenciatura en Biología Marina. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Biología Marina. Bogotá.
- Monreal-Gómez, A. y Salas De León. (1998). Dinámica y estructura termohalina. 13:26. En Tapia-García, M. (Ed.). 1998. El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. 240 p. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.
- Moreno, F., Acevedo, K., Grijalva-Bendeck, M., Polo-Silva, C., Acero, A. y Paramo, J. (2010). Reproducción de la raya eléctrica *Narcine bancroftii* (Torpediniformes: Narcinidae) en Santa Marta, Caribe colombiano. Latin American Journal of Aquatic Research, 38(1): 27-36.
- Moreno, F., Acevedo, K., Grijalva-Bendek, M., Polo-Silva, C. y Acero, A. P. (2009). Espectro trófico de la raya eléctrica *Narcine bancroftii* (Griffith y Smith 1834) (Elasmobranchii, Narcinidae) en playa Salguero, Santa Marta, Caribe Colombiano. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 4(4): 413-422.
- Muto, E.Y., Soares, L.S.H. y Goitein, R. (2001). Food resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Müller and Henle, 1841) and *Pasammobatis extenta* (Garman, 1913) on the continental shelf off Unatuba, south-eastern Brazil. Revista Brasileira de Biologia, 61: 217–238.
- Myers, R., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P. y Peterson, C.H. (2007). Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science, 315: 1846-1850.
- Navarro-González, J.A. (2011). Ecomorfología del aparato mandibular de peces batoideos. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR-IPN), Baja California Sur.

- Navarro-González, J.A., Bohórquez-Herrera, J., Navia, A.F. y Cruz-Escalona, V.H. (2012). Composición trófica de batoideos en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa, México. *Ciencias Marinas*, 38(2): 347–362.
- Navia, A.F. (2009). Hábitos alimentarios, relaciones tróficas e importancia ecológica de *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Batoidea) en la zona central del océano pacífico colombiano. Tesis de Maestría. Universidad del Valle, Colombia.
- Navia, A.F., Cortés, E. y Mejía-Falla, P.A. (2010). Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling*, 221: 2918-2926.
- Navia, A.F., Mejía-Falla, P.A. y Giraldo, A. (2007). Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. [Revista electronica]. *BMC Ecology*, 7-8.
- Navia, A.F., Torres, A., Mejía-Falla, P.A. y Giraldo, A. (2011). Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the diet of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). *Journal of Fish Biology*, 78: 1213-1224.
- Núñez-Orozco, A.L., Labastida-Che, A. y Oviedo-Piamonte, J.A. (2013). Composición y abundancia de la ictiofauna en la franja sublitoral del Golfo de Tehuantepec, Oaxaca/Chiapas, México. *Ciencia Pesquera*, 21(2): 29-40.
- O’Shea, O.R., Thums, M., van Keunlen, M., Kempster, R.M. y Meekan, G. (2013). Dietary partitioning by five sympatric species of stingray (Dasyatidae) on coral reefs. *Journal of Fish Biology*, 82: 1805-1820.
- Ortiz-Gallarza, S.M., La Lanza, E.G., García, H.M.R. (1991). Análisis hidrológico y bentónico de la Laguna Superior, Oaxaca, México. *Universidad y Ciencia*, 8(16): 5-24.
- Papastamatiou, Y.P., Wetherbee, B.M., Lowe, C.G. y Crow, G.L. (2006). Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Marine Ecology Progress Series*, 320: 239-251.
- Payán, L.F., Navia, A.F., Rubio, E.A., Mejía-Falla, P.A. (2011). Biología de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* (Günther 1867) (Rajiformes: Rhinobatidae) en el Pacífico colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39: 286–296.
- Pereira, C., Smmith, W. y Espíndola, E. (2004). Hábitos alimentarios de 9 especies del embalse de Tres Irmaos, SaoPaulo, Brasil. *Universidad y Ciencia*, 1: 33-38.
- Perez, M.A. (1994). Calorimetry measurements of energy value of some Alaskan fishes and squids. [Revisión electronica] *NOAA Technical Memorandum*, 32: 1-32.
- Perez-Farfante, I. (1988). Illustrated key to Penaeoid shrimps of commerce in the Americas. NOAA/National Marine Fisheries Service, (NOAA Technical Report NMFS, 64).

- Peterson, C.H., Fodrie, F. J., Summerson, H.C y Powers, S.P. (2001). Site-specific and density-dependent extinction of prey by schooling rays: generation of a population sink in top-quality habitat for bay scallops. *Oecologia*, 129: 349-356.
- Pinkas, L., Oliphant, S.M. y Iverson, I.L.K. (1971). Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bulletin*, 152: 1-105.
- Platell, M.E. y Potter, I.C. (2001). Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261: 31-54.
- Pouilly, M., Lino, F., Bretenoux y Rosales, C. (2003). Dietary-morphological relationships in a fish assemblages of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology*, 62: 1137-1158.
- Prugh, L.R., Stoner, C.J., Epps, C.W., Bean, W.T., Ripple, W.J., Lalibrete, A.S. y Brashares, J. S. (2009). The rise of mesopredator. *Bioscience*, 59: 779-719.
- Puentes-Salazar, A. (2014). Edad y crecimiento de la raya *Urotrygon rogersi* (Jordan & Starks, 1895) (Elasmobranchii: Urotrygonidae) en la costa de Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel.
- Rinewalt, C.S., Ebert, D.A. y Cailliet, G. (2007). Food habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman, 1908) off central California: seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. *Environmental Biology of Fishes*, 80: 147-163.
- Ritchie, E.G. y Johnson, C.N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12: 982-998.
- Robertson, D. y Allen, G. (2008). Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: un sistema de información en línea, Smithsonian Tropical Research Institute. Recuperado el 25 de febrero de 2012, de www.stri.org/sftep.
- Rosas, C., Sánchez, A., Chimal, M.E. y Brito, R. (2003). Manual de métodos para la evaluación del balance energético en crustáceos. Centro de Formación de la Cooperación Española en Cartagena de Indias Colombia.
- Ruiz-Cancino, G., Carrera-Parra, L.F. y Bastida-Zavala, R. (2010). Eunícidos (Polychaeta: Eunicidae) del Pacífico sur de México. *Ciencia y Mar*, (40): 27-60.
- Rupert, E. y Barnes, R. (1996). Zoología de invertebrados. Sexta edición. Editorial McGraw Hill interamericana. 1114p.
- Saborido, F. y Junquera, S. (2000). Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Curso doutoramento do bienio 2001-2003. Universidad de Vigo 72 p.
- SAGARPA. (2010). Estudio: ordenamiento para el aprovechamiento de tiburones y rayas de México, Anexo C. México, 14.

- Salazar-Vallejo, S.I., De León-González, J.A y Salaices-Polanco, H. (1998). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Universidad Autónoma de Baja California. La Paz, B.C.S. 212 p.
- Salgado-Barragán, J y Hendrickx, M.E. (2010). Clave ilustrada para la identificación de los estomatópodos (Crustácea: Hoplocarida) del Pacífico oriental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(1):,1-49.
- Saucedo-Lozano, M., Raymundo-Huizar, A.R. y Valadez-González, C. (2006). Comparación de los hábitos alimentarios de juveniles de *Lutjanus peru* y *L. guttatus* en la Costa de Jalisco y Colima, México (1995-1996). (Capítulo de Libro) Los Recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. 209-218 p.
- Schoener, T.W. (2009). The niche. In Levin (Ed.) *Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, 3-13 p.
- Soberón, J. y Llorente, J. (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology*, 7: 480-488.
- Solís-Weiis, V., León-González, J. A. y González-Ortiz, L. (2000). Un análisis biogeográfico de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) del golfo de Tehuantepec, México. *Revista Peruana de Biología*, 7: 5-15.
- Stevens, J.D., Bonfil, R., Dulvy, K. y Walker, P.A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyans) and the implications for marine ecosystems. *Journal of Marine Science*, 57: 476-494.
- Szczepanski, J.A. (2013). Feeding Ecology of Skates and Rays in Delaware and Narragansett Bays. *Open Access Dissertations*, 27. Recuperado el 20 de enero de 2014, http://digitalcommons.uri.edu/oa_diss.
- Tapia-García, M. (1998). El Golfo de Tehuantepec. El Ecosistema y sus recursos. México: Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
- Tapia-García, M. y Gutiérrez-Díaz, B. (1998). Recursos pesqueros de los estados de Oaxaca y Chiapas. En: Tapia-García, M. (1998). El Golfo de Tehuantepec. El Ecosistema y sus recursos. México: Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
- Tapia-García, M., García-Abad, M.C., Carranza-Edwards, A. y Vázquez-Gutiérrez, F. (2007). Environmental characterization on the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, México. *Geofísica Internacional*, 46: 249-260.
- Tapia-García, M., Macuítl-Montes, M.C., Cerdanars-Ladrón de Guevara, G., Ayala-Pérez, G., Gamboa-Contreras, J.A. y García-Abad, M.C. (1996). Diversidad, distribución y abundancia de la comunidad de peces demersales del Golfo de Tehuantepec. En: Tapia-García, M.

1998. El Golfo de Tehuantepec. El Ecosistema y sus recursos. México: Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
- Torres-Bustos, E.A. (2008). Hábitos alimentarios y ecología trófica de la raya espinosa *Urotrygon rogersi* en el pacífico Vallecaucano, Colombia. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Javeriana Facultad de Ciencias, Bogotá, Colombia.
- Torres-Huerta A.M. 2012. Peces batoideos de la plataforma continental del Golfo de Tehuantepec. Universidad del Mar. Instituto de Recursos. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. HJ031. México, D.F.
- Treolar, M.A., Laurenson, L.J.B. y Stevens, J.D. (2007). Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in southeastern Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 80: 181-196.
- Valadez-González, C. (2000). Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México Septiembre 1997- Agosto de 1998. Tesis de Maestría. Universidad de Colima, México.
- Valadez-González, C. (2007). Distribución, abundancia y alimentación de las rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional.
- Valentine, J.F., Heck, K.L., Blackmon, Jr., Goecker, D., Christian, M.E., Kroutil, J., Peterson, R.M., Vanderklift, B.J., Kirsch, M.A. y Beck, K.D. (2008). Exploited species impacts on trophic linkages along reef-seagrass interfaces in the Florida Keys. *Ecological Applications*, 18: 1501-1515.
- Valenzuela-Quirñonez, F. (2009). Hábitos alimenticios del pez guitarra *Rhinobatos productus* en el alto Golfo de California. Tesis de Maestría. CIBNOR, La Paz, B.C.S. México.
- Vaudo, J. (2011) Habitat use and foraging ecology of a batoid community in Shark Bay, Western Australia. PhD dissertation. Florida International University, 270 p.
- Vaudo, J.J. y Lowe, C.G. (2006). Movement patterns of round stingrays (*Urobatis halleri*) near a thermal outfall. *Journal of Fish Biology*. 68: 1756-1766.
- Villavicencio-Garayzar, C.J. (2000). Taxonomía, abundancia estacional, edad y crecimiento y biología reproductiva de *Narcine entemedor* Jordan y Starks (Chondrichthyes;Narcinidae), en Bahía Almejas, B.C.S, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Wacasey, J. W. y Atkinson, E.G. (1987). Energy values of marine benthic invertebrates from the Canadian Artic. *Marine Ecology*, 39: 243-250.
- Wetherbee, B.M. y Cortés, E. (2004). Food consumption and feeding habits. En: Carrier, J. C., Musick, J.A. y Heithaus. *Biology of Sharks and their relatives*. EUA: CRC Press LLC.

- Woodland, R.J., Secor, D.H. y Wedge, M.E. (2011). Trophic resource overlap between small Elasmobranchs and Sympatric Teleosts in: Mid-Atlantic Bight Nearshore Habitats. Coastal and Estuarine Research Federation, 34: 391–404.
- Xochihua-Simón, M.A. (2009). Comparación del nivel trófico de especies de peces con valor comercial en la Laguna de Alvarado, Ver. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana, Facultad de Biología.
- Yang, M.S. (2007). Food Habits and Diet Overlap of Seven Skate Species in the Aleutian Islands. [Revisión electrónica] NOAA Technical Memorandum, 177: 1-46.
- Yick, J.L., Tracey, S.R. y White, R.W.G. (2011). Niche overlap and trophic resource partitioning of two sympatric batoids co-inhabiting an estuarine system in southeast Australia. Journal of Applied Ichthyology, 27(5): 1272-1277.
- Zacharia, P.U. y Abdurahiman, K.P. (2004). Methods of stomach content analysis of fishes- Winter School on Towards Ecosystem Based Management of Marine Fisheries–Building Mass Balance Trophic and Simulation Models. CMFRI – Winter School on Ecosystem Based Management of Marine Fisheries Technical Notes, 19: 148-158. Recuperado el 20 de febrero de 2014, <http://eprints.cmfri.org.in/5282/1/19.pdf>.
- Zar, J.H. 1999. Bioestatistical Analysis. EUA: Prentice Hall.
- Zimmerman, B.L., Aued, A.W., Machado, S., Manfio, D., Scarton, L.P. y Santos, S. (2009). Behavioral repertory of *Trichodactylus panoplus* (Crustacea: Trichodactylidae) under laboratory conditions. Zoología 26(1): 5-11.

ANEXO A

Contribución de los ítems a la disimilitud de las dietas de acuerdo al análisis SIMPER.

Grupo *U. rogersi* y *N. vermiculatus*

Disimilitud promedio = 98.49 %

Especies presa	<i>U. rogersi</i>	<i>N. vermiculatus</i>	Disimilitud promedio	DE disimilitud	% Contribución	% Acumulado
	Abundancia promedio (ind/muestra)	Abundancia promedio (ind/muestra)				
Eunicidae	0.01	0.11	12.56	0.7	12.75	12.75
Onuphidae	0.00	0.14	12.41	0.63	12.60	25.35
Ophichthidae	0.13	0.03	11.88	0.49	12.07	37.42
<i>Litopenaeus</i> sp.	0.29	0.00	11.28	0.43	11.46	48.87
<i>Rimapenaeus</i> sp.	0.26	0.00	10.57	0.40	10.73	59.61
Nereidae	0.00	0.09	8.41	0.47	8.54	68.15
<i>Leptocheila serratorbita</i>	0.09	0.00	6.65	0.38	6.76	74.91
Solenoceridae	0.06	0.01	5.81	0.33	5.89	80.80
<i>Coifmaniella johnsoni</i>	0.06	0.00	4.91	0.30	4.99	85.78
Larva megalopa	0.05	0.00	4.86	0.30	4.93	90.72

Grupo *U. rogersi* y *U. chilensis*

Disimilitud promedio = 96.09 %

Especies presa	<i>U. rogersi</i>	<i>N. vermiculatus</i>	Disimilitud promedio	DE disimilitud	% Contribución	% Acumulado
	Abundancia promedio (ind/muestra)	Abundancia promedio (ind/muestra)				
<i>Coifmaniella johnsoni</i>	0.06	0.18	15.17	0.69	15.79	15.79
<i>Leptocheila serratorbita</i>	0.09	0.12	11.85	0.63	12.33	28.12
Eunicidae	0.01	0.11	10.65	0.60	11.09	39.21
<i>Litopenaeus</i> sp.	0.29	0.00	10.55	0.43	10.98	50.19
<i>Rimapenaeus</i> sp.	0.26	0.01	10.12	0.42	10.53	60.72
Ophichthidae	0.13	0.00	8.96	0.42	9.32	70.04
Onuphidae	0.00	0.11	8.47	0.48	8.81	78.85
Solenoceridae	0.06	0.00	4.89	0.31	5.08	83.94
Larva megalopa	0.05	0.00	4.26	0.29	4.43	88.37
<i>Squilla hancocki</i>	0.06	0.00	3.80	0.27	3.95	92.33

Hábitos alimentarios de tres especies de rayas del golfo de Tehuantepec

Grupo *N. vermiculatus* y *U. chilensis*

Disimilitud promedio = 85.33 %

Especies presa	<i>U. rogersi</i>	<i>N. vermiculatus</i>	Disimilitud promedio	DE disimilitud	% Contribución	% Acumulado
	Abundancia promedio (ind/muestra)	Abundancia promedio (ind/muestra)				
Onuphidae	0.14	0.11	20.77	0.87	24.34	24.34
Eunicidae	0.11	0.11	19.79	0.92	23.20	47.54
<i>Coifmanniella johnsoni</i>	0.00	0.18	15.97	0.68	18.72	66.26
Nereidae	0.09	0.03	12.20	0.59	14.29	80.55
<i>Leptocheila serratorbita</i>	0.00	0.12	9.49	0.56	11.12	91.67

ANEXO B

Contribución de los ítems a la disimilitud de las dietas por periodo del día (diurno y nocturno) de acuerdo al análisis SIMPER.

Narcine vermiculatus

Grupos diurno y nocturno

Disimilitud promedio = 82.90 %

Especies presa	Diurno	Nocturno	Disimilitud promedio	DE disimilitud	% Contribución	% Acumulado
	Abundancia promedio (ind/muestra)	Abundancia promedio (ind/muestra)				
Onuphidae	0.17	0.09	23.61	0.95	28.48	28.48
Nereidae	0.07	0.13	22.58	0.87	27.23	55.72
Eunicidae	0.13	0.05	22.11	1.03	26.67	82.39
Ophichthidae	0.00	0.09	9.29	0.50	11.20	93.59

Urotrygon chilensis

Grupos diurno y nocturno

Disimilitud promedio = 86.73 %

Especies presa	Diurno	Nocturno	Disimilitud promedio	DE disimilitud	% Contribución	% Acumulado
	Abundancia promedio (ind/muestra)	Abundancia promedio (ind/muestra)				
<i>Coifmanniella johnsoni</i>	0.03	0.23	22.26	0.87	25.66	25.66
Eunicidae	0.18	0.08	22.14	0.94	25.53	51.20
Onuphidae	0.07	0.12	17.08	0.74	19.7	70.89
<i>Leptocheila serratorbita</i>	0.00	0.16	13.38	0.69	15.43	86.32
Nereidae	0.05	0.03	7.27	0.47	8.38	94.70