



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



ECOMORFOLOGÍA DEL APARATO MANDIBULAR DE PECES BATOIDEOS

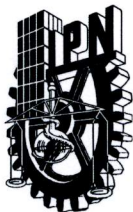
TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

Biól. Mar. JESSICA ADRIANA NAVARRO GONZÁLEZ

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2011



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 08 del mes de Noviembre del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"ECOMORFOLOGÍA DEL APARATO MANDIBULAR DE PECES BATOIDEOS"

Presentada por el alumno:

NAVARRO

Apellido paterno

GONZÁLEZ

materno

JÉSSICA ADRIANA

nombre(s)

Con registro:

B	0	9	1	3	8	2
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

DR. LEONARDO ANDRÉS ARTIJA CÁRDENAS

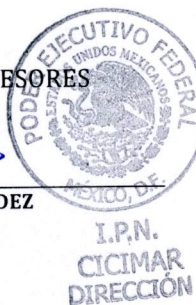
DRA. CLAUDIA JANETL HERNÁNDEZ CAMACHO

DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA

DR. XCHEL GABRIEL MORENO SÁNCHEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 22 del mes Noviembre del año 2011
el (la) que suscribe BM. JÉSSICA ADRIANA NAVARRO GONZÁLEZ alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro B091382 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOMORFOLOGÍA DEL APARATO MANDIBULAR DE PECES BATOIDEOS"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: jessicanavarro13@yahoo.com.mx - vicreshu@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

JESSICA NAVARRO
BM. JÉSSICA ADRIANA NAVARRO GONZÁLEZ

nombre y firma

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	iii
LISTA DE TABLAS	viii
LISTA DE ANEXOS	x
GLOSARIO	xi
RESUMEN	xvii
ABSTRACT	xviii
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	6
OBJETIVO GENERAL	12
OBJETIVOS PARTICULARES	12
ÁREA DE ESTUDIO	13
MATERIALES Y MÉTODOS	15
ANÁLISIS TRÓFICO	15
Composición del espectro de alimentación	16
Estrategia alimentaria	18
Amplitud del espectro alimentario	19
Similitud trófica	20
ANÁLISIS MORFOLÓGICO	20
RELACIÓN ENTRE VARIABLES Y DEPREDADORES	23
RELACIÓN ENTRE VARIABLES MORFOLÓGICAS Y TRÓFICAS	24
RESULTADOS	25
ANÁLISIS TRÓFICO	25
Composición del espectro de alimentación y estrategia alimentaria	28
<i>Rhinoptera steindachneri</i> Evermann & Jenkins, 1891	28
<i>Dasyatis dipterura</i> (Jordan & Gilbert, 1880)	32
<i>Rhinobatos glaucostigma</i> Jordan & Gilbert, 1883	35



<i>Urotrygon aspidura</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	39
<i>Urotrygon nana</i> Miyake & McEachran, 1988	42
<i>Urotrygon rogersi</i> (Jordan & Starks, 1895)	45
Amplitud del espectro alimentario	48
Similitud trófica	49
ANÁLISIS MORFOLÓGICO	51
Dentición de <i>R. steindachneri</i> Evermann & Jenkins, 1891	53
Dentición de <i>D. dipterura</i> (Jordan & Gilbert, 1880)	55
Dentición de <i>R. glaucostigma</i> Jordan & Gilbert, 1883	58
Dentición de <i>U. nana</i> Miyake & McEachran, 1988	61
Dentición de <i>U. rogersi</i> (Jordan & Starks, 1895)	63
RELACIÓN ENTRE VARIABLES TRÓFICAS Y DEPREDADORES	65
RELACIÓN ENTRE VARIABLES MORFOLÓGICAS Y DEPREDADORES	67
RELACIÓN ENTRE VARIABLES MORFOLÓGICAS Y TRÓFICAS	69
DISCUSIÓN	78
CONCLUSIONES	92
RECOMENDACIONES	93
LITERATURA CITADA	94
ANEXOS	111

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Área de estudio en la cual se muestran las estaciones en las que se llevaron a cabo las recolectas de las diferentes especies de peces batoideos. S= Sinaloa; N = Nayarit. **14**
- Figura 2.** Diagrama hipotético de la prueba de Olmstead-Tukey para las especies presas (González-Acosta, 1998). **19**
- Figura 3.** Mandíbula típica de batoideo que muestra las principales estructuras consideradas para la descripción morfológica (PC = Palatoc cuadrado; Pld = Placa dentaria; Can = Cóndilo anterior; Car = Cóndilo articular; CM = Cartílago de Meckel), así como la serie de mediciones realizadas (AM = Amplitud mandibular; ABM = Abertura mandibular; CARTD = Ancho del cartílago derecho; CARTI = Ancho del cartílago izquierdo). **21**
- Figura 4.** Esquema en el que se muestra cómo fue dividida la placa dentaria para el análisis morfológico (imagen superior), así como las mediciones realizadas a los dientes (imagen inferior derecha). **22**
- Figura 5.** Caracteres morfológicos utilizados para la descripción de los dientes. **23**
- Figura 6.** Relación de estómagos con y sin alimento, de las especies de batoideos obtenidos de la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón en Nayarit y Sinaloa, durante las temporadas 2006-2007 y 2007-2008. **25**
- Figura 7.** Porcentaje de llenado de los estómagos de seis especies de batoideos obtenidos de la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón en Nayarit y Sinaloa, durante las temporadas 2006-2007 y 2007-2008. **26**
- Figura 8.** Grado de digestión de las presas encontradas en las especies de batoideos de la zona de pesca de Nayarit y Sinaloa, obtenidas durante las temporadas 2006-2007 y 2007-2008. **26**
- Figura 9.** Diversidad media acumulada de las especies presas encontradas en los contenidos estomacales de seis especies de batoideos capturados como fauna de acompañamiento del camarón en los estados de Nayarit y Sinaloa, durante las temporadas de pesca 2006-2007 y 2007-2008. Se señala la desviación estándar (líneas verticales). **27**
- Figura 10.** Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Rhinoptera steindachneri* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa. **29**



- Figura 11.** Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Rhinoptera steindachneri* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras. **30**
- Figura 12.** Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Dasyatis dipterura* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa. **33**
- Figura 13.** Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Dasyatis dipterura* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras. **34**
- Figura 14.** Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Rhinobatos glaucostigma* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa. **36**
- Figura 15.** Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Rhinobatos glaucostigma* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras. **37**
- Figura 16.** Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Urotrygon aspidura* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa. **40**
- Figura 17.** Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Urotrygon aspidura* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras. **41**
- Figura 18.** Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Urotrygon nana* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa. **43**
- Figura 19.** Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Urotrygon nana* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras. **44**
- Figura 20.** Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Urotrygon rogersi* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa. **46**
- Figura 21.** Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Urotrygon rogersi* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras. **47**

- Figura 22.** Similitud de dietas de seis especies de batoideos con base en la información de la matriz trófica derivada de las frecuencias de aparición de las presas. I) Especies consumidoras de crustáceos; II) Especies consumidoras de crustáceos y anélidos y III) Especies consumidoras de crustáceos, moluscos, anélidos, equinodermos y peces. **50**
- Figura 23.** Similitud de dieta entre las especies de batoideos de la plataforma continental de Sinaloa y Nayarit, se muestran los grupos de organismos presa que consumen. **51**
- Figura 24.** Diente en el que se muestra la raíz (flechas rojas) en vista anterior (derecha) y posterior (izquierda), así como la base de la corona (flecha azul). **52**
- Figura 25.** Diente de *R. steindachneri* donde se muestra la raíz (flechas rojas) en vista posterior (derecha) y anterior (izquierda), así como la base de la corona (flecha azul). **52**
- Figura 26.** Mandíbula de *Rhinoptera steindachneri*. Macho (izquierda) y hembra (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha roja y los comisurales con la flecha azul. **53**
- Figura 27.** Diente sinfisial de *Rhinoptera steindachneri*. Vista anterior (izquierda), dorsal (centro) y posterior (derecha). **54**
- Figura 28.** Placa dentaria de *Rhinoptera steindachneri*; vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha), los dientes se encuentran unidos por el ligamento dental elástico (flecha azul). Se resalta la región funcional de la placa (círculo rojo). **55**
- Figura 29.** Mandíbula de un macho (superior) y una hembra (inferior) maduros de *Dasyatis dipterura* (izquierda), así como el tipo de dientes que presentan (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul. **57**
- Figura 30.** Mandíbula de un macho (superior) y una hembra (inferior) maduros de *Rhinobatos glaucostigma* (izquierda), así como el tipo de dientes (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul. **59**
- Figura 31.** Mandíbula de organismos inmaduros, macho (superior) y hembra (inferior) de *Rhinobatos glaucostigma* (izquierda), así como el tipo de dientes



(derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul. **60**

Figura 32. Mandíbula de una hembra (superior) y un macho (inferior) maduros de *Urotrygon nana* (izquierda), así como el tipo de dientes (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul. **62**

Figura 33. Dientes sinfisiales del palatoc cuadrado de organismos maduros, hembra (izquierda) y macho (derecha) de *Urotrygon nana*. **62**

Figura 34. Mandíbula de un macho (superior) y una hembra (inferior) maduros de *Urotrygon rogersi* (izquierda), así como el tipo de dientes (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul. **64**

Figura 35. Interacciones generadas entre los batoideos analizados (azul) de acuerdo con los primeros ejes del ACoP para la matriz trófica basada en la información numérica de las presas (rojo). H = Hembra; M = Macho; Anf = Anfípodos; An = Anélidos; Biv = Bivalvos; Bra = Braquiuros; Cam = Camarones; Camg = Camarones grandes; Crs = Crustáceos; Ofs = Ofiuros; Est = Estomatópodos; Esc = Escafópodos; Gast = Gasterópodos; Iso = Isópodos; Larv = Larvas; Mol = Moluscos; Nem = Nemátodos; Pez = Peces; Sip = Sipuncúlidos; Upo = Langostillas. **66**

Figura 36. Componentes principales de las variables morfológicas (rojo) analizadas en las especies de batoideos (azul). H = Hembra; M = Macho; AC = Ancho de dientes comisurales; ALC = Alto de dientes comisurales; AS = Ancho de dientes sinfisiales; ALS = Alto de dientes sinfisiales; F = Filas de dientes totales; SECM = Series de dientes del cartílago de Meckel; SEPC = Series de dientes del palatoc cuadrado; CARTD = Ancho de la parte derecha del cartílago; CARTI = Ancho de la parte izquierda del cartílago; DTS = Forma de los dientes; AM = Ancho mandibular y ABM = Abertura mandibular. **69**

Figura 37. Proyección ortogonal del ACC entre los principales grupos tróficos (%N) y las variables morfológicas de cinco especies de batoideos. H = Hembra; M = Macho; Anf = Anfípodos; An = Anélidos; Biv = Bivalvos; Bra = Braquiuros; Cam = Camarones; Camg = Camarones grandes; Crs = Crustáceos; Ofs = Ofiuros; Est = Estomatópodos; Esc = Escafópodos; Gast = Gasterópodos; Iso = Isópodos; Larv = Larvas; Mol = Moluscos; Nem =

Nemátodos; Pez = Peces; Sip = Sipuncúlidos; Upo = Langostillas del género *Upogebia*; AC = Ancho de dientes comisurales; ALC = Alto de dientes comisurales; AS = Ancho de dientes sinfisiales; ALS = Alto de dientes sinfisiales; F = Filas de dientes totales; SECM = Series de dientes del cartílago de Meckel; SEPC = Series de dientes del palatoc cuadrado; CARTD = Ancho de la parte derecha del cartílago; CARTI = Ancho de la parte izquierda del cartílago; DTS = Forma de los dientes; AM = Ancho mandibular; ABM = Abertura mandibular.

77

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.** Estudios acerca de los hábitos alimentarios de distintas especies de batoideos. 7
- Tabla 2.** Escala empleada para la determinación del porcentaje de llenado de los estómagos. 15
- Tabla 3.** Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Rhinoptera steindachneri*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa. 30
- Tabla 4.** Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Dasyatis dipterura*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa. 34
- Tabla 5.** Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Rhinobatos glaucostigma*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa. 37
- Tabla 6.** Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Urotrygon aspidura*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa. 41
- Tabla 7.** Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Urotrygon nana*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa. 44
- Tabla 8.** Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Urotrygon rogersi*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa. 47
- Tabla 9.** Amplitud de dieta (Índice de Levins (B_i) calculada para las especies de batoideos de la zona de pesca de los estados de Sinaloa y Nayarit (G = machos, hembras e indiferenciados). Valores cercanos a cero indican una

dieta especialista, mientras que valores cercanos a uno indican una dieta generalista. **49**

Tabla 10. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *Rhinoptera steindachneri*. (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda). **53**

Tabla 11. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Rhinoptera steindachneri*. **54**

Tabla 12. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *Dasyatis dipterura*. (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda). **56**

Tabla 13. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Dasyatis dipterura*. **57**

Tabla 14. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *Rhinobatos glaucostigma*. (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda; M = Maduro; I = Inmaduro). **58**

Tabla 15. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Rhinobatos glaucostigma*. (M = Maduro; I = Inmaduro). **60**

Tabla 16. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *U. nana*. (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda). **61**

Tabla 17. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Urotrygon nana*. **63**

Tabla 18. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *Urotrygon rogersi* (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda). **63**

Tabla 19. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Urotrygon rogersi*. **65**

Tabla 20. Comparación entre las especies de batoideos analizados, de acuerdo a las características morfológicas de su estructura mandibular y de su dieta. AM = Amplitud mandibular; AbM = Abertura mandibular; R = Redondo; P = Puntia gudo; R+P = Redondo y puntia gudo; E = Especialista; PC =Palatoc cuadrado; CM = Cartílago de Meckel. **71**

LISTA DE ANEXOS

- Anexo A.-** Lista sistemática de las seis especies de rayas analizadas. **111**
- Anexo B.-** Estaciones de muestreo de los ejemplares de las especies de batoideos analizados, se muestra tanto la estación como el número de organismos capturados en cada una de ellas (números en negritas; el diámetro de los círculos indica la abundancia de especies capturadas por estación de muestreo). A = *Dasyatis dipterura*; B = *Rhinoptera steindachneri*; C = *Rhinobatos glaucostigma*; D = *Urotrygon aspidura*; E = *Urotrygon nana*; F = *Urotrygon rogersi*. **112**
- Anexo C.-** Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de los batoideos analizados. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa. **118**
- Anexo D.-** Mediciones promedio de las mandíbulas por especie y sexo. LT = Longitud total; AbM = Abertura mandibular; AM = Amplitud mandibular; I = Inmaduro; M = Maduro. **122**
- Anexo E.-** Resultados obtenidos a partir del Análisis de Componentes Principales (ACP). **122**
- Anexo F.-** Esquemas de las mandíbulas de machos de cinco especies de batoideos. **124**
- Anexo G.-** Resultados obtenidos a partir del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). **126**



GLOSARIO

Bentos: Grupo ecológico integrado por todos aquellos organismos que habitan en o sobre el sustrato (14).

Bentófago: Son los animales que tienen su fuente de sustento en el bentos (14).

Biomasa: Es el peso de la materia viva en una superficie o área determinada, se expresa en unidades de peso/superficie (12).

Bucal: Región formada por el conjunto de órganos y estructuras que se encuentran en la boca (1).

Captura objetivo: Especies o grupos de especies que son capturadas de manera principal en las pesquerías (4).

Captura incidental: Especies que son capturadas de forma casual en las pesquerías y que son retenidas (4).

Captura descartada: Es la porción de las capturas que es devuelta al mar por razones económicas, legales o personales. Este descarte puede ser de especies objetivos (descarte comercial) y/o especies incidentales (descarte no comercial) (4).

Cartílago: Tejido firme, elástico y traslúcido, formado por células redondas incluidas en una matriz de colágeno, que puede contener numerosas fibras. El esqueleto de los elasmobránquios, holocéfalos y embriones de todos los vertebrados está constituido de cartílago (1).

Cartílago de Meckel: Cartílago descrito por Meckel (1820), que forma la mandíbula inferior en los condriactos y otros peces, también es llamado cartílago mandibular o mandíbula primaria (15).

Comisura: Línea de unión entre dos órganos o de ciertas partes similares del cuerpo. (1).

Competencia: Es la interacción negativa entre organismos por recursos que son comunes y limitados. Los competidores puede ser que nunca se conozcan, pero compiten porque explotan el mismo recurso; puede también ocurrir porque los competidores interfieren directamente con las actividades del organismo, por ejemplo excluyéndolo del área de alimentación o por comportamiento agresivo (3).

Comportamiento: Es la manera de proceder que tienen los organismos en relación con su entorno. Conjunto de respuestas motoras frente a estímulos tanto internos como externos (8).

Cóndilo: Elevación articular redonda que encaja en las cavidades glenoideas de los huesos que con ella se articulan (1). Protuberancia ósea de forma redonda encontrada algunas veces al final de un gran hueso, especialmente cuando éste se articula con otros huesos (15).

Dentición: Conjunto de piezas dentarias implantadas en la cavidad bucal (1).

Demersal: Organismo que vive asociado al fondo marino, ya sea por cuestiones de alimentación, reproducción o refugio (12).

Depredador: Animal que consume otros organismos, ya sean vegetales o animales (13).

Dientes heterodontos: Dientes que presentan diferentes formas y tamaños dentro de la misma especie (15).

Dientes homodontos: Dientes que presentan formas y tamaños similares dentro de la misma especie (15).

Dimorfismo: Dentro de una misma especie. Es la existencia de dos clases de individuos en cuanto a forma o apariencia (1).

Diversidad de especies: En ecología es una medición numérica que combina el número de especies en un área con la abundancia relativa de cada una de ellas (4).

Ecología: Estudio científico de las interrelaciones que regulan la distribución y abundancia de los organismos (9).

Ecomorfología: Estudio comparativo de la influencia de las relaciones morfológicas sobre las ecológicas y el impacto evolutivo de los factores ecológicos sobre la morfología en diferentes etapas de vida, poblaciones, especies, comunidades y linajes evolutivos (11).

Ecosistema: Conjunto de diversas especies que interactúan entre sí formando comunidades y con su ambiente abiótico. Incluye todos los elementos físicos, químicos y biológicos para sostener la vida en un espacio dado. Es una comunidad biótica y su ambiente abiótico, (9).

Euhiofíllica: Tipo de suspensión mandibular presente en los peces batoideos, que se caracteriza por presentar el arco hioideo modificado, dejando a la hiomandíbula como el único medio de soporte de la mandíbula (17).

- Epifauna:** Organismos bentónicos que viven sobre la superficie del fondo marino como formas sésiles o móviles (Ej. algunos camarones, equinodermos, entre otros) (13).
- Espectro trófico:** Se entiende por espectro trófico de un organismo a la variedad en los alimentos que consumen. Éste puede ser restringido (preferencias por determinadas presas) o amplio (alta diversidad de alimento) (13).
- Especialista:** Consumo de un número reducido de recursos alimentarios (5).
- Estrategia:** Es una regla o conjunto de reglas de decisión basadas genéticamente que resultan en el uso de tácticas particulares (7).
- Estructura trófica:** El número total de los niveles de alimentación (productores primarios, herbívoros y carnívoros) hacia los cuales la energía es transferida (12).
- Etología:** Disciplina biológica que estudia el origen y evolución de la conducta animal en su ambiente natural (8).
- Generalista:** Consumo de un espectro amplio de recursos alimentarios (5).
- Gremio trófico:** Grupos de especies que explotan la misma clase de recursos alimentarios de manera similar (16).
- Grupo funcional:** Grupos de especies que tienen un papel semejante en el funcionamiento del ecosistema o respuestas similares a factores ambientales (6).
- Hábitat:** El hábitat de un organismo es el conjunto de factores ambientales, bióticos y abióticos, que podrían interaccionar con éste. El hábitat no es específico de un determinado organismo, si no que hace referencia a unas condiciones generales bajo las cuales pueden convivir un determinado número de seres vivos (10).
- Hábitos alimentarios:** Tipos de presas de las cuales se alimenta un organismo (gerking).
- Infaua:** Organismos bentónicos que cavan en el sustrato o construyen tubos y refugios bajo el sedimento (13).
- Intraespecífico:** Interacción dentro de un grupo de organismos conspecíficos (misma especie) (3)
- Interespecífico:** Interacción dentro de un grupo de organismos heterospecíficos (especies diferentes) (3)

Mandíbula: Estructura que lleva implantados los dientes, compuesta por varios cartílagos en el caso de los elasmobranquios (1). En peces cartilaginosos, forma un arco completo compuesto de dos barras superiores (cartílago palatoc cuadrado), las cuales unidas por la sínfisis maxilar forman la mandíbula superior o maxila; mientras que las dos barras inferiores (cartílago de Meckel) están fusionadas a la sínfisis mandibular y forman la mandíbula inferior (15).

Morfología: Estudio de la forma de los organismos, la forma misma del organismo o parte de él (1).

Oportunista: Estrategia de alimentación que se presenta cuando no se observa un patrón definido de especialización o generalización hacia las presas (2).

Palatoc cuadrado: Cartílago de la mandíbula superior en elasmobranquios. Nombre del segmento cartilaginoso dorsal del primer arco visceral, el cual forma parte del esplanocráneo o branquiocráneo, que en peces primitivos se relaciona íntimamente con el neurocráneo y forma la base de la mandíbula superior (1).

Raíz: Punto de origen de un órgano (1).

Red de arrastre: Arte de pesca en el cual una gran red de forma cónica se arrastra por el fondo marino en la búsqueda de peces u otros organismos de vida marina (4).

Riqueza de especies: Número de especies en un área (13).

Sínfisis: Conjunto de partes orgánicas que asegura la unión de determinados huesos entre sí. Línea de fusión de dos huesos originalmente separados (1). Punto de contacto entre la mandíbula derecha e izquierda (15).

Sustrato: Es la superficie sobre la que se apoyan o desplazan los organismos y que les brinda soporte, abrigo y alimento (12).

Tácticas: (Incluye comportamientos) perseguir una estrategia. Las tácticas pueden ser fijas o flexibles y pueden depender de las condiciones del individuo o del ambiente (incluyendo depredador y presa) (7).

Trófico: Relativo a la alimentación (14).

LITERATURA CONSULTADA PARA EL GLOSARIO

1. Álvarez del Villar, J., S. Álvarez & T. Álvarez-Castañeda. 2007. *Diccionario de anatomía comparada de vertebrados*. Instituto Politécnico Nacional. México. 252p.
2. Amundsen, P. A., H. M. Gabler & F. J. Staldvik. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *J. Fish Biol.*, 48: 607-614.
3. Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper. 2006. *Ecology, from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. Australia. 738p.
4. Buschmann, A. & C. Astudillo. 2004. Pesca de Arrastre: Arrasando la vida marina. *Rev. Oceana* .Chile.
5. Gerking, S. D. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press. U. S. A. 416p.
6. Gitay, H. & I. R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them? En: Smith, T. M., H. H. Shugart & F. I. Woodward (Ed.) *Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 3-19 p.
7. Heithaus, M. R. 2004. Fish communities of seagrass meadows and associated habitats in Shark Bay, Western Australia. *Bull. Mar. Sci.*, 75: 79-99.
8. Krebs, J. R. & N. B. Davies. 1978. *Behavioural Ecology: an Evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9. Krebs, C. J. 1985. *Ecología, estudio de la distribución y abundancia*. Harla. México. 753p.
10. Linde-Medina, M. 2006. *Adaptaciones, exaptaciones y el estudio de la forma*. Tesis de Doctorado. Universidad de las Islas Baleares. Palma.
11. Luczkovich, J. J., S. F. Norton & R. G. Gilmore. 1995. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environ. Biol. Fishes.*, 44: 79–95.
12. Margalef, R. 1980. *Ecología*. Omega, S. A. Barcelona. 951p.
13. Odum, E. P. 1985. *Fundamentos de Ecología*. Interamericana. México. 422p.
14. Oliver, S. R. 1971. *Elementos de Ecología*. Hemisferio Sur. Argentina. 174p.
15. Rojo, A. L. 1991. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press. U.S.A. 273p.

16. Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher.
Ecol. Monogr., 37: 317-350.
17. Wilga, C. & P. Motta. 1998. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish
Rhinobatos lentiginosus: modulation of kinematic and motor activity. *J. Exp. Biol.*, 201: 3167-3184.

RESUMEN

La amplia variedad de hábitos y estrategias alimentarias en los batoideos, se refleja en su diversidad morfológica. La principal relación entre la morfología y la dieta está dada por el tamaño del organismo, forma, tamaño de la boca y dentición. Sin embargo, pocos estudios han analizado dicha relación, por lo que el objetivo de este trabajo fue describir las variaciones existentes entre la morfología mandibular y las preferencias alimentarias de seis especies de batoideos (*Dasyatis dipterura*, n = 14; *Rhinobatos glaucostigma*, n = 89; *Rhinoptera steindachneri*, n = 90; *Urotrygon aspidura*, n = 21; *Urotrygon nana* n = 24 y *Urotrygon rogersi*, n = 42). Las preferencias alimentarias se cuantificaron a través de diferentes métodos e índices a partir de la observación de los contenidos estomacales, incluyendo un análisis de similitud. De los 280 estómagos analizados, el 93.21% presentaron alimento, con un total de 103 componentes alimentarios identificados. Se observaron preferencias específicas, sin embargo, de manera general los crustáceos fueron las presas más importantes en la mayoría de las especies. La descripción de la morfología del aparato mandibular de todas las especies se realizó únicamente para la temporada 2007-2008, con excepción de *U. aspidura* de la cual no se obtuvieron ejemplares. El análisis de las placas dentarias se realizó tanto de forma cualitativa como cuantitativa, revelando un dimorfismo sexual dentario en tres de las especies analizadas: (*D. dipterura*, *R. glaucostigma* y *U. rogersi*). Los machos presentaron dientes con cúspides puntiagudas, mientras que en las hembras todas fueron lisas. En *R. steindachneri* al igual que en *U. nana* ambos sexos tienen el mismo tipo de dientes. Para analizar las variables tróficas y morfológicas, se utilizaron algunas herramientas estadísticas y técnicas de ordenación, entre éstas un análisis de correspondencia canónica (ACC). Los análisis multivariados revelaron una alta correlación entre la morfología y la dieta, donde el 82% de las diferencias en la composición de la dieta se explica por la variación en los datos morfológicos. Los resultados sugieren que las diferencias en las preferencias alimentarias se corresponden con las diferencias morfológicas, lo que ayuda a explicar la coexistencia entre estos peces cartilagosos.

ABSTRACT

Batoid wide variety of feeding strategies is reflected in the species' morphological diversity. Diet and morphology are primarily affected by a given organism's size, shape, mouth size, and dentition. Unfortunately, very few studies have examined this relationship in detail. The objective of the present study is to describe the mandibular morphology and feeding preferences of six batoid species (*Dasyatis dipterura*, n = 14; *Rhinobatos glaucostigma*, n = 89; *Rhinoptera steindachneri*, n = 90; *Urotrygon aspidura*, n = 21; *Urotrygon nana* n = 24 y *Urotrygon rogersi*, n = 42). Feeding preferences were identified based on the stomach contents of the organisms, and quantified using a variety of methods and indexes. Of the 280 stomachs analyzed, 93.21% presented food. A total of 103 feeding components were identified, and specific preferences were observed. However, crustaceans were the main prey for most specimens. Mandibular apparatus morphology was analyzed only during the 2007-2008 season, during which no *U. aspidura* specimens were obtained. Analyses of dentition were performed both qualitatively and quantitatively, revealing a dental sexual dimorphism in three species (*D. dipterura*, *R. glaucostigma* and *U. rogersi*). In this case, males had teeth with pointed cusps, while those of females were round. We found no evidence of dental sexual dimorphism among *R. steindachneri* and *U. nana*. Canonical correspondence analysis (CCA) was used to analyze trophic and morphological variables. Multivariate analysis revealed a strong correlation between morphology and diet: 82% of the differences in dietary composition were explained by morphological variation. The results suggest that differences in food preferences correspond to the morphological differences, which helps explain the coexistence of these cartilaginous fishes.

INTRODUCCIÓN

Los condricios (tiburones, rayas y quimeras) son un grupo relativamente pequeño de peces cartilaginosos con aproximadamente 1,200 especies que juegan un importante papel dentro de los ecosistemas marinos, regulando a través de la depredación, la talla y dinámica de las poblaciones de sus presas. Presentan rasgos particulares de historia de vida como son: desarrollo lento, maduración tardía, tasas de fecundidad bajas y periodos de gestación prolongados (Hoenig & Gruber, 1990; Smith *et al.*, 1998; Compagno, 2001; Fowler *et al.*, 2005; Cailliet *et al.*, 2005). Por lo que, en general, tienen una recuperación lenta frente a la pérdida de hábitat y degradación ambiental, al igual que a la sobreexplotación pesquera (directa o indirecta), principalmente cuando ésta se enfoca a la captura de individuos juveniles (Holden, 1974; Cailliet & Bedford, 1983; Compagno, 1990; Lucifora, 2003; Fowler *et al.*, 2005).

Los batoideos (rayas, guitarras, pez sierra, torpedos y rayas eléctricas) son el grupo más diverso de los elasmobranquios, con alrededor de 534 especies (56% de todas las especies) agrupadas en 17 familias, las cuales presentan formas corporales modificadas y especializadas (Nelson, 2006; Ebert & Bizarro, 2007). Dentro del Pacífico centro-oriental, se han registrado 42 especies, agrupadas en 11 familias y 20 géneros, 32 de las cuales se encuentran en el Golfo de California (McEachran & Notarbartolo di Sciara, 1995).

La amplia variedad de hábitos y estrategias alimentarias que caracterizan a estas especies de peces, se reflejan en su diversidad morfológica y estilos de vida (Lucifora, 2003). La mayoría son depredadores que ocupan los niveles tróficos superiores dentro de las comunidades bentónicas y como tales tienen importantes efectos sobre ellas (Cortés, 1999; Ward & Myers, 2005), ya sea de manera directa (consumo de organismos) o indirecta (invasión de hábitat) como el caso de la especie *Myliobatis californica*, que para alimentarse forma hoyos de cuatro metros de longitud y 20 cm de profundidad en el sustrato (Karl & Obrebski, 1976; Smith & Merriner, 1985; Peterson *et al.*, 2001).

Debido a su estrecha relación con el fondo marino y una pesca poco dirigida sobre ellos, la mayoría de los batoideos son capturados como fauna de acompañamiento de otras pesquerías; sin embargo, son descartados debido a que no tienen ningún valor comercial, como en el caso de la pesca camaronera,

en la que se emplean principalmente redes de arrastre (Fischer *et al.*, 1995) las cuales provocan cambios en el sustrato y en la estructura de la comunidad bentónica (Kaiser & Spencer, 1994; Groenewold & Fonds, 2000).

Las rayas al igual que los tiburones son consideradas especies de alto valor ecológico debido a su función como depredadores (Stevens *et al.*, 2000; Wheterbee & Cortés, 2004; Myers *et al.*, 2007). La alimentación influye en el estado de salud de los organismos, por lo que los estudios acerca de este tema son importantes debido a que a través de estos se pueden conocer algunas relaciones a nivel inter e intraespecífico como la depredación y competencia por el alimento. Además, permiten conocer el tipo y cantidad de alimento que se consume, así como la frecuencia, el tiempo y el lugar donde se obtiene, lo que ayuda a conocer la conducta alimentaria de las especies en relación a sus hábitos, así como las causas de su distribución y movimientos (Daan, 1973; Kotrschal & Thomson, 1986; Ben-Eliahu & Golani, 1990; Cortés, 1999; Wallace & Fletcher, 2001; Wilga *et al.*, 2007).

Varios autores han propuesto que la depredación es uno de los principales mecanismos que permite entender la organización por niveles tróficos y cadenas alimentarias, lo que a su vez puede propiciar la competencia intra e interespecífica. Esto se da cuando ocurre un traslapo trófico en un sentido espacio-temporal y los recursos son limitados, definiendo la diversidad y abundancia de especies que cohabitan, influyendo en la estructura de la comunidad (Colwell & Futuyma, 1971; Krebs, 1978).

Por lo general, los batoideos, como muchos otros organismos explotan distintos hábitats (segregación espacial), lo cual aunado a las diferencias en el comportamiento de alimentación y la disponibilidad de presas, representan los factores que permiten la coexistencia de especies simpátricas mediante la repartición adecuada de recursos. Lo anterior facilita la interacción de un gran número de organismos debido a que se reduce la intensidad de competencia por la disminución de presas compartidas (McEachran *et al.*, 1976; Wetherbee & Cortés, 2004; Mabrugaña & Gilberto, 2007; Allesina & Pascual, 2008). Para poder coexistir las especies deben presentar diferencias en sus requerimientos ecológicos para evitar la exclusión competitiva (Pianka, 1974; Schoener, 1983; Ross, 1986) y, por lo tanto, generar adaptaciones morfológicas y etológicas para

la explotación diferencial de los recursos (Wainwright & Barton, 1995; Ward *et al.*, 2005).

Estas adaptaciones morfológicas, asociadas al uso de los recursos alimentarios, han sido analizadas a partir de la ecomorfología (Wainwright & Richard, 1995; Luczkovich *et al.*, 1995); disciplina que trata de explicar la relación entre el diseño funcional de los organismos y su ambiente (ecología), específicamente cuantificar el desempeño de los organismos a partir de la evaluación de la habilidad para capturar a sus presas y escapar de los depredadores (Wainwright, 1991; 1994; Collar & Wainwright, 2006). La ecomorfología es una disciplina comparativa, su enfoque central es el estudio de la interacción de la diversidad morfológica y ecológica entre los organismos, tanto en el presente como en el tiempo evolutivo (Motta & Kotrschal, 1992). Los estudios de ecomorfología en peces, analizan de modo principal la asociación entre los patrones morfológicos (forma del pez) y los patrones de uso de los recursos disponibles (Wainwright, 1988; Winemiller, 1991; Motta *et al.*, 1995).

La ecomorfología refleja la influencia del ambiente en los organismos a través de la evolución por selección natural y deriva génica, además permite inferir las características del hábitat y el tipo de alimentación dependiendo de las características propias del organismo; por ejemplo: la boca en posición ventral que se relaciona con la alimentación béntica, como es el caso de la mayoría de los batoideos (Gatz, 1979a). Diversos estudios acerca de los hábitos alimentarios de estos peces, han documentado la gran variedad de mecanismos de alimentación que poseen estos grupos a pesar de su aparente simplicidad morfológica (Wilga, 2002; Motta, 2004). Estos mecanismos de alimentación se ven modificados dependiendo principalmente de características tales como el tamaño del organismo y la anatomía del sistema alimentario. La variación morfológica de éste último, se refleja principalmente en el tipo de dentición, fuerza y abertura de la mandíbula, en relación con la talla de las presas (Wootton, 1990; Winemiller, 1991; Gerking, 1994; Wainwright & Richard, 1995; Cruz-Escalona *et al.* 2005; Ward *et al.*, 2005). Otra característica está en función del desempeño del depredador, el cual determina su dieta con base en el tipo de presas que es capaz de encontrar y manipular (Osenberg & Mittelbach, 1989; Wainwright & Richard, 1995; Hernández & Motta, 1996a). De tal forma que la morfología, puede

determinar la habilidad de los organismos para alimentarse, al reducir el espectro de presas potenciales (tipos y tamaños) que pueden capturar, consumir y posteriormente digerir (Wainwright & Richard, 1995; Wennhage & Pihl, 2002).

A diferencia de los tiburones, en los que el palatoc cuadrado (mandíbula superior) está sujeto directamente al neurocráneo. En las rayas éste no está articulado, además el complejo basihial y ceratohial están desconectados y separados ventralmente de la hiomandíbula, así como adheridos al primer arco branquial (Summers, 2000; Dean & Motta, 2004a). La suspensión mandibular que poseen es la euhioistílica, que se caracteriza por presentar el arco hioideo modificado, dejando a la hiomandíbula como el único medio de soporte de la mandíbula (Wainwright & Lauder, 1986; Wilga & Motta, 1998; Wilga *et al.* 2001; Wilga, 2002; Dean & Motta, 2004a).

Todos los batoideos presentan articulaciones sinfisiales tanto en el palatoc cuadrado (mandíbula superior) como en el cartílago de Meckel (mandíbula inferior), estas articulaciones en algunas especies de la superfamilia Myliobatoidea están fusionadas (Compagno, 1999). La posición del arco mandibular varía de anterior para los tiburones, a ventral en los batoideos, de tal manera que la musculatura del cráneo, del arco hioideo (constrictores ventrales profundos) y mandibular (abductor mandibular, elevador palatoc cuadrado, espiracularis, preorbitales, constrictores ventrales y elevador mandibular) son más complejos en estos últimos (Compagno, 1977; McEachran *et al.*, 1996).

El tipo de dentición es típicamente homodonta o uniforme en cuanto a la forma y tamaño de los dientes, sin embargo existen especies heterodontas, que presentan dientes de diferentes formas y tamaños, las cuales se especializan en ciertos tipos de dietas (Motta, 1995; Liem *et al.*, 2001). La nomenclatura empleada para la morfología dental considera la relación forma-función, en el caso de los dientes con cúspides marcadas se les da el nombre de perforadores, mientras que los de cúspides aplanadas son los trituradores o moledores (Cappetta, 1987; Liem *et al.*, 2001). En cuanto al arreglo, se sabe que los dientes se encuentran organizados en hileras en ambos cartílagos. Los dientes en forma redonda o aplanada pueden estar arreglados en bandas o tipo mosaico; este tipo de dientes tienen diferentes funciones dependiendo del ángulo de orientación dentro de la mandíbula; la principal es la de “aplastar” presas con estructuras duras como las

conchas de los moluscos o los caparzones en los crustáceos (principalmente en miliobátidos), otra función es la de “atrapar” a las presas como en el caso de rájidos y dasiátidos (McCormick *et al.*, 1963; Motta, 1995; Kajiura & Tricas, 1996). Al igual que el resto de los elasmobranquios, las rayas son polifiodontas, es decir, presentan un continuo reemplazo de dientes a lo largo de su ciclo de vida (Moss, 1972; González-Barba, 2003).

La mayoría de los batoideos tienen la capacidad de proyectar la mandíbula para alimentarse, lo que les permite reducir la distancia hacia las presas y emplear mecanismos de succión para capturarlas; durante este proceso pueden cerrar la boca gracias a la forma del diseño craneal, que les permite reorientar los dientes para una mejor manipulación de la presa, además de poder separar y remover la arena y fragmentos de conchas (Dean & Motta, 2004b; Dean *et al.*, 2005a).

En este contexto, en el presente estudio se describe la relación que existe entre la morfología del aparato mandibular y los hábitos alimentarios de peces batoideos capturados como parte de la fauna acompañante en la pesquería de camarón que se desarrolla en la plataforma continental de los estados de Nayarit y Sinaloa. El estudio interpreta la relación morfológica con las preferencias alimentarias de los batoideos, los cuales presentan una configuración corporal promedio (comprimidos dorso-ventralmente), pero difieren en sus espectros de alimentación.

ANTECEDENTES

Debido a que la disponibilidad y la calidad del alimento influyen en la regulación de las poblaciones de peces, al afectar su abundancia, crecimiento, mortalidad y migración; en los últimos años, los estudios sobre los hábitos tróficos de los peces han adquirido relevancia (Link, 2002). Durante la década de los años 30 y hasta principios de los años 40 se realizó una gran cantidad de estudios sobre este tema.

Los peces batoideos son un grupo abundante y diverso, por lo que juegan un papel importante en las redes tróficas de las comunidades marinas asociadas a los fondos blandos, principalmente por efectos de depredación y competencia (Link *et al.*, 2002; Orlov, 2003). Sin embargo, a pesar de su importancia ecológica son pocos los estudios acerca de sus relaciones tróficas, razón por la cual a la fecha se siguen considerando como depredadores tope (Ebert *et al.*, 1991; Orlov, 1998; Link *et al.*, 2002); de manera tal, que el impacto que estos organismos ejercen en las comunidades marinas bentónicas, aún se desconoce.

Diversos estudios se han enfocado al estudio de aspectos biológicos de algunas especies de batoideos, entre los principales temas se destacan los relacionados con reproducción (Henningssen, 2000; Ebert, 2005; Bizzarro *et al.*, 2007; Ismen *et al.*, 2007), y alimentación (Capape & Zaouali, 1981; Talent, 1982; Capape & Zaouali, 1992; Abd El-Aziz *et al.*, 1993; Pedersen, 1995; Ebert & Cowley, 2003; Orlov, 2003; White *et al.*, 2004; Bizzarro y Cailliet, 2005; Basusta *et al.*, 2007; Magabraña & Giberto, 2007; Navia *et al.*, 2007; Flores-Ortega *et al.*, 2011). Dentro de estos, los hábitos alimentarios, reflejan la gran variedad de estrategias de alimentación que poseen este tipo de peces (Wilga, 2002; Motta, 2004). Además, a partir de los patrones de utilización de los recursos alimenticios se ha podido determinar el uso del hábitat, la conducta de la especie, y su dinámica de población, para así poder inferir cómo cambios en sus tamaños poblacionales pueden afectar las poblaciones de sus presas y sus competidores (Snelson *et al.*, 1984; Sala & Ballesteros, 1997; Schmitz, 2003)

Otros estudios sobre aspectos tróficos hacen mención de la gran riqueza de especies presa que pueden ser consumidas por estos peces, considerados la mayoría como depredadores bentónicos generalistas que consumen una amplia

variedad de organismos presa tanto de la infauna como de la epifauna, además se destaca el aporte de los crustáceos, anélidos, moluscos e incluso peces, como es el caso de las especies de rayas que se refieren en la tabla 1:

Tabla 1. Estudios acerca de los hábitos alimentarios de distintas especies de batoides.

Especie	Resultados	Referencia
<i>Rhinoptera bonasus</i>	El principal componente alimentario de esta especie es la almeja <i>Mya arenaria</i> , y <i>Macoma balthica</i> .	Smith & Merriner, 1985
<i>Raja radiata</i>	Las rayas menores a 19 cm se alimentan principalmente de copépodos, gamáridos, misidáceos y poliquetos, mientras que las rayas mayores a 20 cm se alimentan de camarones (<i>Pandalus boreales</i>) y peces, principalmente <i>Sebastes</i> spp.	Anker, 1995
<i>Urotrygon microphthalmum</i>	Se alimenta principalmente de crustáceos misidáceos y en menor proporción de cumáceos, poliquetos, anfípodos, gasterópodos heterópodos, larvas de braquiuros, entre otros.	Almeida et al., 2000
<i>Urobatis halleri</i>	Sus presas principales son los invertebrados bentónicos, tales como <i>Eurysquilla veleronis</i> , <i>Meiosquilla swetti</i> y <i>Processa peruviana</i> .	Valadez-González, et al., 2001
<i>Dasyatis pastinaca</i>	Se alimenta principalmente de crustáceos y modifica sus hábitos	Ismen, 2003

	alimenticios conforme crece.	
<i>Raja clavata</i>	Incide preferentemente sobre peces, camarones decápodos, poliquetos, misidáceos, isópodos y cefalópodos.	Morato et al., 2003
<i>Rhinobatos productus,</i> <i>Dasyatis dipterura,</i> <i>Narcine entemedor,</i> <i>Gymnura marmorata,</i> <i>Rhinoptera steindachneri</i>	Sus principales componentes alimenticios son crustáceos, moluscos, anélidos y teleósteos.	Bizarro & Cailliet, 2005
<i>Dasyatis longa</i>	Se alimentan principalmente de crustáceos, siendo los estomatópodos los que mayor contribución tienen en la dieta	Bohórquez–Herrera, 2006
<i>Rhinobatos glaucostigma,</i> <i>Narcine entemedor,</i> <i>Urobatis halleri,</i> <i>Urotrygon munda</i> <i>Urotrygon rogersi</i>	Los crustáceos son sus presas preferidas, entre ellos anfípodos, decápodos, estomatópodos y portúnidos. Para <i>N. entemedor</i> los anélidos son los dominantes.	Valadez-González et al., 2006
<i>Raja binoculata,</i> <i>Raja inornata,</i> <i>Raja rhina,</i>	Se analizó la historia de vida, incluyendo la edad, el crecimiento, la reproducción y la alimentación.	Ebert & Cailliet, 2007

Bathyraja
trachura,
Bathyraja kincaidii

<i>Psammobatis</i> <i>normani</i> , <i>Psammobatis</i> <i>rudis</i>	Son especies principalmente bentófagas. Además, se observó una alta disponibilidad de presas lo que facilita su coexistencia.	Mabragaña & Gilberto, 2007
--	---	----------------------------

<i>Rhinobatos</i> <i>productus</i>	Se alimenta principalmente de crustáceos.	Downton-Hoffman, 2007
---------------------------------------	---	-----------------------

Los estudios antes referidos concluyen que los datos de los contenidos estomacales son una buena referencia para determinar los hábitos alimenticios de estas especies y que su dieta puede variar con la talla de los organismos, la disponibilidad de los recursos alimenticios, la morfología del tracto digestivo, así como por la profundidad, zona y temporada del año. De igual manera, se señala que las rayas juegan un papel determinante en los procesos de transferencia energética dentro de las cadenas alimenticias de comunidades marinas demersales.

Son pocos los estudios enfocados en medir la competencia y repartición de recursos, pero se considera que las diferencias entre las dietas, pueden estar asociadas a las proporciones de consumo de las presas y son un indicador de la repartición de recursos, lo que refleja diferencias del hábitat que ocupan y por lo tanto una disminución en la competencia (Cartamil *et al.*, 2003; Bethea *et al.*, 2004; Wetherbee & Cortés, 2004; White *et al.*, 2004; Bizzarro, 2005; Navia *et al.*, 2007; Yang, 2007; Marshall *et al.*, 2008).

Debido a la importancia de los dientes dentro de las estrategias de alimentación de los batoideos, diversos estudios se han dirigido al análisis de la dentadura, entre ellos se encuentran los orientados al dimorfismo sexual dentario (Kajimura & Tricas, 1996; Braccini & Chiaramonte, 2002; Sáez & Lamilla, 2004). En estos se menciona que en algunas especies de elasmobranquios pueden darse cambios de manera estacional relacionados con cuestiones alimentarias

(Feduccia & Slaughter, 1974); sin embargo, otros refutan esta idea y sugieren que estas diferencias están más relacionadas con aspectos reproductivos (McEachran, 1976), donde los machos maduros son los que experimentan mayores modificaciones para poder sujetar a la hembra durante la cópula. Otros trabajos manifiestan que dependiendo del tipo y número de dientes será la dieta que se presente, aunque en algunas especies se ha observado que formas similares presentan diferentes funciones como es el caso de los dientes molariformes o aplanados, los cuales en el grupo de los rájidos y dasiátidos sirven para atrapar a las presas, mientras que en los miliobatidos se usan para triturar (McCourt & Kerstitch, 1980; Winemiller, 1991; Taniuchi & Shimizu, 1993; Fugi *et al.* 2001; Cassemiro *et al.* 2003; Novakowski *et al.* 2004; Castillo-Geniz *et al.*, 2007).

En años recientes la ecomorfología ha sido empleada como una herramienta para relacionar estas variaciones morfológicas, respecto al uso de los recursos alimentarios (Wainwright & Richard, 1995; Luczkovich *et al.* 1995). La ecomorfología tiene una larga historia, cuyo inicio tuvo lugar entre 1900 y 1940 en América del Norte y Europa, en los que comparan las variaciones morfológicas con variaciones en las características ecológicas a niveles inter e intraespecíficos. Karr y James (1975) introducen el término de “*ecomorfología*” en un estudio sobre la ornitofauna de Panamá; desde entonces ha habido un interés creciente por este tema tanto por morfológicos como por ecólogos, en particular sobre la interrelación de la morfología con la ecología.

De esta manera, diversos estudios han intentado relacionar los hábitos alimentarios de distintas especies de peces con algunos aspectos de su morfología, observándose que la mayor relación entre ésta última y la dieta, está dada por características tales como el tamaño del organismo (longitud, largo y alto de la cabeza), posición, forma y tamaño (ancho y alto) de la boca, dentición, entre otras, debido a que existe un límite en el tamaño de las presas consumidas de acuerdo a la talla del depredador (Wootton, 1990; Winemiller, 1991; Gerking 1994; Wainwright & Richard, 1995; Lucifora *et al.*, 2000; Sánchez *et al.*, 2003; Cruz-Escalona *et al.*, 2005; Bohórquez-Herrera, 2009; De la Rosa- Meza, 2010; Franco-Moreno, 2011).

Estudios sobre el aparato mandibular son pocos y han tratado principalmente sobre la cinemática durante el proceso de la captura de presas, incluyendo análisis funcionales de mecanismos de alimentación y dentro de éstos ha llamado la atención la durofagia, definida como el hábito de algunos animales por consumir preferentemente presas con estructuras duras, como conchas en moluscos o caparazones en crustáceos (Gerking, 1994; Wilga & Motta, 1998; Summers, 2000; Dean & Motta, 2004a, b; Sasko *et al.*, 2006; Dean *et al.*, 2007, 2008).

OBJETIVO GENERAL

Describir la relación existente entre las variaciones morfológicas del aparato mandibular, con las preferencias alimentarias de seis especies de batoideos capturados como fauna acompañante del camarón en los estados de Sinaloa y Nayarit.

Objetivos particulares



Describir el espectro alimentario de seis especies de batoideos.



Estimar la similitud trófica entre las especies de batoideos.



Caracterizar la morfología del aparato mandibular de las especies analizadas.



Relacionar la dieta con la morfología del aparato mandibular.

ÁREA DE ESTUDIO

Las capturas de las diferentes especies de rayas empleadas para el presente estudio, se llevaron a cabo en la plataforma continental de Sinaloa y Nayarit entre los 23° 12' latitud Norte - 106° 30' longitud Oeste y los 21°14' 53'' latitud Norte - 105°14' 20'' longitud Oeste. Dichas localidades fueron divididas en nueve y doce estaciones, respectivamente; las cuales corresponden a la zona de pesca comercial de camarón (Fig. 1).

El estado de Sinaloa se ubica en la región Noroeste del país, entre los paralelos 27° 7' y 22° 20' N y los meridianos 105° 22' y 109° 30' O. Cuenta con 17,751 km² de plataforma continental, 656 km de litoral y 221,600 has de lagunas litorales (INEGI, 2011). Nayarit está situado al sur de Sinaloa, entre los paralelos 23° 5' y 20° 36' N y entre los meridianos 103° 43' y 105° 46' O; cuenta con un litoral de 289 km de longitud y una plataforma continental de 16,615 km², además de 904 km² de aguas estuarinas y lagunas costeras, contiene cinco ríos importantes: Acaponeta, Santiago, San Pedro, Huicicila y Ameca (Gobierno del Estado de Nayarit, 2005; INEGI, 2011).

La plataforma continental de ambas regiones está constituida principalmente por fondos de arena fangosa, con excepción de la porción ubicada entre Mazatlán y Teacapán, la cual exhibe parches rocosos y taludes de inclinación moderada a fuerte; la región sur contiene sedimentos de origen continental, donde predominan las arcillas limosas y arcillas. Las descargas fluviales juegan un papel importante en estas zonas, ya que contribuyen al aporte de sedimentos, materiales orgánicos y nutrientes (Curaray & Moore, 1963; López-Avilés, 1986; Manjarrez-Acosta, 2001).

Dentro de las condiciones climáticas encontradas en el área se puede mencionar un clima trópico-subhúmedo, en el cual se presenta una temperatura promedio anual de 25° C, con cambios de precipitación de aproximadamente 850 mm al norte en Mazatlán, Sinaloa y de 1200 mm en Tepic, Nayarit. Los vientos del oeste, que se generan en el océano Pacífico son los que más afectan esta región, sobre todo en los meses de invierno y primavera (Gobierno del Estado de Nayarit, 2005; INEGI, 2011).

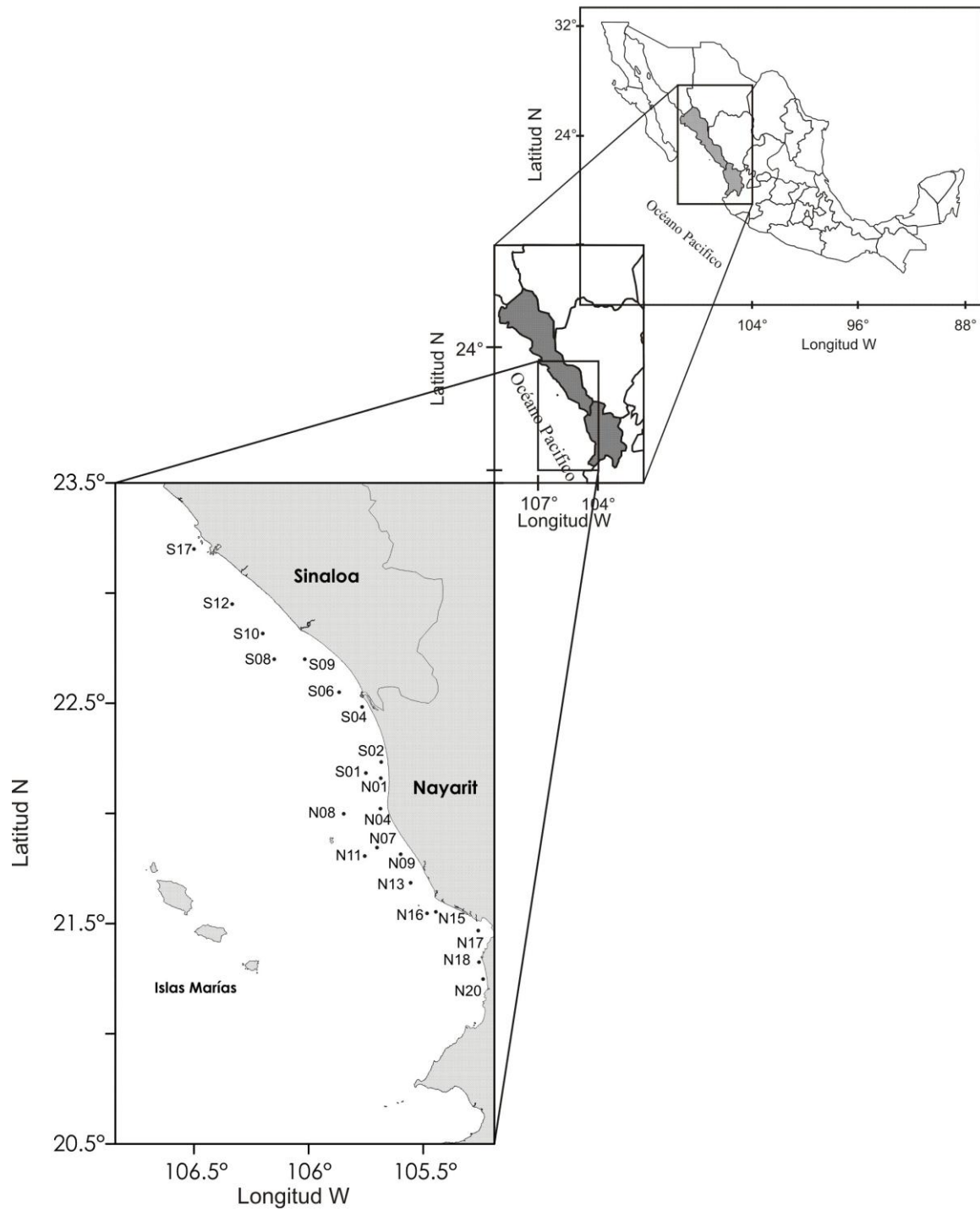


Figura 1. Área de estudio en la cual se muestran las estaciones en las que se llevaron a cabo las recolectas de las diferentes especies de peces batoideos. S = Sinaloa; N = Nayarit.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de Campo

Las muestras fueron obtenidas como parte de la fauna de acompañamiento del camarón, a partir de una serie de arrastres realizados en las zonas de pesca comercial dentro de la plataforma continental de los estados de Sinaloa y Nayarit, durante las temporadas de pesca de camarón efectuadas durante septiembre de 2006 a marzo de 2007 y de septiembre de 2007 a marzo de 2008. Los arrastres fueron realizados como parte de las estrategias de muestreo de los proyectos “Patrones espacio-temporales y diversidad funcional en las comunidades demersales de Nayarit”; “Comunidades de peces asociadas a los arrastres camaroneros como indicadores de degradación del ecosistema” e “Impacto de la pesca de arrastre de camarón sobre el ecosistema bentónico frente a las costas de Nayarit, México”. Dentro de los batoideos capturados, *Dasyatis dipterura*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Rhinoptera steindachneri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon nana* y *Urotrygon rogersi* fueron las especies más abundantes. Los ejemplares se conservaron congelados para su posterior análisis en el laboratorio.

Trabajo de Laboratorio

Análisis trófico

En el laboratorio, después de la diagnosis taxonómica de las especies a través de claves de identificación especializadas, cada organismo fue medido en su longitud total (LT) y amplitud del disco (AD). Se determinó el sexo y el estado de madurez de acuerdo con las características de la gónada y posteriormente, se extrajo el estómago estimando el grado de llenado de forma visual siendo catálogos en cinco categorías (Tabla 2).

Tabla 2. Escala empleada para la determinación del porcentaje de llenado de los estómagos.

Estado	% Llenado
Vacío	0
1	1-25
2	26-50
3	51-75
4	76-100

Dependiendo del grado de digestión (GD), las presas fueron clasificadas en cuatro grados, donde el primero considera a las presas poco digeridas, mientras que el cuarto, a las presas altamente digeridas. Una vez separados, los grupos alimentarios se identificaron, contaron y pesaron.

Trabajo de gabinete

Tamaño de muestra

Para comprobar si el tamaño de muestra fue el suficiente para la descripción de la dieta, se construyeron curvas de acumulación de presas nuevas tomando como base los criterios propuestos por Ferry & Cailliet (1996), quienes señalan que si las curvas alcanzan una asíntota, se puede asumir que el número de muestra representa adecuadamente la dieta. Se construyó una curva promedio de diversidad acumulada para aquellas especies cuyo número de presas alcanzó la asíntota, empleando el índice de Shannon-Wiener aplicado a una rutina de permutaciones desarrollada en el programa Matlab (MathWorks, 2008; Cruz-Escalona & Turren, 2002); esto con la finalidad de dar mayor robustez estadística a esta aproximación, ya que los mismos autores reconocen que la técnica puede tener un sesgo implícito.

Composición del espectro de alimentación

El análisis cuantitativo de los componentes alimentarios se realizó mediante la aplicación de los siguientes índices tróficos:

Índice de vacuidad (V)

Este índice relaciona el número de estómagos vacíos con el número total de estómagos analizados:

$$V = \frac{E_v}{N} * 100$$

en donde E_v = número de estómagos vacíos; N = número total de estómagos analizados.

Porcentaje en número (%N) (Hyslop, 1980)

Relaciona el número de individuos de la presa i , entre el número total de presas de todos los estómagos con alimento:

$$\%N = \frac{N_i}{NT} * 100$$

en donde N_i = número total de individuos de cada categoría y especie de alimento; NT = número total de presas.

Porcentaje en peso (%P) (Hyslop, 1980)

Este índice relaciona el peso de todos los individuos de la presa i , con respecto al peso total de todas las presas en los estómagos con contenido alimentario:

$$\%P = \frac{P_i}{PT} * 100$$

en donde P_i = peso de una categoría de presa en la muestra; PT = peso de las diferentes categorías de presas encontradas en el total de muestras.

Frecuencia de aparición (%FA) (Hyslop, 1980)

Este índice refleja la frecuencia de aparición de cada componente alimentario, ya que relaciona el número de estómagos que presentaron la presa i , con el número de estómagos encontrados con contenido estomacal:

$$\%FA = \frac{N_i}{NT} * 100$$

en donde N_i = número de estómagos que presentaron la presa i ; NT = número de estómagos con alimento.

Índice de importancia relativa (IIR) (Pinkas et al., 1971)

Este índice fue empleado para determinar la importancia de cada tipo presa, a partir de la suma de los índices numérico y gravimétrico. Dichos índices fueron estandarizados al multiplicarlos por la frecuencia de aparición, por medio de la siguiente fórmula:

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

en donde $\%N$ = porcentaje en número; $\%P$ = porcentaje en peso; $\%FA$ = porcentaje de la frecuencia de aparición.

Porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR) (Cortés, 1997)

Índice de Importancia Relativa:

$$\%IIR = \frac{(IIR)}{\sum IIR} * 100$$

en donde IIR = índice de importancia relativa; $\sum IIR$ = sumatoria del índice de importancia relativa.

Estrategia alimentaria

Para jerarquizar la importancia de las presas en la dieta de cada especie se construyó el diagrama de Olmstead-Tukey (Sokal & Rohlf, 1981; González-Acosta, 1998), por medio del cual se analizó gráficamente la abundancia de las presas (N) en función de su frecuencia de aparición (FA). El criterio de discriminación se basa en el cálculo de la media de la frecuencia de aparición relativa para el eje de las abscisas y de la media respectiva de la sumatoria de la abundancia para el eje de las ordenadas de esta manera se distinguen cuatro cuadrantes (Fig. 2). A partir de esto se destacan cuatro tipos de presas 1) presas ocasionales, presentan abundancias mayores y frecuencias menores a sus medias respectivas, 2) presas dominantes, registran abundancias y frecuencias mayores respecto a la media aritmética, 3) constantes, presentan abundancias menores y frecuencias mayores a sus medias respectivas y 4) raras/incidentales,

presentan abundancias y frecuencias menores a ambas medias (González-Acosta, 1998; González-Acosta *et al.*, 2005).

Con este análisis, además se puede obtener una idea general de la estrategia alimentaria empleada. En la parte superior del eje horizontal se representa la estrategia en términos de especialización (nicho trófico estrecho), mientras que en la parte inferior figura en términos de generalización (nicho trófico amplio).

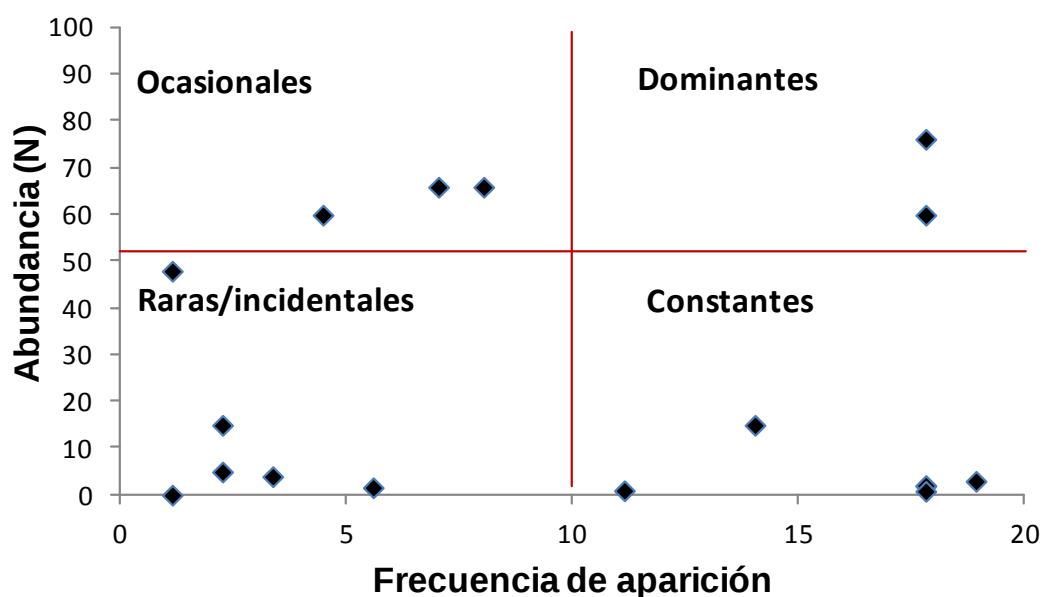


Figura 2. Diagrama hipotético de la prueba de Olmstead-Tukey para las especies presas (González-Acosta, 1998).

Amplitud del espectro alimentario

La amplitud trófica fue determinada utilizando el índice estandarizado de Levins (Krebs, 1989):

$$B_L = \frac{1}{\sum P_i^2}$$

en donde: P_i es la proporción de la abundancia del recurso alimentario i en la dieta. B_L fue estandarizado de manera que toma valores entre 0 (menor amplitud) y 1 (mayor amplitud):

$$B_i = \frac{B_L - 1}{n - 1}$$

en donde B_L = índice de Levins; n = número de recursos alimentarios.

Similitud trófica

Se determinó la similitud trófica entre las especies mediante el índice de Bray-Curtis, a partir de la información obtenida para el peso, número y frecuencia de aparición. Para identificar la existencia de gremios tróficos y el nivel de significancia estadística de los índices de similitud calculados se usó el software BOOTCLUS (McKenna, 2003), el cual produce un remuestreo de los valores de similitud observados (1000 iteraciones) en cada una de las ramas del dendrograma. Esta distribución de valores simulados se contrastó contra el valor de similitud observado. De este modo, los valores de similitud observados, que fueron mayores al 95% de los valores simulados, se consideraron estadísticamente significativos (McKenna, 2003). El algoritmo de agrupación seleccionado fue la Unión Media no Ponderada, (UPGMA por sus siglas en inglés) que elimina los sesgos introducidos por los métodos de unión simple o completa (Krebs, 1999).

Análisis morfológico

Para llevar a cabo el análisis de las placas dentarias, se extrajeron cinco mandíbulas de cada especie por sexo (macho y hembra) y estadio de madurez (inmaduro y maduro) para la temporada de pesca 2007-2008, sin incluir a *U. aspidura*, debido a que para esta temporada no se capturaron ejemplares de esta especie. Las mandíbulas se limpiaron manualmente con ayuda de pinzas, tijeras, hipoclorito de sodio y peróxido de hidrógeno (H_2O_2), se dejaron secar a temperatura ambiente para realizar el estudio cualitativo y cuantitativo. A cada mandíbula se le tomó una serie de fotografías tratando de dejar bien representada su morfología.

La parte cuantitativa correspondió a la medición de la abertura de la mandíbula, del ancho y largo del cartílago palatoc cuadrado (cartílago superior) y del cartílago de Meckel (cartílago inferior), así como al conteo de filas (línea de dientes transversales) y series (línea de dientes longitudinales) de la primera hilera funcional, a partir de la sínfisis hacia los extremos de ambos cartílagos con ayuda de un microscopio estereoscópico (Fig. 3).

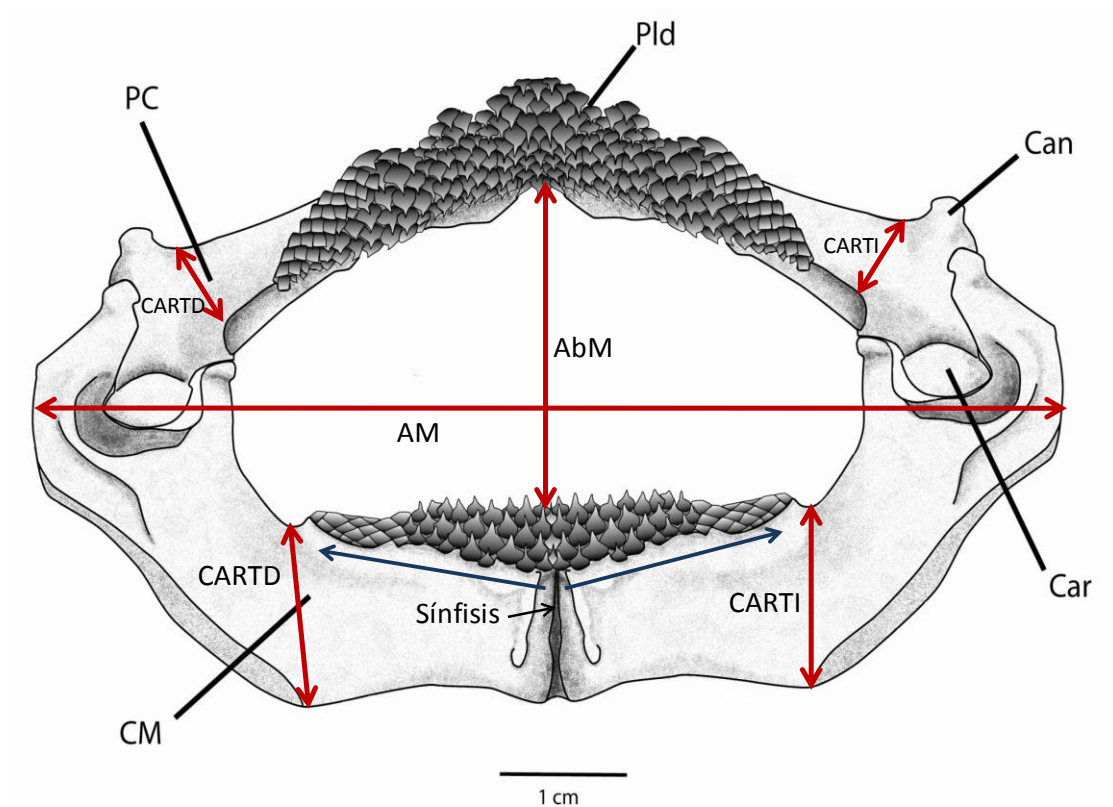


Figura 3. Mandíbula típica de batoideo que muestra las principales estructuras consideradas para la descripción morfológica (PC = Palatoc cuadrado; Pld = Placa dentaria; Can = C óndilo anterior; Car = C óndilo articular; CM = Cart ílago de Meckel), así como la serie de mediciones realizadas (AM = Amplitud mandibular; AbM = Abertura mandibular; CARTD = Ancho del cart ílago derecho; CARTI = Ancho del cart ílago izquierdo).

Para realizar la medición del ancho y alto (mm) de los dientes, se empleó el programa *Image-Pro Plus v. 6.0*, las fotografías fueron divididas en dos secciones de acuerdo a las placas dentarias (comisurales y sínfisiales) (Fig. 4), se obtuvo la media y la desviación estándar. El tamaño de los dientes se comparó entre sexos entre ambos cart ílagos (Palatoc cuadrado y Cart ílago de Meckel). Para ver si las diferencias observadas fueron estadísticamente diferentes, se empleó un análisis de varianza (ANOVA).

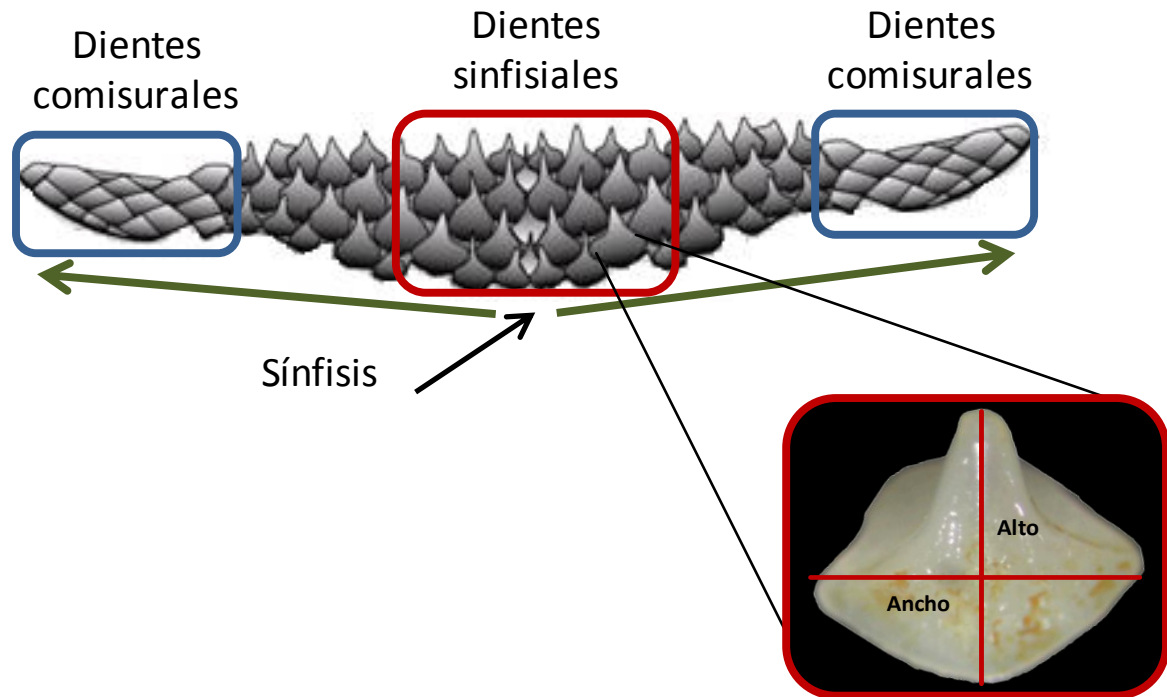


Figura 4. Esquema en el que se muestra cómo fue dividida la placa dentaria para el análisis morfológico (imagen superior), así como las mediciones realizadas a los dientes (imagen inferior derecha).

En la parte cualitativa, se describió la forma de los cartílagos y de la dentadura de acuerdo a su morfología: cúspide redonda (R), cúspide puntiaguda (P) y cúspide redonda en comisura y puntiaguda en sínfisis (R+P) (McEachran & Stehmann, 1984; Braccini & Chiaramonte, 2002); al igual que la posición y estructuras de cada diente (Fig. 5), observando la presencia de heterodoncia u homodoncia.

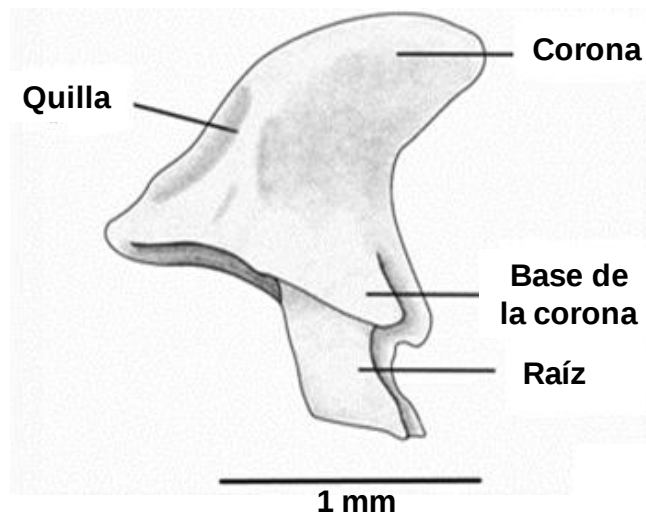


Figura 5. Caracteres morfológicos utilizados para la descripción de los dientes.

Relación entre variables (tróficas / morfológicas) y depredadores

Mediante una prueba de Mantel con 1000 permutaciones se evaluó la significancia de la correlación entre los índices tróficos, comparando las distancias euclidianas en el programa *PAST* (Paleontological Statistics, 2001). Las matrices tróficas fueron examinadas mediante un análisis de varianza multivariado (MANOVA) no paramétrico, para observar si se presentaron diferencias significativas entre las dietas de los batoideos analizados.

Posteriormente, mediante un análisis de coordenadas principales (ACoP) se determinó la interacción de las especies de rayas de acuerdo con su dieta, para esto se tomó como base la matriz de porcentaje en número (%N). Asimismo, a partir de un análisis de componentes principales (ACP), se analizó la relación entre las variables morfológicas. Ambos análisis fueron realizados en el programa *PAST* (Paleontological Statistics, 2001). Por medio de estos métodos de ordenación se logra disminuir el número de variables originales, y a partir de sus combinaciones lineales se generan ejes multidimensionales o componentes principales donde las variables recién creadas pueden explicar gran parte de la variabilidad total de los datos. Los dos análisis son equivalentes, sin embargo a diferencia del ACP, el ACoP, se basa en una función de similitud o distancia, por lo que fue empleado para los datos de dieta en los cuales se presentó una gran

cantidad de ceros, debido a que no todas las especies se alimentan de las mismas presas.

Relación entre variables morfológicas y tróficas

De manera adicional, se realizó un cuadro comparativo por sexos entre los batoideos analizados, considerando las características más representativas en cuanto a la dieta y la morfología bucal.

Finalmente, para establecer la relación entre la utilización de los recursos alimentarios y las características morfológicas, se realizó un análisis de correlación canónica (ACC). El ACC es una técnica multivariada en la que un conjunto de especies pueden ser relacionadas de manera directa a un conjunto de variables ambientales (en este caso la dieta).

RESULTADOS

Distribución y abundancia

A partir de ocho viajes de pesca efectuados en la plataforma continental de Sinaloa y Nayarit (Fig. 1) se recolectaron 280 individuos pertenecientes a seis especies de batoideos: *D. dipterura* (n = 14), *R. glaucostigma* (n = 89), *R. steindachneri* (n = 90), *U. aspidura* (n = 21), *U. nana* (n = 24), y *U. rogersi* (n = 42). Todos los especímenes fueron obtenidos en aguas costeras someras (seis a 59 m de profundidad), distribuidos en 21 estaciones de muestreo (nueve Sinaloa y 12 Nayarit), mostradas en las imágenes del Anexo B.

Análisis trófico

De los organismos recolectados, 261 (93.2%) tuvieron contenido estomacal (103 presas en total), mientras que el resto 19 (6.7%) presentaron el estómago vacío (Fig. 6). El porcentaje de llenado varió entre las especies analizadas, siendo los de categorías más altas (2, 3 y 4) las más frecuentes en todas las especies (Fig. 7).

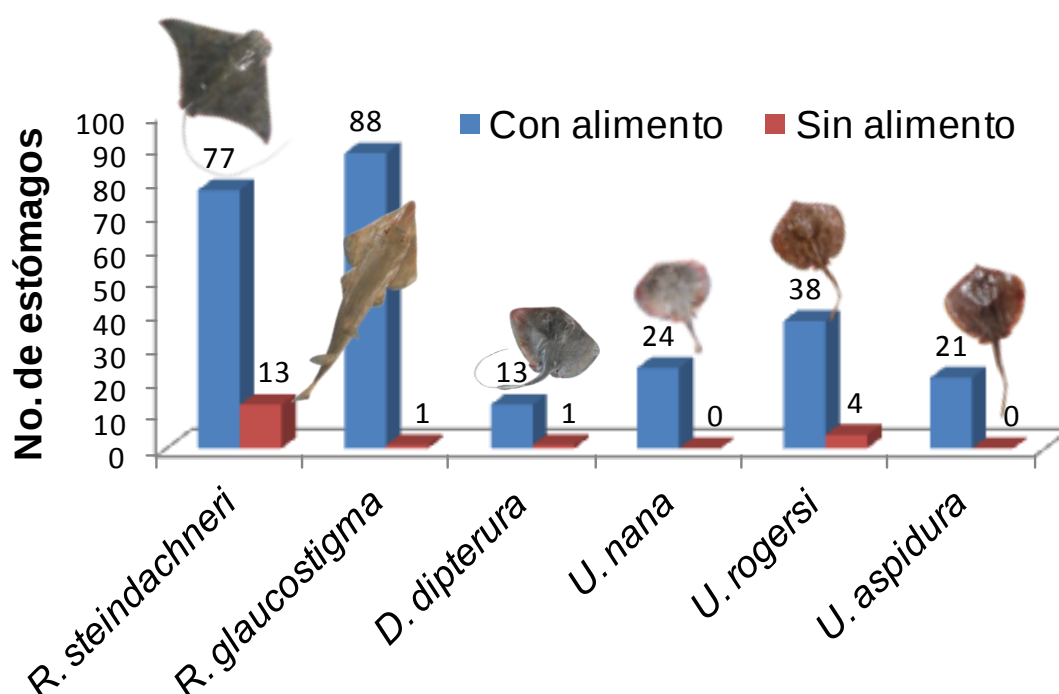


Figura 6. Relación de estómagos con y sin alimento, de las especies de batoideos obtenidos de la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón en Nayarit y Sinaloa, durante las temporadas 2006-2007 y 2007-2008.

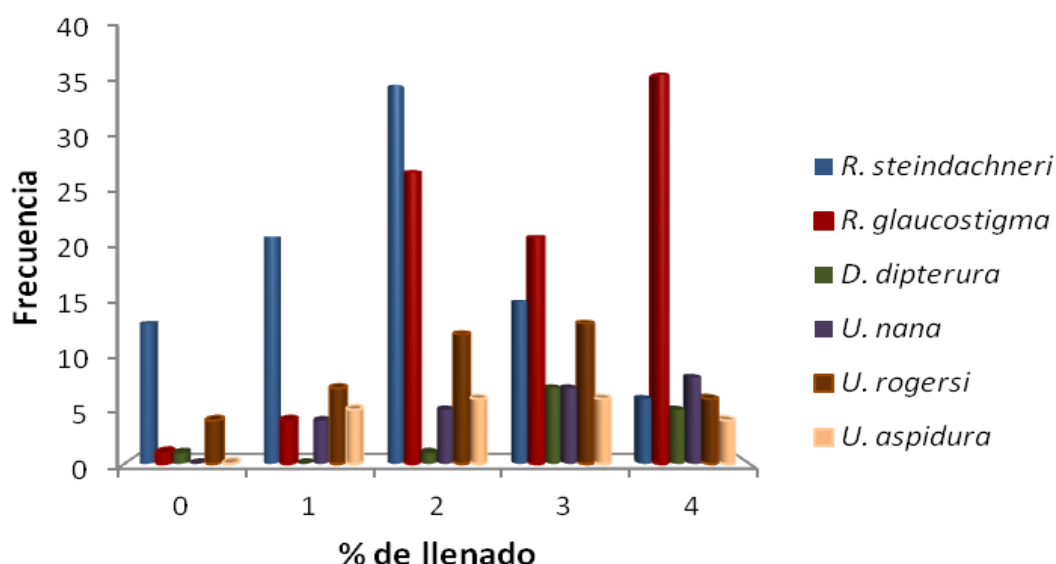


Figura 7. Porcentaje de llenado de los estómagos de seis especies de batoideos obtenidos de la fauna de acompañamiento de la pesca de camarón en Nayarit y Sinaloa, durante las temporadas 2006-2007 y 2007-2008.

La mayoría de las presas se encontraron en un grado elevado de digestión (Fig. 8). Destaca el grado de digestión (GD 4), en el que la mayoría de las presas presentaron una desgaste alto, con excepción de *R. glaucostigma* en la que se encontraron presas poco digeridas (GD 2).

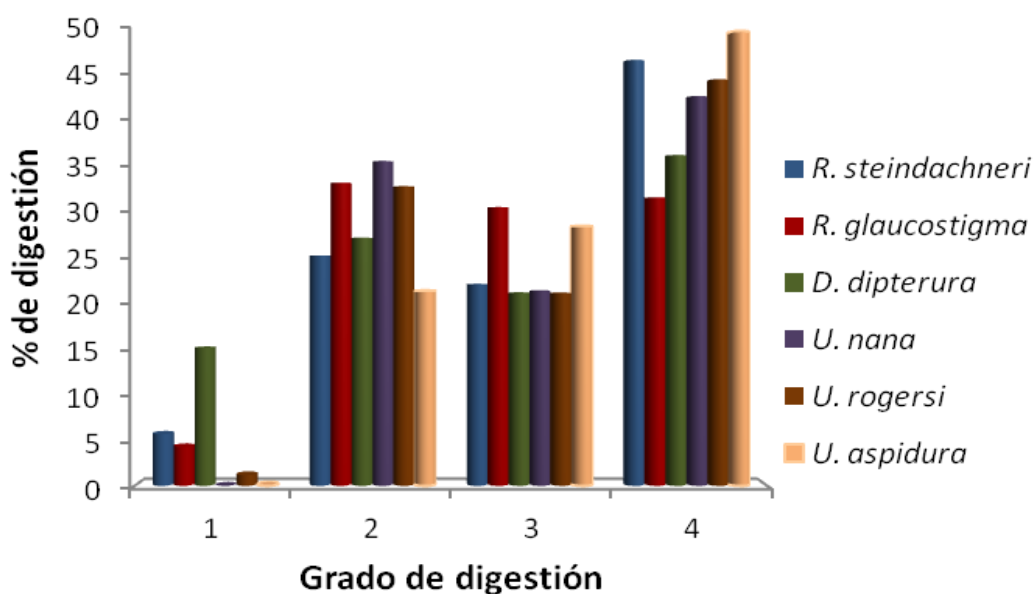


Figura 8. Grado de digestión de las presas encontradas en las especies de batoideos de la zona de pesca de Nayarit y Sinaloa, obtenidas durante las temporadas 2006-2007 y 2007-2008.

Tamaño de muestra

Con base en las curvas de diversidad acumulada de las especies presa, se determinó que para *R. steindachneri*, *R. glaucostigma* y *U. rogersi*, el tamaño de muestra es adecuado para describir la dieta en términos generales (Fig. 9). En el resto de las especies (*D. dipterura*, *U. nana* y *U. aspidura*) el tamaño de la muestra no fue suficiente.

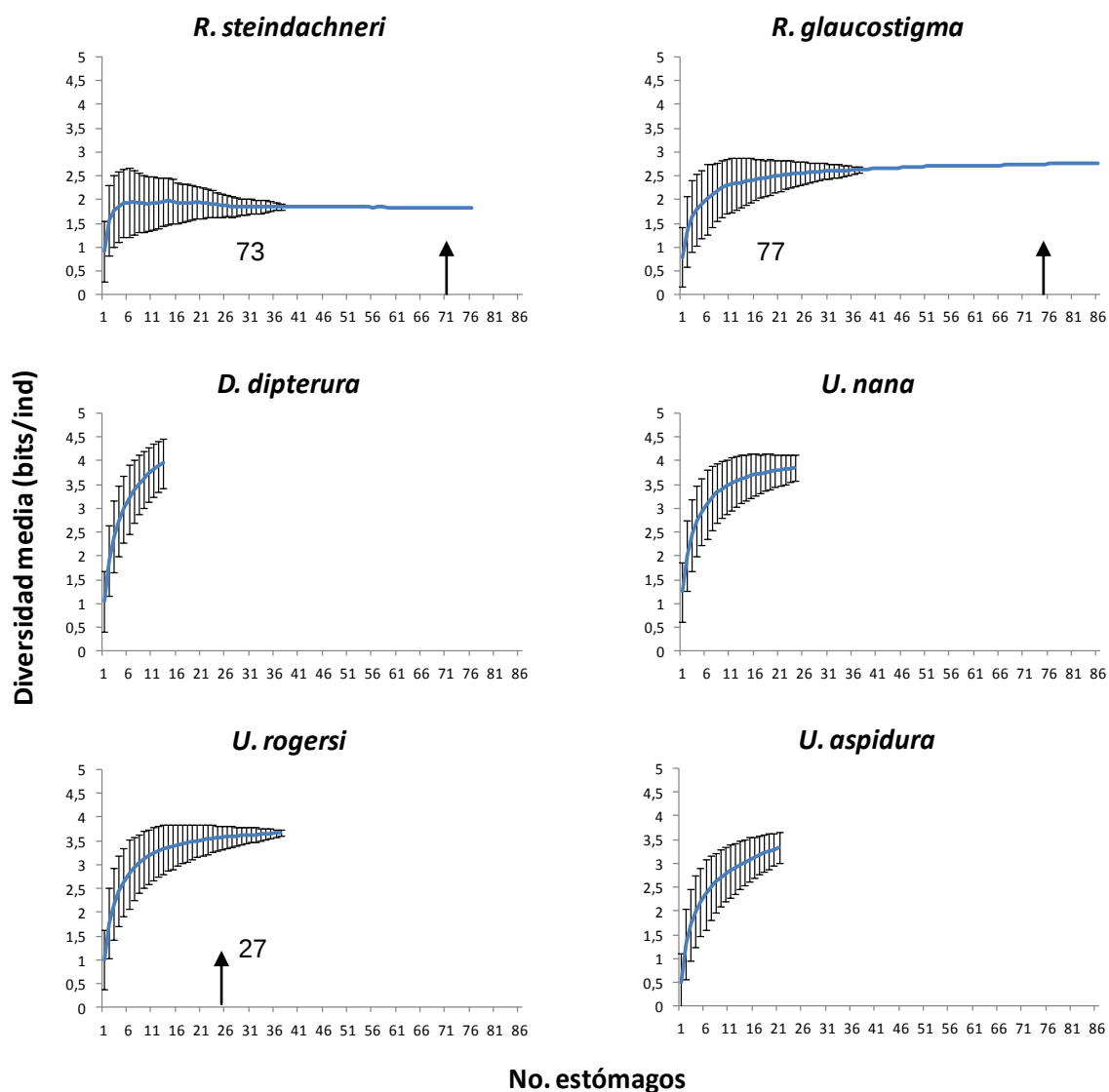


Figura 9. Diversidad media acumulada de las especies presa encontradas en los contenidos estomacales de seis especies de batoideos capturados como fauna de acompañamiento del camarón en los estados de Nayarit y Sinaloa, durante las temporadas de pesca 2006-2007 y 2007-2008, Se señala la desviación estándar (líneas verticales).

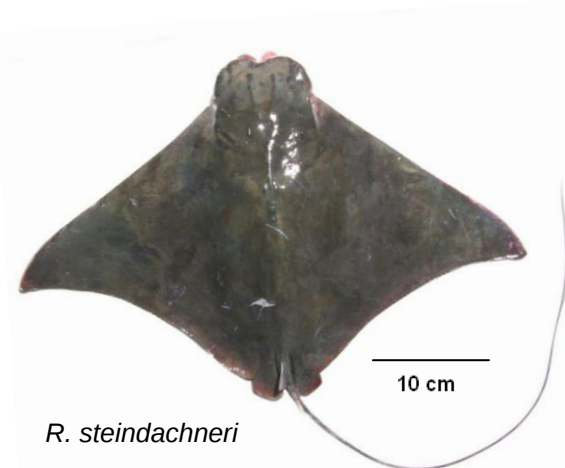
Composición del espectro de alimentación y estrategia alimentaria

Se identificaron un total de 103 componentes alimentarios pertenecientes a ocho grupos taxonómicos (crustáceos, anélidos, moluscos, equinodermos, peces óseos, nemátodos, sipuncúlidos y foraminíferos). Aunque se observaron preferencias alimentarias específicas, los crustáceos fueron las presas más importantes en la mayoría de los batoideos (Anexo C). A continuación se describe la composición de la dieta para cada especie:

***Rhinoptera steindachneri* Evermann & Jenkins, 1891**

Gavilán dorado ó chucho dorado

Los organismos de esta especie oscilaron entre los 37.4 a 83.2 cm de longitud total (LT) y 24.2 a 48 cm de amplitud de disco (AD). De los 90 estómagos analizados (24 machos, 29 hembras y 37 sexualmente idiferenciados), el 77 (85.6%) presentaron contenido y los restantes se encontraron vacíos 13 (14.4%); por lo que estos últimos no se incluyeron en análisis posteriores. Se identificaron 51 presas de las cuales *Ophionereis annulata* (Echinodermata) fue la más importante en términos del índice numérico (%N = 76.3) y gravimétrico (%P = 5.4) (ver anexo C).



En cuanto a la frecuencia de aparición, las jaibas de la familia Portunidae estuvieron presentes en 21.1% de los estómagos, seguidos de bivalvos (18.9%), gusanos anélidos, teleósteos y otros moluscos (17.8% para cada uno). El índice de importancia relativa %IIR = 22.1, destacó la importancia de *O. annulata* como el alimento dominante en la dieta (Anexo C).

En la figura 10 se muestran de manera gráfica las presas más relevantes en la dieta de *R. steindachneri*. Destacan por su abundancia, los equinodermos (*O. annulata*, especie dominante); además de moluscos (gasterópodos y bivalvos), crustáceos, anélidos y teleósteos que son consumidos de manera

constante. De acuerdo a este método gráfico, esta especie no tiende a la estrategia generalista ni a la especialista (oportunista).

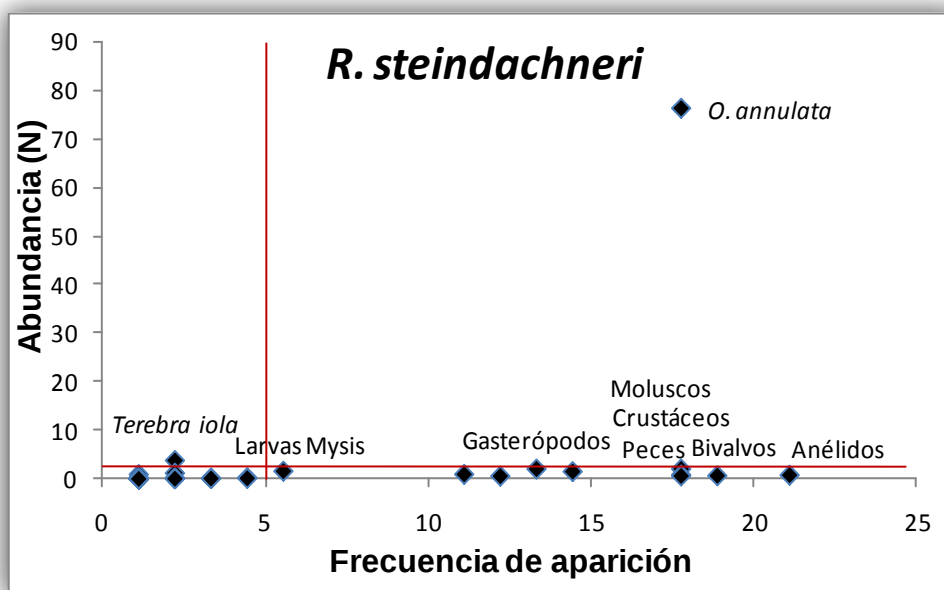


Figura 10. Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Rhinoptera steindachneri* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa.

Para analizar las preferencias alimentarias por sexo, se examinaron 24 estómagos para machos y 29 para hembras. En general las diferencias se presentaron en cuanto a las proporciones consumidas (Tabla 3). De manera particular, dentro de la dieta de los machos se destacó a los gasterópodos (%N = 29.8%, %FA = 41.7%), crustáceos (%N = 7.6%, %FA = 33.3%), gusanos anélidos (%N = 5.7%, %FA = 37.5%), bivalvos del género *Anadara* (%P = 4.4%) y ofiuros de la especie *O. annulata* (%P = 3.6%). De acuerdo al índice de importancia relativa, consumieron en mayor medida gasterópodos (%IIR = 35.5%), seguidos por crustáceos (%IIR = 7.1%), gusanos anélidos (%IIR = 6%) y moluscos (%IIR = 4.4%). Otros componentes alimentarios estuvieron presentes en bajas proporciones (Fig. 11). Para las hembras, las presas más abundantes fueron los gasterópodos de la especie *Terebra iola* (%N = 34.8 %) y los peces teleósteos (%N = 13 %, %FA = 27.6%), estos últimos al igual que los bivalvos y decápodos, fueron los más frecuentes (%FA = 20.7%); los ofiuros de la especie *O. annulata*

(%P = 3.3%) sobresalieron por su contribución respecto al peso. En cuanto al índice de importancia relativa, los peces teleósteos destacaron por su contribución (%IIR = 7.4%), seguidos de gasterópodos de la especie *T. iola* (%IIR = 4.6%), camarones (IIR = 2.2%) y larvas mysis (%IIR = 1.9%) (Fig. 11).

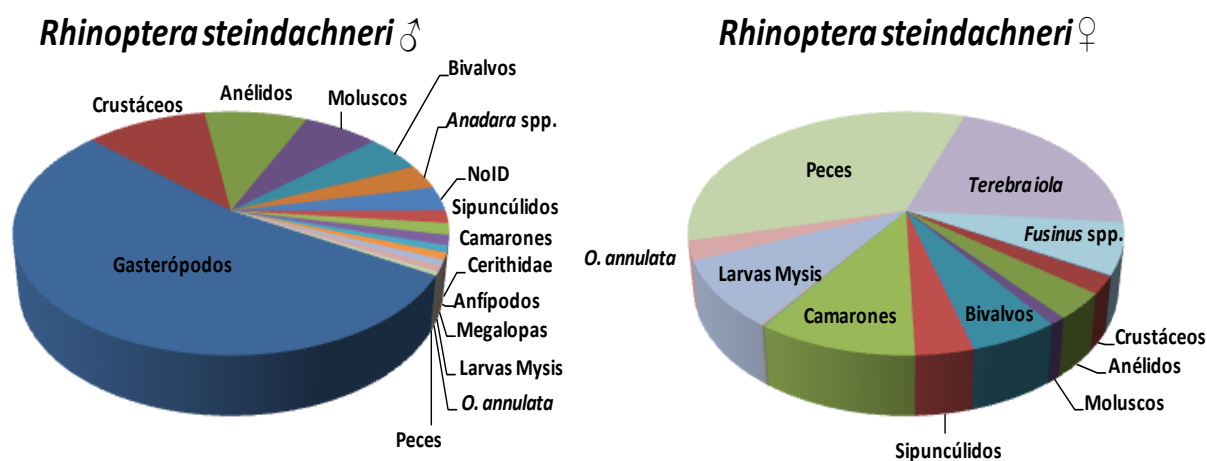


Figura 11. Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Rhinoptera steindachneri* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras.

Tabla 3. Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *R. steindachneri*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa.

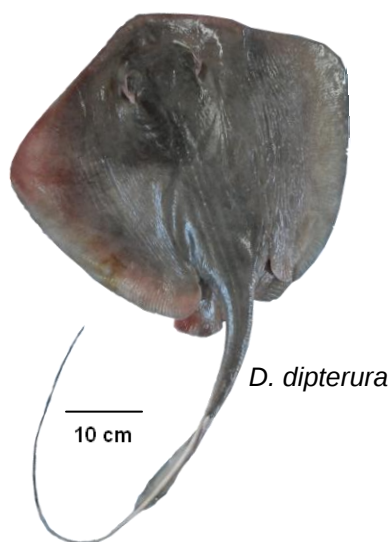
Presas	<i>Rhinoptera steindachneri</i>							
	♂				♀			
	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR
ANNELIDA	5,70	37,50	0,04	6,03	2,22	17,24	0,06	0,76
<i>Sternaspis</i>					1,48	6,90	0,00	0,20
SIPUNCULA	4,43	20,83	0,01	1,41	2,96	13,79	0,01	0,79
CRUSTACEA	7,59	33,33	0,03	7,12	1,85	13,79	0,01	0,49
Stomatopoda								
<i>Squilla</i> spp.	0,63	4,17	0,01	0,08				
Decapoda	4,43	8,33	0,00	1,04	5,19	20,69	0,24	2,16
<i>Sicyonia ingentis</i>					0,37	3,45	0,01	0,02
Ogyrididae					0,74	3,45	0,01	0,05
Processidae					1,11	3,45	0,01	0,07
<i>Ambidexter</i> spp.					0,37	3,45	0,01	0,02
Larva crustáceos								

Megalopas	2,53	8,33	0,00	0,59	0,37	3,45	0,01	0,02
Mysis	4,43	4,17	0,01	0,52	9,63	10,34	0,11	1,94
Zoea					0,37	3,45	0,01	0,02
Amphipoda	2,53	8,33	0,03	0,60	0,37	3,45	0,01	0,02
<i>Ampelisca</i> spp.					0,37	3,45	0,01	0,02
MOLLUSCA	4,43	29,17	0,97	4,41	1,11	10,34	0,00	0,22
Bivalvia	3,16	20,83	2,47	3,29	2,22	20,69	0,77	1,19
<i>Anadara</i> spp.	1,90	12,50	4,39	2,20				
<i>Nuculana</i> spp.	1,27	4,17	0,00	0,15				
Cardiidae	0,63	4,17	0,00	0,07				
<i>Tellina</i> spp.					0,37	3,45	0,00	0,02
Gastropoda	29,75	41,67	0,60	35,46	0,37	3,45	0,00	0,02
Ombigo de gasterópodo	2,53	8,33	0,03	0,30				
Bullidae	0,63	4,17	0,00	0,07				
Cancellariidae	0,63	4,17	0,00	0,07				
<i>Cancellaria microsoma</i>					0,37	3,45	0,01	0,02
Columbellidae	3,80	4,17	0,00	0,44				
<i>Fusinus</i> spp.					11,11	6,90	0,01	1,47
Nassariidae	0,63	4,17	0,00	0,07				
<i>Terebra iola</i>					34,81	6,90	0,06	4,62
Cerithiidae	3,80	8,33	0,00	0,89				
Naticidae	1,90	4,17	0,00	0,22				
Scaphopoda								
Siphonodentaliidae	1,27	4,17	0,00	0,15				
ECHINODERMATA								
Ophiuroidea					0,37	3,45	0,01	0,02
<i>Ophionereis annulata</i>	2,53	12,50	3,55	0,96	4,07	3,45	4,22	0,55
TELEOSTEI	2,53	4,17	0,01	0,30	12,96	27,59	1,01	7,40
No identificados	4,43	16,67	0,15	2,14	0,37	3,45	0,00	0,02

***Dasyatis dipterura* (Jordan & Gilbert, 1880)**

Raya diamante ó cola de látigo

De los 14 organismos capturados, 13 (92.9%) presentaron alimento. Se registraron dos machos y tres hembras; los restantes fueron sexualmente indiferenciados. Las tallas variaron entre 55.8 a 121.2 cm LT y de 23.9 a 53.2 cm AD. Se identificaron 26 componentes alimentarios, siendo los gusanos anélidos del género *Epidiopatra* los más numerosos (%N = 16.2%); el estomatópodo *Squilla bigelowi* (%N = 12.3%) y decápodos no identificados (%N = 10.1%) le siguieron en orden de abundancia. Estos últimos fueron los más frecuentes (%FA = 38.5%), seguidos por moluscos (%FA = 30.8%) y gusanos anélidos (%FA = 23.1%). Los valores más importantes de biomasa estuvieron representados por los camarones de la familia Solenoceridae (%P = 13.2%). El índice de importancia relativa (%IIR = 5.2%), destacó la importancia de los decápodos en la dieta de esta especie (Anexo C).



De acuerdo con el método gráfico de Olmstead-Tukey (Fig. 12), se observó una tendencia a la especialización, principalmente hacia especies de crustáceos y gusanos anélidos. Destacan por su dominancia los camarones, seguidos por los anélidos del género *Epidiopatra* y estomatópodos como: *S. bigelowi*, *Meiosquilla swetti* y *S. mantoidea*; así como la langostilla del género *Upogebia*. De manera esporádica se consumen anélidos del género *Diopatra* y camarones de la familia Solenoceridae (género *Ambidexter*).

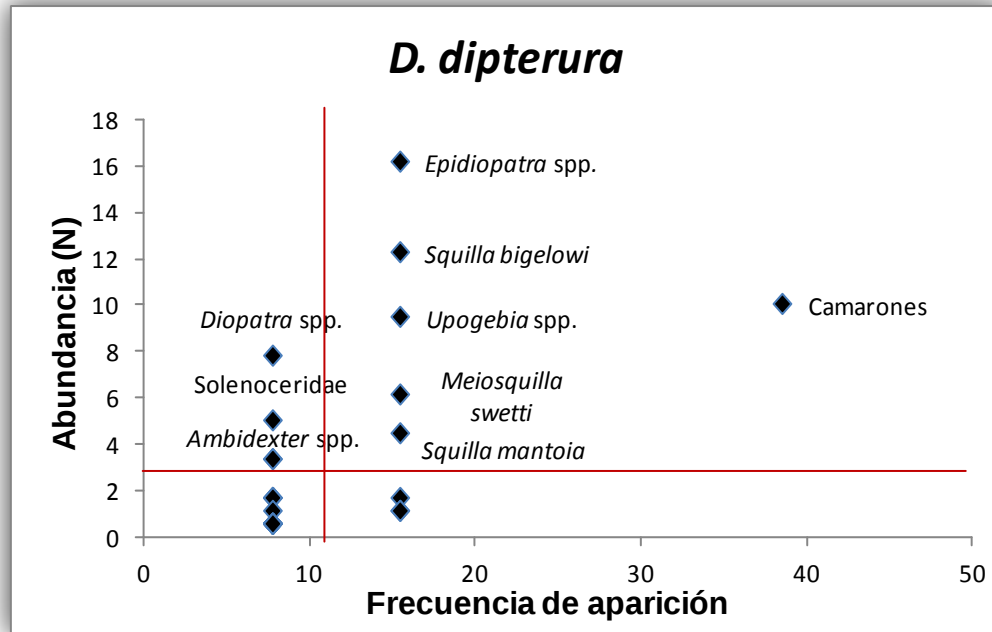


Figura 12. Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Dasyatis dipterura* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa.

Las preferencias alimentarias de *D. dipterura* variaron por sexo (Tabla 4). Los machos consumieron de manera principal camarones de la familia Solenoceridae (%N = 36%, %FA = 50 %, %P = 73.8%, %IIR = 54.9%), estomatópodos de la especie *S. mantoidea* (%N = 28%, %FA = 50 %, %IIR = 14.1%) y camarones de la familia Processidae (%N = 12%, %FA = 50 %, %IIR = 6%); además de anélidos, peces y moluscos que se encontraron con menor importancia (Fig. 13). En cuanto a la dieta de las hembras, se presentó una menor diversidad de presas, los anélidos del género *Epidiopatra* (%N = 76.3%, %FA = 66.7 %, %P = 32.4%, %IIR = 70.4%) fueron los componentes más importantes seguidos de moluscos (%N = 2.6%, %FA = 33.3 %, %P = 52.7%, %IIR = 17.9%) y estomatópodos de la especie *M. swetti* (%N = 21.1%, %FA = 33.3 %, %P = 14.9%, %IIR = 11.6%) (Fig. 13).

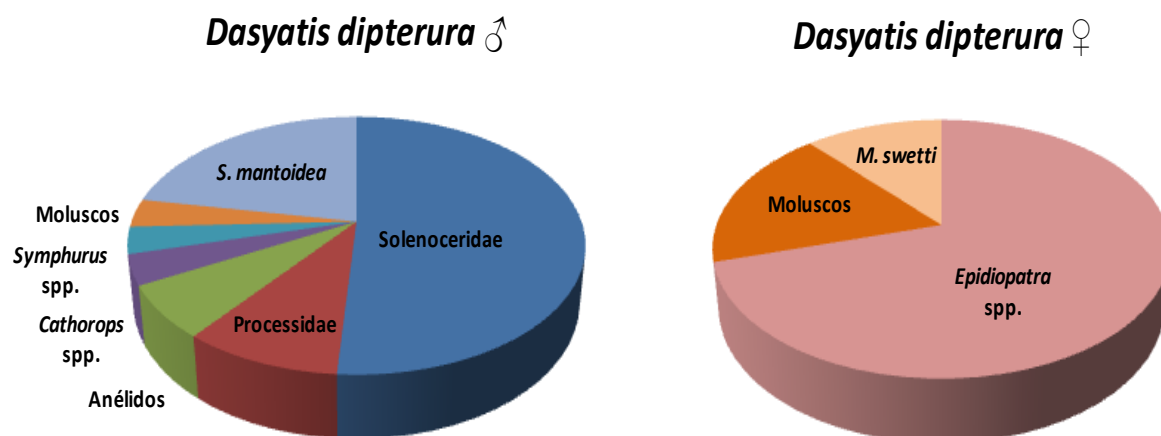


Figura 13. Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Dasyatis dipterura* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras.

Tabla 4. Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Dasyatis dipterura*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa.

Presas	<i>Dasyatis dipterura</i>							
	♂				♀			
	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR
ANNELIDA	8,00	50,00	1,02	4,51				
<i>Epiplatys</i> spp.					76,32	66,67	32,43	70,44
CRUSTACEA								
Stomatopoda								
<i>Squilla mantoidea</i>	28,00	50,00	0,25	14,13				
<i>Meiosquilla swetti</i>					21,05	33,33	14,86	11,63
Decapoda								
Solenoceridae	36,00	50,00	73,77	54,89				
Processidae	12,00	50,00	0,03	6,01				
MOLLUSCA	4,00	50,00	1,27	2,64	2,63	33,33	52,70	17,92
TELEOSTEI								
<i>Cathorops</i> spp.	4,00	50,00	2,04	3,02				
<i>Symphurus</i> spp.	4,00	50,00	0,76	2,38				

Rhinobatos glaucostigma Jordan & Gilbert, 1883

Guitarra punteada

Se identificaron 55 presas dentro de los 89 contenidos estomacales analizados (45 machos, 34 hembras y 10 sexualmente indiferenciados; Anexo C), de los cuales el 98.9% presentaron alimento. Las tallas de los organismos variaron de 19.1 a 69.8 cm

LT y de 6.9 a 24.6 cm AD.

De acuerdo con el método numérico, los anfípodos del género *Ampelisca* (%N = 59.2%), seguidos por

camarones del género *Ambidexter* (%N = 10.3%) y crustáceos decápodos (%N = 7.1%), fueron los componentes alimentarios más abundantes. Para el método gravimétrico, los camarones del género *Sicyonia* (%P = 12%), decápodos (%P = 10%) y anfópodos del género *Ampelisca* (%P = 7.3%), representaron las presas con mayor contribución en peso.



En cuanto a la frecuencia de aparición, se observó que los decápodos (%FA = 46.1%) y anfípodos (*Ampelisca* spp.) (%FA = 40.5%), se presentaron con mayor frecuencia en la mayoría de los estómagos, seguidos por crustáceos (%FA = 25.8%). Los anfípodos de género *Ampelisca* fueron la presa más importante según el índice de importancia relativa (%IIR = 52.8%), seguida por los crustáceos decápodos (%IIR = 13.94%).

El análisis gráfico de la estrategia alimentaria de *R. glaucostigma* (Fig. 14), mostró una marcada preferencia por los crustáceos. Sobresalen los anfípodos del género *Ampelisca*, que junto con otros crustáceos, entre ellos los camarones del género *Ambidexter* y *Sicyonia* fueron los más dominantes dentro de la dieta de esta especie de guitarra. Los peces se presentaron como presas frecuentes pero poco abundantes al igual que otras especies de crustáceos, por lo que la estrategia alimentaria de esta especie no puede ser calificada de generalista ni especialista (oportunista)

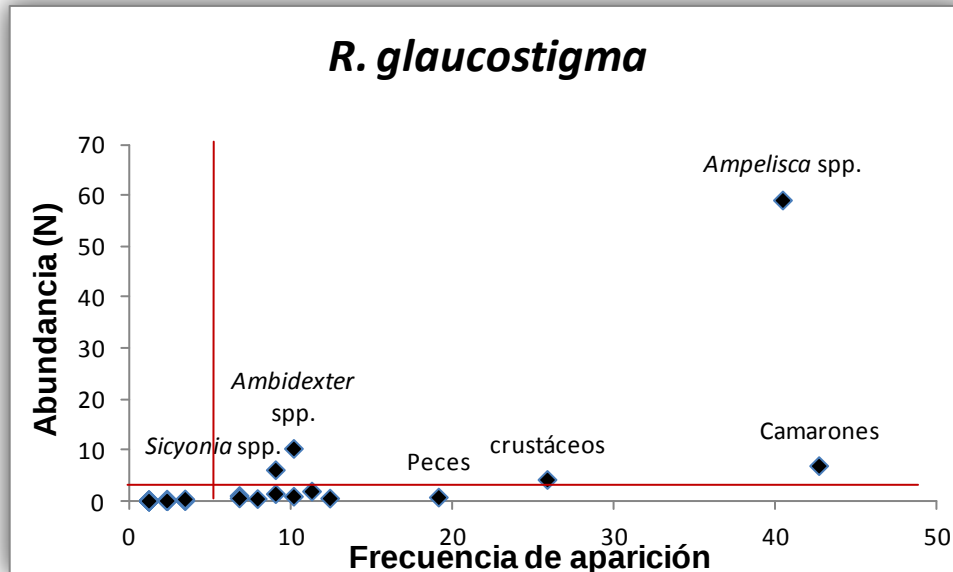
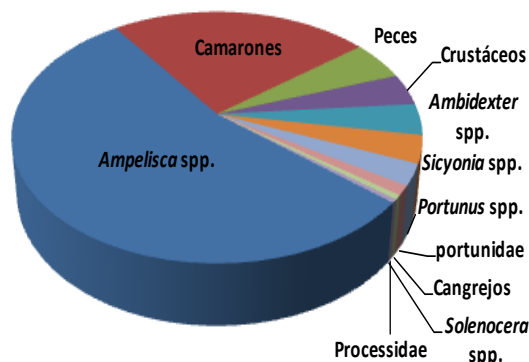


Figura 14. Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Rhinobatos glaucostigma* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa.

En lo general, no se observaron diferencias entre sexos (45 machos y 34 hembras) (Tabla 5). Los anfípodos del género *Ampelisca* fueron las presas más importantes (%N = 59.3%, %FA = 37.8 %, %P = 11.8%, %IIR = 51% machos y %N = 71.4%, %FA = 47.1 %, %P = 6.9%, %IIR = 60.3% hembras), al igual que los camarones decápodos del morfotipo I (%N = 10.1%, %FA = 57.8 %, %P = 11.8%, %IIR = 22.9% machos y %N = 4.6%, %FA = 41.2 %, %P = 12.9%, %IIR = 11.8% hembras). Las preferencias hacia el resto de las presas variaron respecto a las proporciones consumidas por ambos sexos (Fig. 15).

Rhinobatos glaucostigma ♂



Rhinobatos glaucostigma ♀

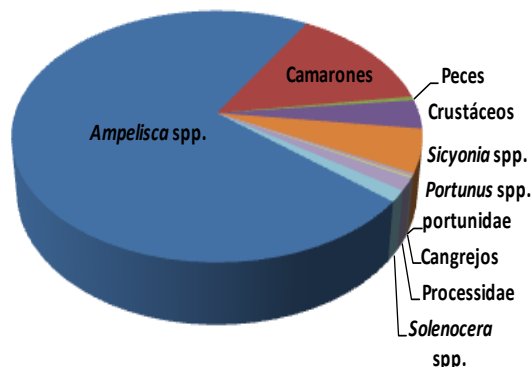


Figura 15. Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Rhinobatos glaucostigma* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras.

Tabla 5. Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Rhinobatos glaucostigma*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa.

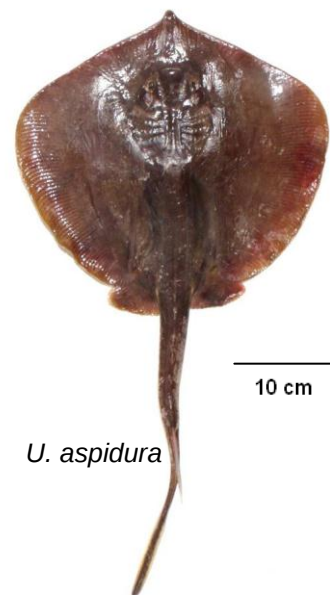
Presas	<i>Rhinobatos glaucostigma</i>							
	♂				♀			
	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR
ANNELIDA	0,08	2,22	0,03	0,00				
Onuphidae	0,15	2,22	0,03	0,01				
<i>Epidiopatra</i> spp.					0,08	2,94	0,02	0,00
CRUSTACEA (morfotipo I)	5,38	26,7	2,25	3,86	4,21	29,4	4,07	3,98
CRUSTACEA (morfotipo II)					0,08	2,94	0,02	0,00
Stomatopoda					0,08	2,94	0,02	0,00
<i>Squilla</i> spp.	0,08	2,22	0,03	0,00	0,08	2,94	0,02	0,00
<i>Squilla bigelowi</i>					0,08	2,94	0,02	0,00
<i>Squilla mantoidea</i>	0,15	2,22	0,24	0,02				
<i>Squilla tiburonensis</i>	0,08	2,22	2,71	0,12	0,15	2,94	1,12	0,06
<i>Meiosquilla swetti</i>	0,08	2,22	0,24	0,01				
<i>Meiosquilla dawsoni</i>	0,08	2,22	0,03	0,00				
Decapoda (morfotipo I)	10,1	57,8	11,8	22,9	4,6	41,2	12,9	11,8
Decapoda (morfotipo II)	0,62	2,22	0,24	0,04	0,15	2,94	0,22	0,02
Penaeidae	0,23	4,44	3,49	0,31	0,30	5,88	0,03	0,03
<i>Sicyonia</i> spp.	5,38	8,89	14,3	3,33	8,49	11,8	15,4	4,60

<i>Sicyonia picta</i>					0,08	2,94	0,67	0,04
<i>Solenocera</i> spp.	0,08	2,22	0,27	0,01	0,90	8,82	7,39	1,20
<i>Solenocera agassizii</i>	0,38	2,22	0,00	0,02	0,38	2,94	4,91	0,25
Ogyrididae	0,15	2,22	0,03	0,01				
Processidae	1,31	11,1	0,57	0,40	3,23	17,7	1,23	1,29
<i>Ambidexter</i> spp.	8,46	13,3	6,55	3,80				
<i>Processa</i> spp.	0,69	2,22	0,81	0,06				
Brachyura	0,54	11,1	1,92	0,52	0,38	11,8	4,24	0,34
<i>Cryptosoma bairdii</i>					0,08	2,94	0,02	0,00
Leucosiidae	0,08	2,22	0,24	0,01				
Majidae	0,08	2,22	0,24	0,01	0,08	2,94	0,20	0,01
<i>Aethra</i> spp.	0,23	2,22	1,08	0,06				
Portunidae	0,92	13,3	3,52	1,12	0,23	5,88	1,34	0,15
<i>Arenaeus mexicanus</i>					0,15	2,94	3,35	0,17
<i>Callinectes exasperatus</i>					0,08	2,94	0,02	0,00
<i>Portunus</i> spp.	1,62	8,89	13,5	2,55	0,38	8,82	0,67	0,15
<i>Portunus xantusii</i>	0,08	2,22	1,08	0,05				
Larva crustáceos								
Larva brachyura	0,69	8,89	0,11	0,14	1,73	5,88	0,04	0,17
Megalopas	0,46	4,44	0,27	0,06	0,45	5,88	0,40	0,08
Amphipoda								
<i>Ampelisca</i> spp.	59,3	37,8	11,8	51,0	71,4	47,1	6,9	60,3
Corophiidae	0,15	2,22	0,03	0,01				
MOLLUSCA	0,08	2,22	0,03	0,00	0,15	5,88	0,03	0,02
Bivalvia	0,08	2,22	0,24	0,01				
<i>Nuculana</i> spp.					0,15	2,94	0,02	0,01
<i>Laevicardium elatum</i>					0,08	2,94	0,02	0,00
<i>Chione</i> spp.					0,30	2,94	0,02	0,02
Gastropoda								
Turbinidae					0,08	2,94	0,02	0,00
Olividae					0,08	2,94	0,02	0,00
Naticidae	0,38	2,22	0,03	0,02				
ECHINODERMATA					0,08	2,94	0,02	0,00
TELEOSTEI	1,15	22,2	10,3	4,84	0,53	17,65	0,92	0,42
No identificados					0,15	5,88	0,02	0,02

***Urotrygon aspidura* (Jordan & Gilbert, 1882)**

Raya redonda panámica

Las tallas de esta especie oscilaron entre 16 a 43.5 cm LT y de 8 a 30.7 cm AD. Se analizaron 21 estómagos (cuatro machos, ocho hembras y nueve sexualmente indiferenciados), todos presentaron alimento. Se identificaron 11 presas, dentro de las que destacaron por su abundancia los decápodos (%N = 29%), camarones de la familia Processidae (%N = 21.1%) y estomatópodos de la especie *S. bigelowi* (%N = 13.2%). Los decápodos también fueron los más frecuentes (%FA = 38.5%) y con mayor peso (%P = 63.7%), seguidos por otros crustáceos (%FA = 38.5% y %P = 28.5%). Según el índice de importancia relativa los decápodos (%IIR = 57.9%) y los crustáceos (%IIR = 26%), fueron las presas más importantes en la dieta (Anexo C).



De acuerdo al análisis gráfico de la estrategia alimentaria, para *U. aspidura* se propone una estrategia especialista, con preferencia marcada hacia los crustáceos (Fig. 16). Los camarones, en particular los de la familia Processidae fueron las presas dominantes, al igual que otros crustáceos, entre ellos el estomatópodo *S. bigelowi*. Los camarones del género *Ambidexter* y las jaibas de la familia Portunidae, se presentaron como presas incidentales o raras.

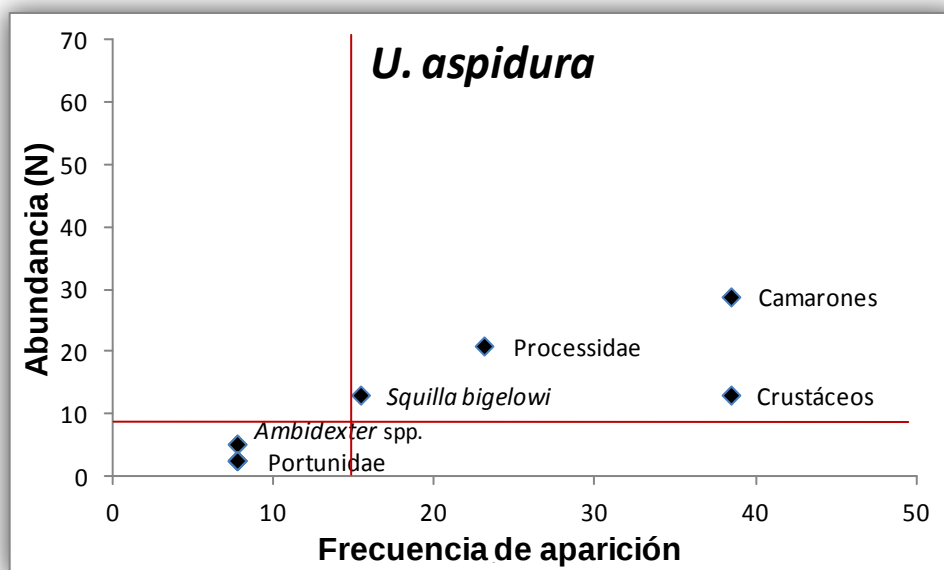


Figura 16. Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Urotrygon aspidura* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa.

Las diferencias en las preferencias alimentarias entre sexos (cuatro estómagos para machos y ocho para hembras) fueron pocas, donde destacaron por su importancia los crustáceos (Fig. 17; Tabla 6). Los machos incidieron principalmente sobre crustáceos (%N = 27.3%, %FA = 75 %, %P = 95.6%, %IIR = 79.3%), que incluyen camarones de la familia Processidae (%N = 45.5%, %FA = 25 %, %P = 3.4%, %IIR = 10.5%) y camarones (%N = 9.1%, %FA = 25 %, %P = 0.3%, %IIR = 2%). Las hembras también consumieron en su mayoría crustáceos, entre ellos camarones (%N = 29.4%, %FA = 50 %, %P = 48.2%, %IIR = 36.1%); algunos estomatópodos, dentro de los cuales la especie *S. bigelowi* fue la especie más representativa (%N = 14.7%, %FA = 25 %, %P = 4.4%, %IIR = 4.5%); después de estos, los camarones de la familia Processidae (%N = 8.8%, %FA = 25 %, %IIR = 2.1%) siguieron en orden de importancia. Los géneros *Ambidexter* y *Sycionia* se presentaron en proporciones bajas (%N = 5.9%, %FA = 13%, %IIR = 0.7%).

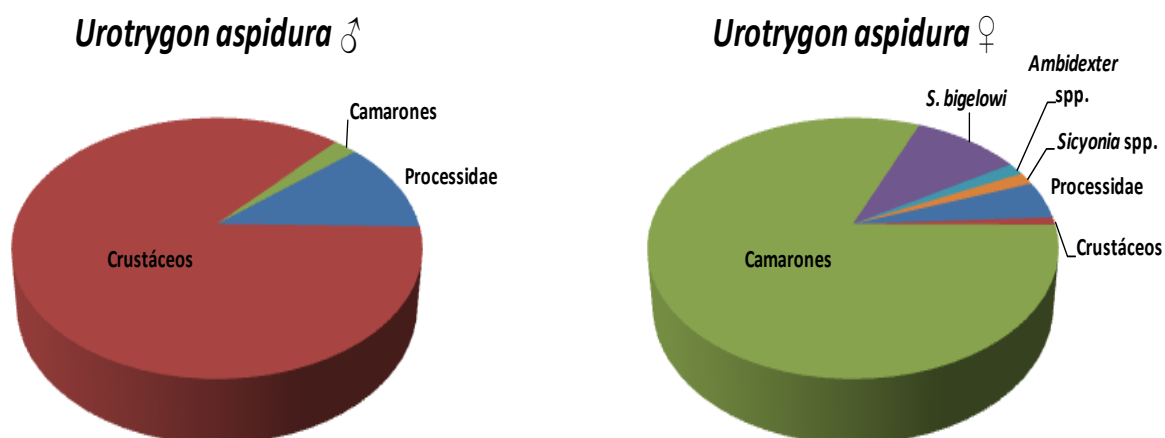


Figura 17. Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Urotrygon aspidura* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras.

Tabla 6. Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Urotrygon aspidura*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa.

Presas	<i>Urotrygon aspidura</i>							
	♂				♀			
	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR
NEMATA					2,94	12,50	0,07	0,35
CRUSTACEA	27,27	75,00	95,58	79,33	2,94	12,50	0,74	0,43
Stomatopoda								
<i>Squilla bigelowi</i>					14,71	25,00	4,44	4,45
Decapoda	9,09	25,00	0,34	2,03	29,41	50,00	48,19	36,06
<i>Sicyonia</i> spp.					5,88	12,50	0,07	0,69
<i>Solenocera mutator</i>					2,94	12,50	0,07	0,35
Processidae	45,45	25,00	3,40	10,52	8,82	25,00	0,15	2,08
<i>Ambidexter</i> spp.					5,88	12,50	0,07	0,69
Brachyura					2,94	12,50	0,07	0,35
Portunidae					2,94	12,50	0,07	0,35

Urotrygon nana Miyake & McEachran, 1988

Raya redonda enana

Se obtuvieron 24 individuos de esta especie (ocho machos, 14 hembras y dos sexualmente indiferenciados), con tallas que oscilaron de los 10.5 a 22.9 cm LT y de 6.5 a 12.8 cm AD. Todos los estómagos presentaron por lo menos una presa, identificando en total 23 grupos diferentes. Las especies de mayor abundancia y frecuencia de aparición dentro de la dieta fueron los anfípodos del género *Ampelisca* (%N = 31.5% y %FA = 45.8%), crustáceos (%N = 13.4% y %FA = 58.3%), anfípodos (%N = 11.2% y %FA = 29.2%) y gusanos anélidos (%FA = 66.7%), estos últimos fueron los más frecuentes.



Las presas encontradas con mayor biomasa fueron las langostillas del género *Upogebia* (%P = 1.4%), seguidas por bivalvos (%P = 1%) y anélidos (%P = 0.3%). Los anfípodos del género *Ampelisca* (%IIR = 14.7%), crustáceos (%IIR = 8%) y gusanos anélidos (%IIR = 6%), representaron las presas más importantes de acuerdo al índice de importancia relativa (Anexo C).

De manera general, se destacó la importancia de los crustáceos y gusanos anélidos. Los anfípodos fueron las presas dominantes y dentro de éstos, el género *Ampelisca* y aquellos de la familia Corophidae fueron los más representativos. Otros crustáceos y anélidos también figuraron como presas dominantes. Los camarones del género *Ambidexter* y las langostillas del género *Upogebia*, fueron consumidos de manera ocasional en abundancias grandes, mientras que algunos grupos de camarones fueron presas constantes dentro de la dieta. De esta manera, la estrategia alimentaria de esta especie se considera especialista.

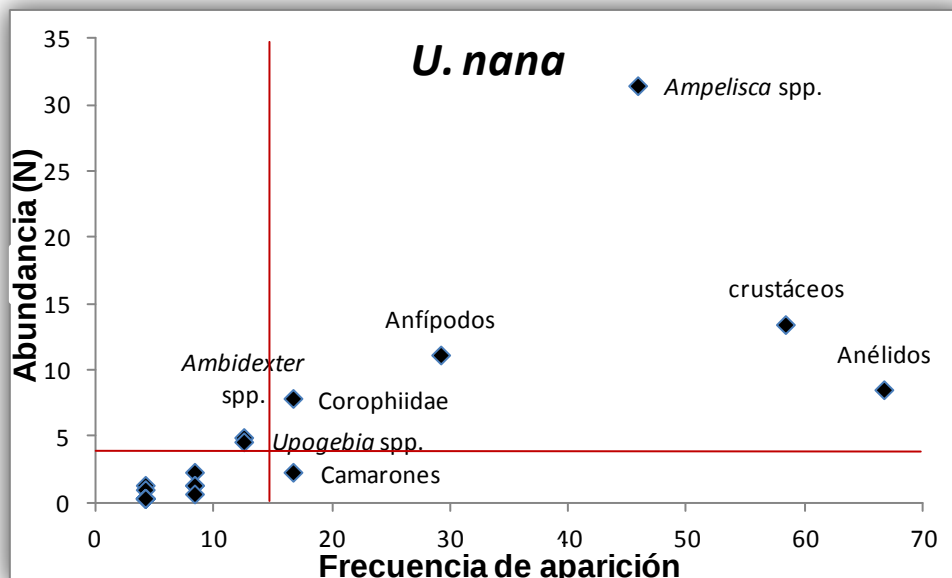


Figura 18. Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Urotrygon nana* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa.

Para analizar las preferencias alimentarias por sexo, se examinaron ocho estómagos de machos y 14 de hembras. Las diferencias observadas correspondieron a las proporciones de las presas consumidas (Tabla 7). En ambos sexos destaca el consumo de los anfípodos del género *Ampelisca* (%N = 33%, %FA = 50 %, %IIR = 18.7% machos y %N = 32.8%, %FA = 50 %, %IIR = 16.2% hembras) y otros crustáceos (%N = 20.6%, %FA = 75 %, %IIR = 17.5% machos y %N = 10.8%, %FA = 57.1 %, %IIR = 6.1% hembras). Sin embargo, los machos consumen una cantidad importante de anfípodos (%N = 25.8%, %FA = 50 %, %IIR = 14.6%) y anélidos (%N = 6.2%, %FA = 63 %, %IIR = 4.4%), además de langostillas del género *Upogebia* (%N = 2.1%, %FA = 12.5 %, %IIR = 0.3%). Respecto a las hembras, se observó una fuerte incidencia sobre los anélidos (%N = 7.7%, %FA = 64.3 %, %P = 1.24%, %IIR = 2.7%) y anfípodos de la familia Corophiidae (%N = 11.3%, %FA = 21.4 %, %IIR = 2.4%). El resto de las presas tuvo menor importancia dentro de la dieta de esta especie (Fig. 19).

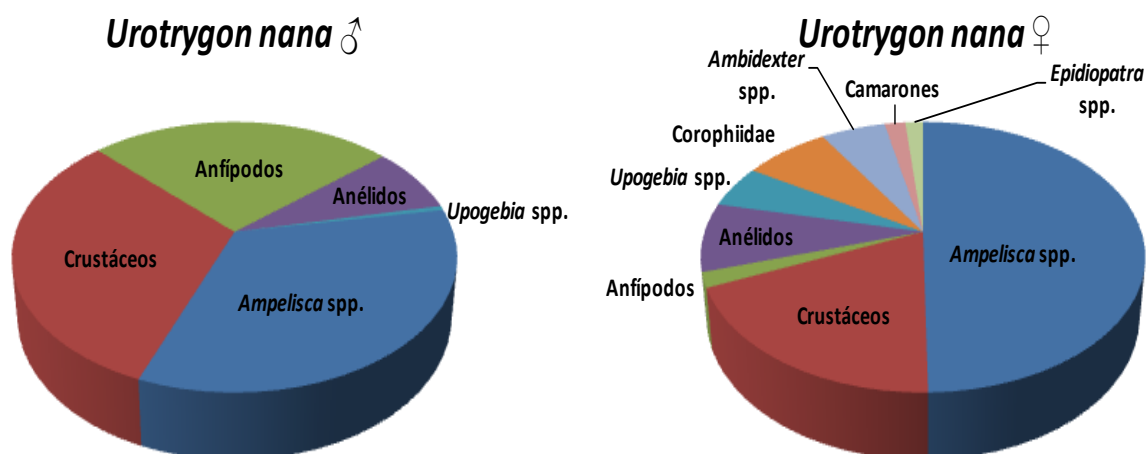


Figura 19. Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Urotrygon nana* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras.

Tabla 7. Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Urotrygon nana*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa.

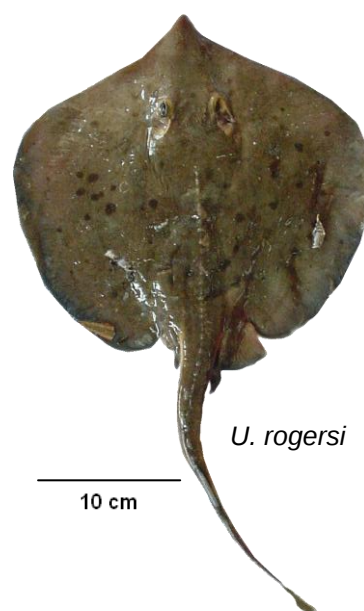
Presas	<i>Urotrygon nana</i>							
	♂				♀			
	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR
ANNELIDA	6,19	62,50	0,03	4,39	7,69	64,29	1,24	2,68
Lumbrineridae	3,09	12,50	0,03	0,44				
<i>Epidiopatras</i> spp.					3,59	14,29	0,00	0,50
Capitellidae					0,51	7,14	0,08	0,04
CRUSTACEA	20,62	75,00	0,03	17,50	10,77	57,14	0,17	6,13
Decapoda					2,56	21,43	0,25	0,59
Solenoceridae					2,05	7,14	0,08	0,15
Ogyrididae					1,03	14,29	0,16	0,17
Processidae	3,09	12,50	0,03	0,44	0,51	7,14	0,08	0,04
<i>Ambidexter</i> spp.					7,69	21,43	0,99	1,82
<i>Upogebia</i> spp.	2,06	12,50	0,03	0,29	6,15	14,29	5,77	1,67
Brachyura					1,54	7,14	0,08	0,11
<i>Euphyllax dovii</i>					0,51	7,14	0,08	0,04
Larva crustáceos					0,51	7,14	0,08	0,04
Megalopas	1,03	12,50	0,03	0,15				
Isopoda					0,51	7,14	0,08	0,04

Amphipoda	25,77	50,00	0,00	14,57	4,10	14,29	0,08	0,59
<i>Ampelisca</i> spp.	32,99	50,00	0,03	18,66	32,82	50,00	0,25	16,21
Corophiidae					11,28	21,43	0,25	2,42
MOLLUSCA					0,51	7,14	0,08	0,04
Bivalvia	1,03	12,50	1,27	0,33				
Gastropoda								
<i>Sinum debile</i>					0,51	7,14	0,08	0,04
No id	1,03	12,50	0,00	0,15				

***Urotrygon rogersi* (Jordan & Starks, 1895)**

Raya redonda espinosa

De los 42 estómagos analizados (cinco machos, 27 hembras y 10 sexualmente indiferenciados), 38 (90.5%) presentaron alimento; los organismos oscilaron entre los 30.9 a 41.2 cm LT y de 17 a 25.1 cm AD. Se identificaron 29 presas dentro de las que destacaron los anfípodos del género *Ampelisca* como los más abundantes (%N = 24%), seguidos por gusanos anélidos del género *Diopatra* (%N = 16.2%) y de la familia Onuphidae (%N = 13.1%). Estos últimos sobresalieron por su frecuencia de aparición y biomasa (%FA = 26.2% y %P = 2.9%); los anfípodos del género *Ampelisca* (%FA = 23.8%) y otros anélidos (%FA = 19.1%) también fueron frecuentes. De acuerdo al índice de importancia relativa las presas más importantes fueron los anfípodos *Ampelisca* spp. (%IIR = 5.8%), gusanos de la familia Onuphidae (%IIR = 4.2%) y del género *Diopatra* (%IIR = 2.7%) (Anexo C).



En la figura 20, se muestran de manera gráfica las presas más relevantes en la dieta de *U. rogersi*. Las presas dominantes fueron los anfípodos *Ampelisca* spp., anélidos de la familia Onuphidae y del género *Diopatra*, camarones de la familia Processidae y larvas megalopas. De manera constante, esta especie incluyó camarones y de la familia Ogyrididae, así como anélidos de la familia

Capitellidae y anfípodos. Esto lleva a inferir que se trata de un organismo que no tiende a la estrategia especialista ni generalista (oportunista).

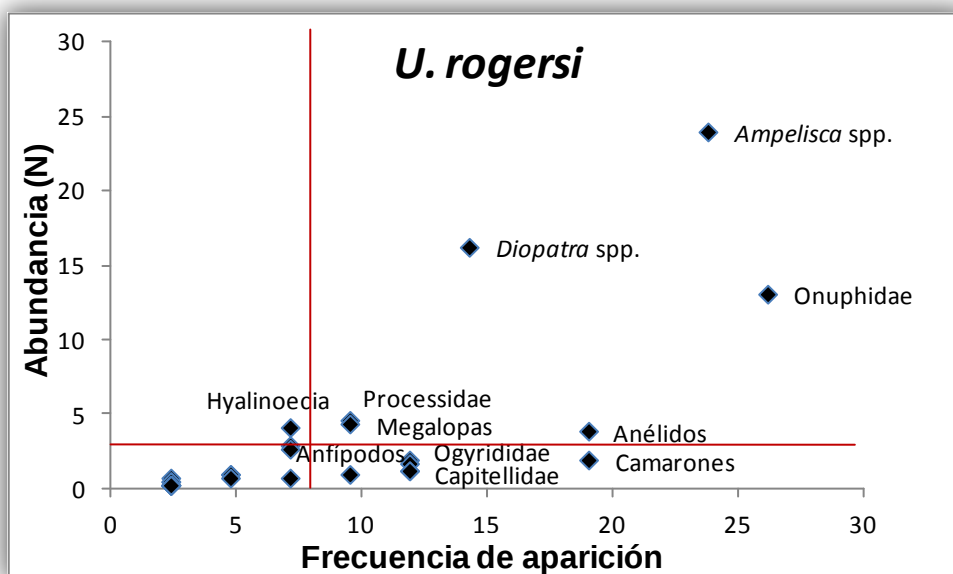


Figura 20. Diagrama de Olmstead-Tukey, en el que se muestra la contribución de las presas dentro de la dieta de *Urotrygon rogersi* en términos de su frecuencia relativa de aparición y abundancia relativa.

Al analizar la dieta de *U. rogersi* por sexo (cinco machos y 27 hembras; Tabla 8) se encontró que los machos consumen una cantidad importante de gusanos anélidos (%N = 20%, %FA = 40%, %IIR = 9.6%) y camarones del género *Sicyonia* (%N = 13.3%, %FA = 20%, %P = 24.5%, %IIR = 9.1%). También incorporaron algunos estomatópodos (%N = 13.3%, %FA = 40%, %IIR = 6.4%), que por su grado de digestión no fue posible identificar. Otros componentes alimentarios entre ellos gasterópodos de la familia Naticidae (%N = 6.7%, %FA = 20%, %IIR = 1.63%) estuvieron presentes en bajas proporciones. En cuanto a las preferencias alimentarias de las hembras, se observó que los anfípodos del género *Ampelisca* (%N = 27.3%, %FA = 25.9%, %IIR = 6.5%) fueron los más importantes, seguidos de los anélidos del género *Diopatra* (%N = 20.1%, %FA = 22.2%, %P = 3.1%, IIR = 4.7%) y de la familia Onuphidae (%N = 13.2%, %FA = 29.6%, %P = 3.5%, %IIR = 4.5%). A la dieta se incorporaron otras especies de crustáceos con contribuciones poco importantes (Fig. 21).

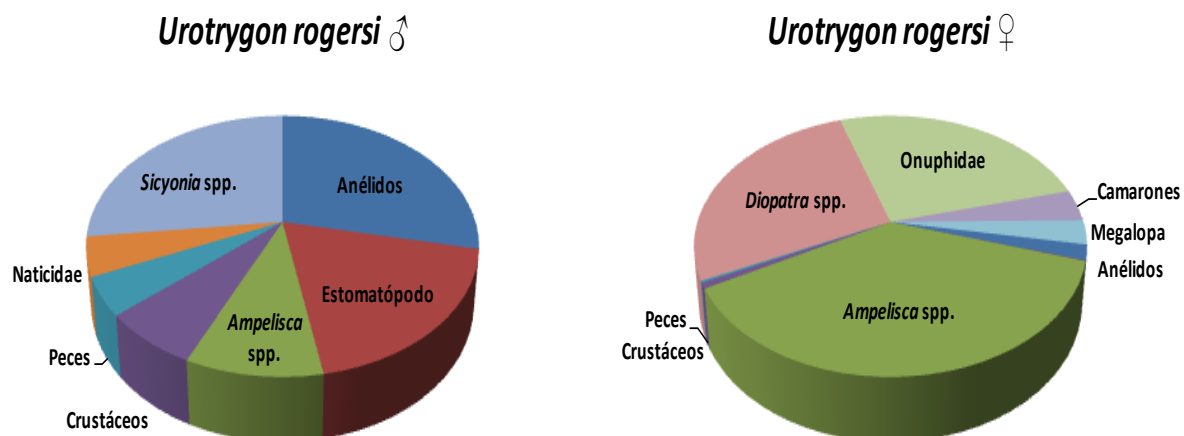


Figura 21. Presas más importantes registradas dentro del espectro alimentario de *Urotrygon rogersi* de acuerdo al índice de importancia relativa. Izquierda: machos, derecha: hembras.

Tabla 8. Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de machos y hembras de *Urotrygon rogersi*. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa.

Presas	<i>Urotrygon rogersi</i>							
	♂				♀			
	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR
NEMATA					0,60	3,70	0,01	0,02
ANNELIDA	20,0	40,0	0,00	9,58	3,60	18,5	0,33	0,38
Lumbrineridae					0,30	3,70	0,01	0,01
Lumbrineris spp.					1,20	7,41	0,03	0,08
Lumbrinerides spp.					0,90	3,70	0,01	0,03
Onuphidae					13,2	29,6	3,47	4,53
Diopatra spp.					20,1	22,2	3,14	4,74
Epidiopatra spp.					0,30	3,70	0,00	0,01
Hyalinoecia spp.					3,30	3,70	0,01	0,11
Sternaspis spp.					0,60	3,70	0,00	0,02
Capitellidae					2,40	18,5	0,07	0,42
CRUSTACEA	6,67	20,0	3,07	2,33	0,90	11,1	0,28	0,12
Stomatopoda	13,3	40,0	0,02	6,40	0,30	3,70	0,00	0,01
Decapoda					2,40	29,6	0,11	0,68
Sicyonia spp.	13,3	20,0	24,5	9,07				
Solenoceridae					0,30	3,70	0,01	0,01
Ogyrididae					1,80	14,8	0,05	0,25
Processidae					4,80	11,1	0,04	0,49

<i>Ambidexter</i> spp.					0,30	3,70	0,01	0,01
<i>Upogebia</i> spp.					0,90	11,1	0,04	0,10
Brachyura								
<i>Parapinnixa</i> spp.					0,30	3,70	0,14	0,01
Larva crustáceos								
Megalopas					5,11	11,1	0,04	0,52
Isopoda								
<i>Limnoria</i> spp.					0,30	3,70	0,01	0,01
Amphipoda					0,60	3,70	0,01	0,02
<i>Ampelisca</i> spp.	13,3	20,0	0,15	3,23	27,3	25,9	0,09	6,52
Corophiidae					0,30	3,70	0,01	0,01
MOLLUSCA								
Gastropoda								
Naticidae	6,67	20,0	0,15	1,63				
TELEOSTEI	6,67	20,0	0,02	1,60	0,60	7,41	0,03	0,04

Amplitud del espectro alimentario

Los valores estimados para el índice de amplitud de dietas oscilaron entre $B_i = 0.02$ para *R. steindachneri* y *R. glaucostigma* hasta $B_i = 0.05$ para *U. aspidura*, esto considerando machos, hembras e indiferenciados (Tabla 9). En relación a cada sexo, se obtuvieron valores desde $B_i = 0.03$ para los machos de las especies *R. steindachneri* y *R. glaucostigma* hasta $B_i = 0.2$ para *U. aspidura* y de $B_i = 0.03$ para las hembras de *R. glaucostigma* y *U. rogersi* a $B_i = 0.25$ para *D. dipterura* (Tabla 9). Los valores mínimos corresponden a depredadores especialistas con un espectro trófico estrecho y con una marcada preferencia por cierto tipo de presas.

Tabla 9. Amplitud de dieta (Índice de Levins (B_i) calculada para las especies de batoideos de la zona de pesca de los estados de Sinaloa y Nayarit (G = machos, hembras e indiferenciados). Valores cercanos a cero indican una dieta especialista, mientras que valores cercanos a uno indican una dieta generalista.

Especies	n	B_i	n	B_i	n	B_i
		G		♂		♀
<i>Dasyatis dipterura</i>	14	0.03	2	0.11	3	0.25
<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	89	0.02	45	0.03	34	0.03
<i>Rhinoptera steindachneri</i>	90	0.02	24	0.03	29	0.04
<i>Urotrygon aspidura</i>	21	0.05	4	0.20	8	0.08
<i>Urotrygon nana</i>	24	0.04	8	0.08	14	0.05
<i>Urotrygon rogersi</i>	42	0.03	5	0.11	27	0.03

Similitud trófica

Con base a la contribución de presas en las dietas de estas especies de batoideos, se identificaron tres gremios tróficos, considerando sólo aquellas similitudes entre dietas que fueron significativas ($p < 0.05$). Los gremios se relacionaron entre sí, por el consumo de crustáceos: I) grupo conformado por las especies *R. glaucostigma* y *U. aspidura* con una similitud de dieta de $I_{BC} = 0.46$, caracterizada por el consumo de camarones; II) un grupo formado por *R. steindachneri* que prefiere a los crustáceos, aunque también incorpora moluscos, anélidos, equinodermos y peces en su dieta y III) agrupación constituida por *U. nana*, *U. rogersi* y *D. dipterura*, cuya similitud ($I_{BC} = 0.44$) se debe al consumo de crustáceos y en menor proporción de anélidos; donde las especies *U. rogersi* y *D. dipterura* incorporan también peces por lo que muestran una mayor similitud entre sus dietas ($I_{BC} = 0.51$) (Fig. 22) (Anexo C).

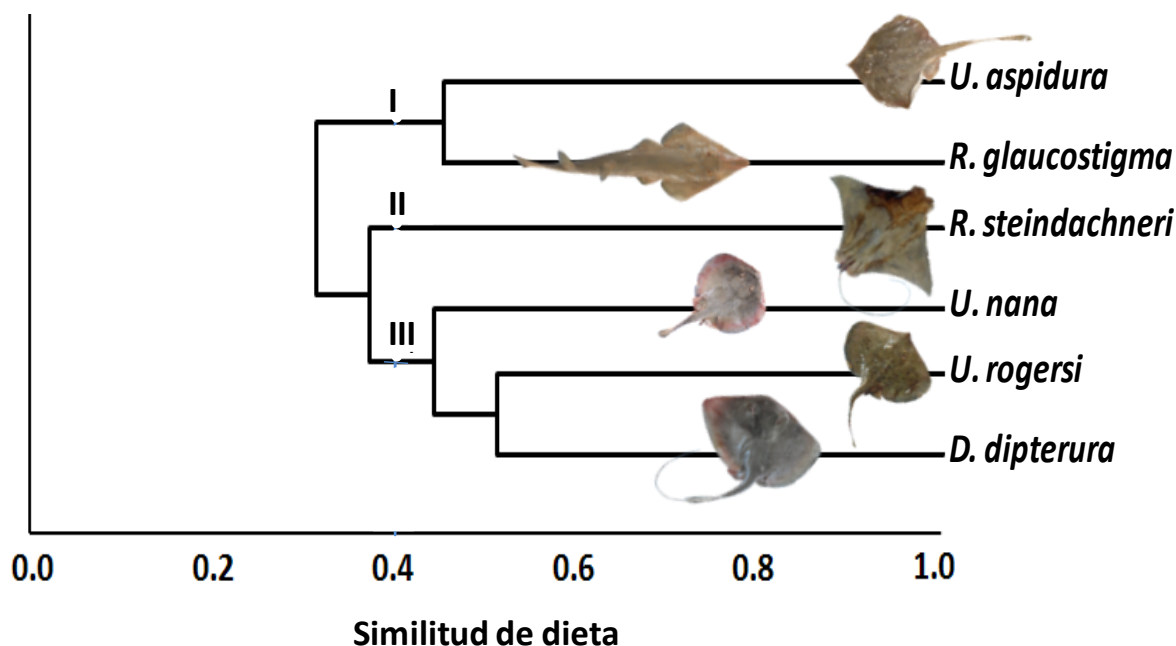


Figura 22. Similitud de dietas de seis especies de batoideos con base en la información de la matriz trófica derivada de las frecuencias de aparición de las presas. I) Especies consumidoras de crustáceos; II) Especies consumidoras de crustáceos, moluscos, anélidos, equinodermos y peces y III) Especies consumidoras de crustáceos y anélidos.

La similitud de dieta interespecífica encontrada entre las dietas se muestra en la figura 23. Se presentó una similitud alta entre *U. rogersi* y *D. dipterura* ($I_{BC} = 0.51$) razón que obedece al hecho de que se alimentan de los mismos grupos de presas, donde los crustáceos y los anélidos son las más importantes. Las especies restantes presentaron un menor grado de similitud, con *R. steindachneri* y *U. aspidura* mostrando la menor semejanza entre sus dietas ($I_{BC} = 0.16$).

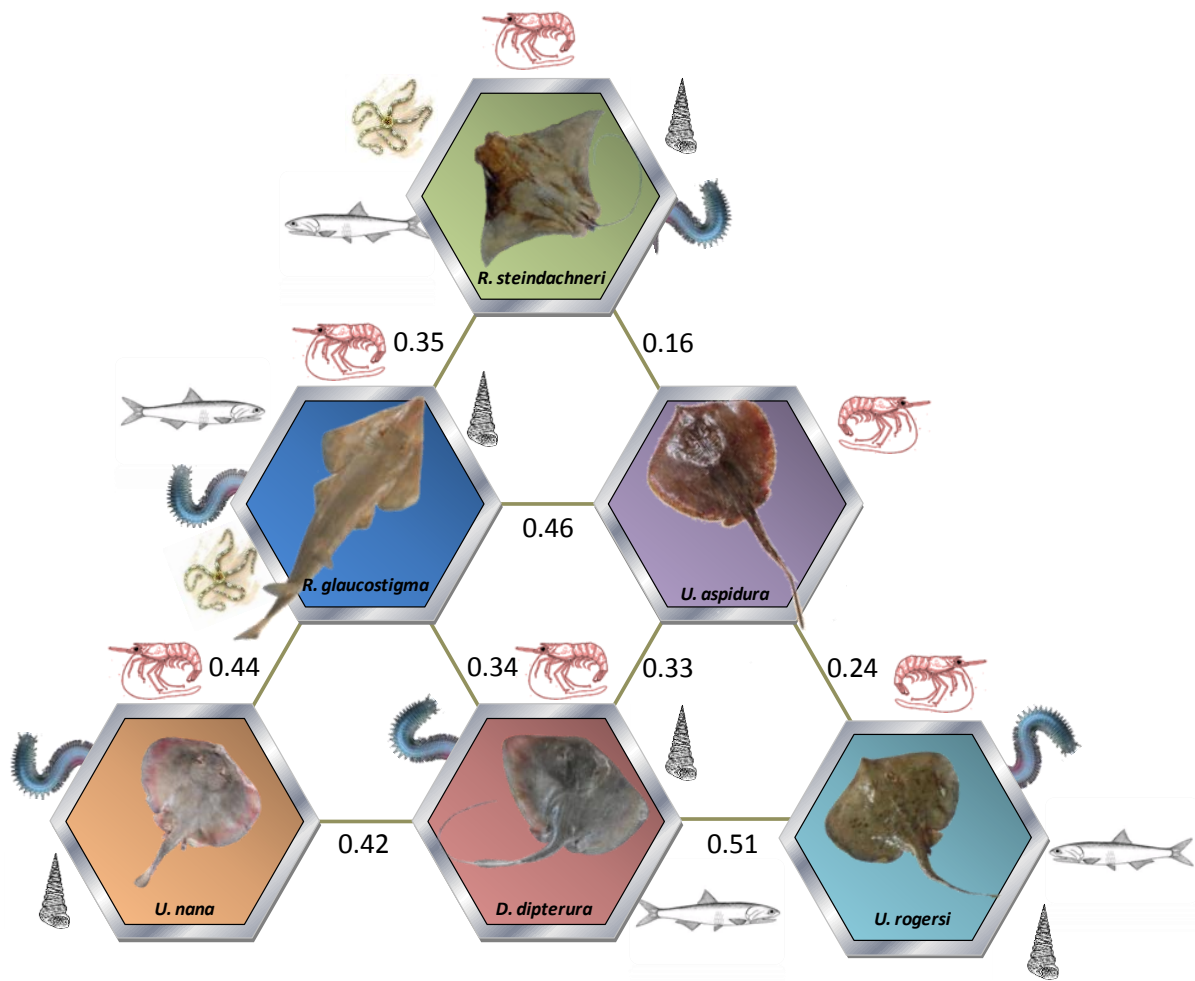


Figura 23. Similitud de dieta entre las especies de batoides de la plataforma continental de Sinaloa y Nayarit, se muestran los grupos de organismos presa que consumen.

Análisis morfológico

Las mandíbulas empleadas para el análisis morfológico, pertenecen a organismos obtenidos durante la temporada de pesca 2007-2008; en esta temporada no se obtuvieron ejemplares de *U. aspidura*, por lo que sólo se hace la descripción para cinco especies.

La revisión de las placas dentarias reveló un dimorfismo sexual en tres de las cinco especies analizadas; *R. steindachneri* y *U. nano* son las únicas en las que ambos sexos muestran el mismo tipo de dientes. En todas las especies los dientes se encontraron adheridos a un ligamento elástico; de manera general, la raíz presentó un surco sagital en la parte media, en el que se observó en vista

posterior la presencia de pequeñas proyecciones laterales (Fig. 24). La raíz de los dientes en *R. steindachneri* mostró varias divisiones pequeñas a manera de celdas (Fig. 25). Todas las especies presentaron la base de la corona bien desarrollada.

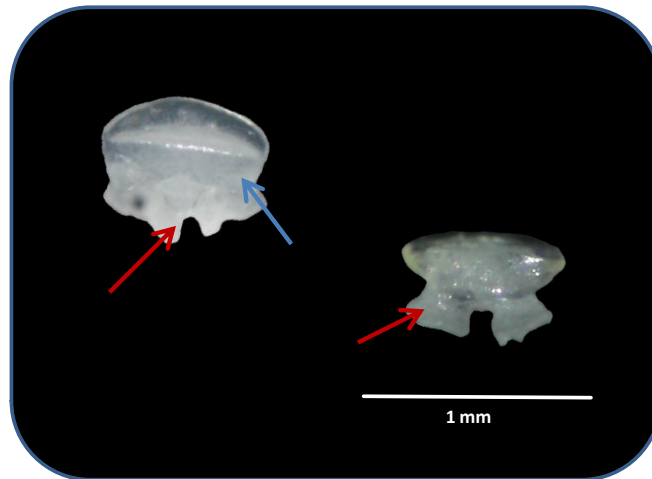


Figura 24. Diente en el que se muestra la raíz (flechas rojas) en vista anterior (derecha) y posterior (izquierda), así como la base de la corona (flecha azul).

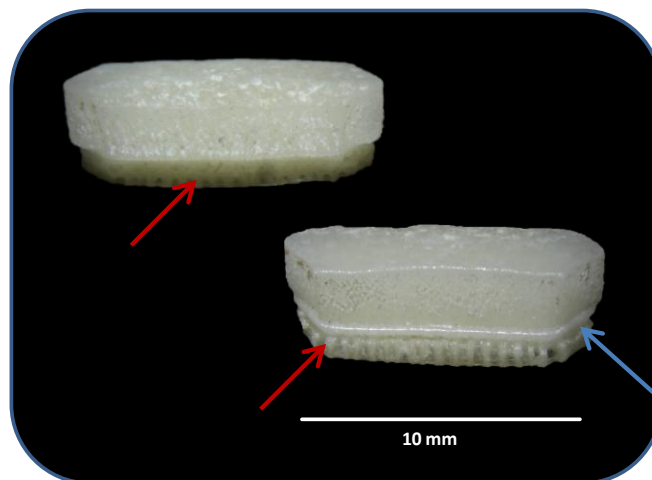


Figura 25. Diente de *R. steindachneri* donde se muestra la raíz (flechas rojas) en vista posterior (derecha) y anterior (izquierda), así como la base de la corona (flecha azul).

Dentición de *Rhinoptera steindachneri* Evermann & Jenkins, 1891

Los organismos de *R. steindachneri* se presentaron en tallas de 43.6 a 71.2 cm LT; todos fueron inmaduros (Anexo D). Para ambos sexos en promedio se registraron siete filas de dientes en el palatoc cuadrado (PC) y en el cartílago de Meckel (CM). Sin embargo en la mandíbula de uno de los machos se contabilizaron cinco filas en el PC y ocho en el CM. En promedio se presentaron 9 series; en los machos este número varió de 5 a 9 y en las hembras de 7 a 10 (Tabla 10).

Tabla 10. Número de filas y series de dientes totales en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *R. steindachneri*. (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda).

Sexo	Palatoc cuadrado					Cartílago de Meckel				
	C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series	C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series
♂	2 - 3	1	2 - 3	5 - 7	5 - 9	3	1	3 - 4	7 - 8	5 - 9
♀	3	1	3	7	7 - 9	3	1	3	7	7 - 10

Ambos sexos presentaron mandíbulas fuertes con la sínfisis mandibular completamente fusionada en los dos cartílagos, los cuales se diferenciaron entre sí. El palatoc cuadrado se caracterizó por ser plano, con una pequeña proyección en su parte media y sus partes más distales redondas. El cartílago de Meckel presentó una forma cóncava con los extremos aguzados (Fig. 26).

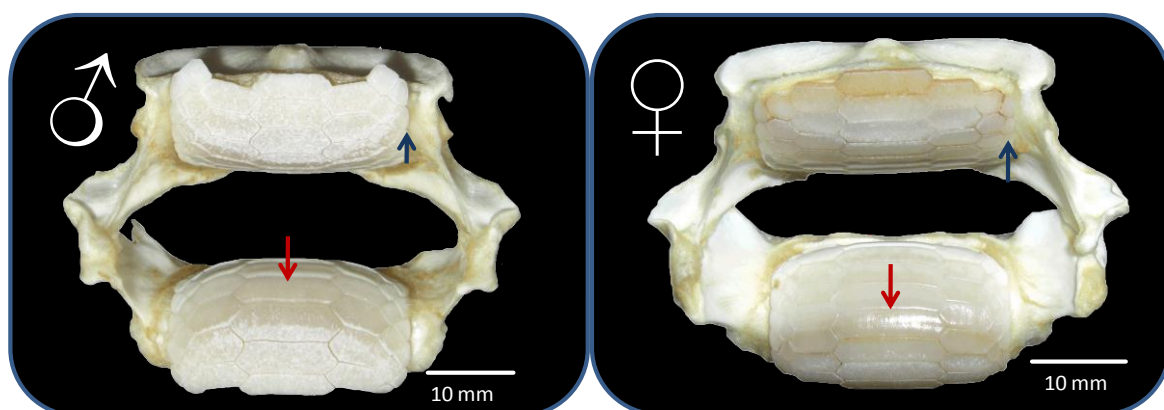


Figura 26. Mandíbula de *Rhinoptera steindachneri*. Macho (izquierda) y hembra (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha roja y los comisurales con la flecha azul.

Los dientes fueron delgados y aplanados (Fig. 27). En vista dorsal, la mayoría presentó forma hexagonal pero se encontraron diferencias dependiendo de su posición; los dientes sinfisiales fueron de mayor tamaño en comparación con los comisurales (Tabla 11). Estos últimos variaron en cuanto a forma y tamaño dependiendo de la serie, las más internas se presentaron con forma pentagonal, pero conforme se avanzó hacia las más externas o funcionales, solo se observaron de tres a cuatro caras (Fig. 28). De acuerdo al análisis de varianza aplicado, no se encontraron diferencias significativas en el tamaño (ancho y alto) de los dientes entre cartílagos para machos y hembras (ANOVA; ALTURA CM: $F = 1.76$; $p = 0.19$ – ANCHO CM: $F = 9.65E^{-05}$; $p = 0.99$ – ALTURA PC: $F = 0.36$; $p = 0.55$ – ANCHO PC: $F = 0.11$; $p = 0.75$) (Tabla 5).

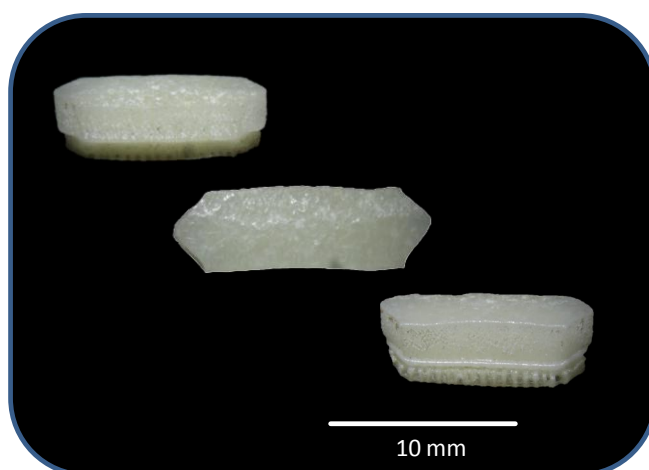


Figura 27. Diente sinfisial de *Rhinoptera steindachneri*. Vista anterior (izquierda), dorsal (centro) y posterior (derecha).

Tabla 11. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Rhinoptera steindachneri*.

Sexo	Palatoc cuadrado				Cartílago de Meckel			
	Comisurales		Sinfisiales		Comisurales		Sinfisiales	
	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto
♂	2.7±0.6	2.6±0.6	8.7±2.9	2.9±0.4	2.6±0.5	2.4±0.7	10.1±3.5	2.7±0.9
♀	3.0±1.1	2.4±0.7	9.2±2.9	2.8±0.6	2.1±0.4	2.7±0.5	10.5±4.1	3.0±0.4

Entre los dientes forman bandas o series que corren a lo ancho de la mandíbula, formando una placa continua dispuesta en forma de pavimento. Los dientes más nuevos se encuentran ligeramente calcificados y están embebidos en el ligamento dental que los transporta hacia la región funcional. Esta región es de tamaño pequeño y abarca sólo las primeras tres o cuatro series de dientes, las cuales son empleadas para triturar las presas con estructuras duras (Fig. 28).

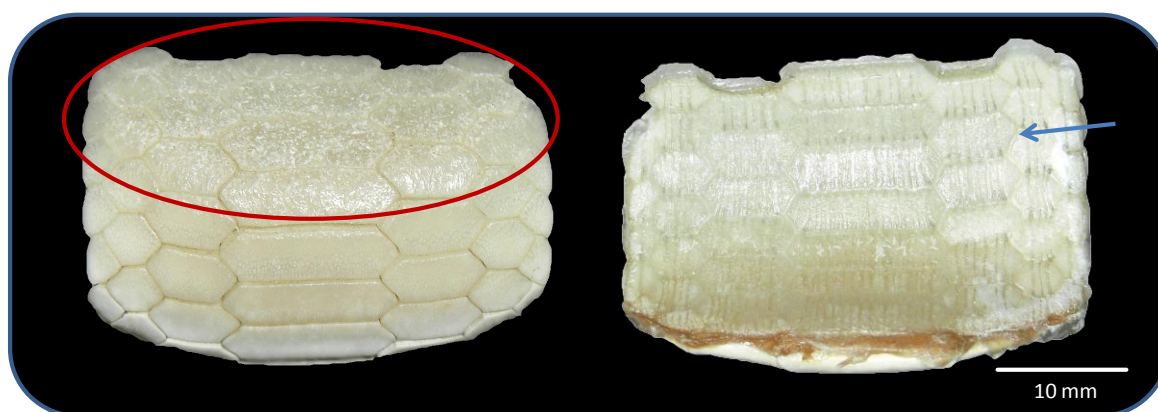


Figura 28. Placa dentaria de *Rhinoptera steindachneri*; vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha), los dientes se encuentran unidos por el ligamento dental elástico (flecha azul). Se resalta la región funcional de la placa (círculo rojo).

Dentición de *Dasyatis dipterura* (Jordan & Gilbert, 1880)

De esta especie en particular, se capturaron sólo dos ejemplares durante la segunda temporada de muestreo (2007-2008), el macho midió 121.2 cm LT, y la hembra 115.6 cm LT. Ambos ejemplares fueron maduros sexualmente (Anexo D).

La hembra presentó una amplitud mandibular ligeramente mayor ($AM = 7.5$ cm) y una menor abertura ($AnM = 3.6$ cm) con respecto al macho ($AM = 7.1$ cm y $AbM = 3.7$ cm). En éste último se registró un mayor número de hileras de dientes (20/20 PC y 22/22 CM), en comparación a la hembra (18/19 PC y 21/21 CM); siendo el cartílago de Meckel el que presentó más series y en consecuencia, una mayor cantidad de dientes. Para la hembra, fue notorio el mayor número de series en ambos cartílagos (Tabla 12).

Tabla 12. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *D. dipterura*. (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda).

Sexo	Palatoc cuadrado					Cartílago de Meckel				
	C_{der}	S	C_{izq}	Filas	Series	C_{der}	S	C_{izq}	Filas	Series
♂	20	1	20	41	7 - 9	22	1	22	45	6 - 12
♀	18	1	19	38	7 - 11	21	1	21	43	9 - 16

Los cartílagos de esta especie son relativamente robustos, con la sínfisis mandibular bien desarrollada al igual que los cóndilos anterior y articular, este último recibe al cartílago de Meckel (Fig. 29, izquierda). El macho presentó dientes de tipo $R + P$, es decir, con cúspides redondas y puntiagudas bien desarrolladas orientadas hacia el interior de la boca, las cuales reducen gradualmente su tamaño a medida que se aproximan a las comisuras bucales. Se presentan tres formas diferentes de dientes: las últimas nueve filas, es decir, los dientes más cercanos a las comisuras fueron ligeramente planos (cúspides redondas, R); posteriormente se presentó una fila con una cúspide poco desarrollada y finalmente 10 hileras hasta llegar a la sínfisis con una cúspide puntiaguda bien pronunciada (P).

Los dientes que exhibieron cúspide puntiaguda bien desarrollada mostraron una quilla marcada, la cual divide al diente en mitades izquierda y derecha (Fig. 29, superior-derecha). La hembra presentó todos los dientes con cúspides redondas (R), que disminuyen gradualmente de tamaño desde la parte sínfisis hacia las comisuras (Fig. 29, inferior-derecha). Para el ancho de los dientes del palatoc cuadrado no se encontraron diferencias significativas entre sexos (ANOVA $F = 3.32$; $p = 0.08$). Sin embargo, los machos mostraron dientes más altos en ambos cartílagos (ANOVA PC : $F = 6.32$; $p = 0.02$ – CM : $F = 27.07$; $p = 7.03E^{-06}$) y más anchos que las hembras en la parte sínfisis del cartílago de Meckel (ANOVA $F = 80.99$; $p = 5.87E^{-11}$) (Tabla 13).

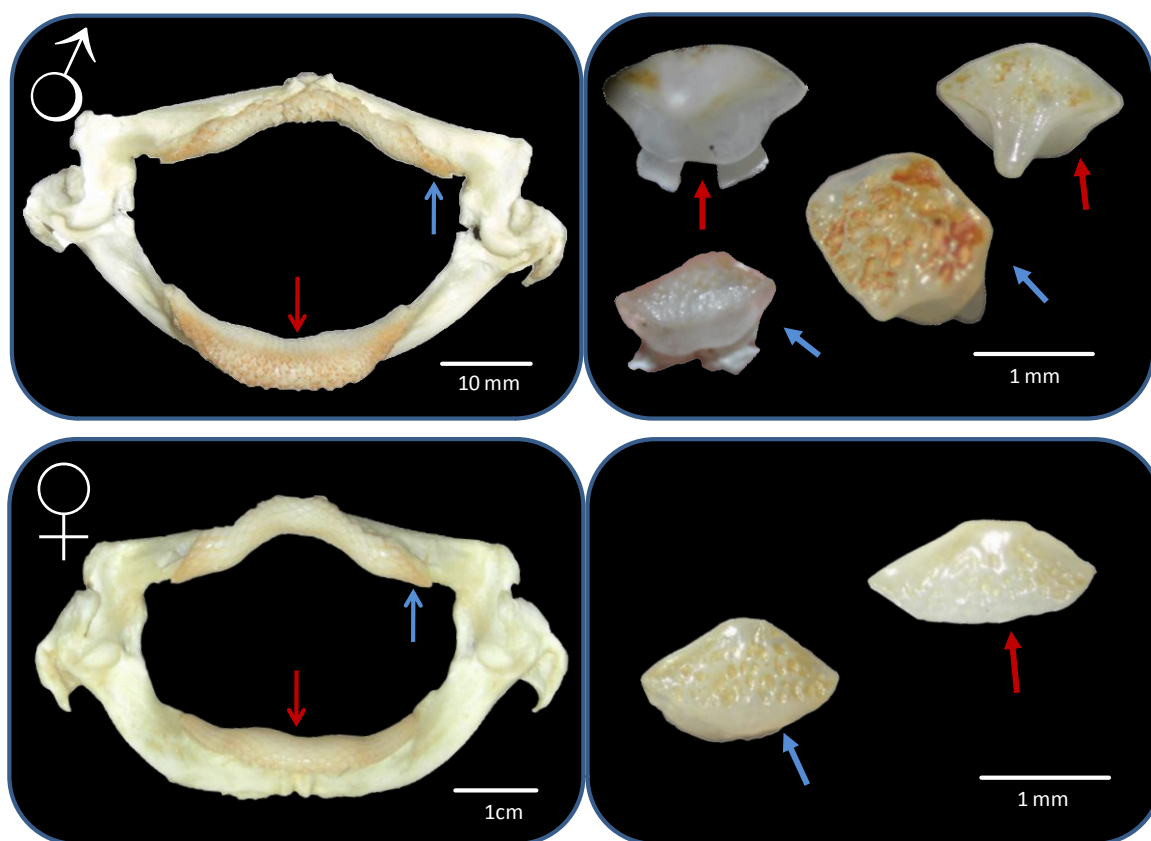


Figura 29. Mandíbula de un macho (superior) y una hembra (inferior) maduros de *Dasyatis dipterura* (izquierda), así como el tipo de dientes que presentan (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul.

Tabla 13. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Dasyatis dipterura*.

Sexo	Palatoc cuadrado				Cartílago de Meckel			
	Comisurales		Sinfisiales		Comisurales		Sinfisiales	
	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto
♂	1.2±0.1	1.2±0.4	1.3±0.2	2.0±0.3	1.7±0.3	1.6±0.5	1.8±0.2	2.3±0.4
♀	1.1±0.2	1.0±0.2	1.9±0.3	1.4±0.2	1.9±0.3	1.2±0.4	1.8±0.1	1.3±0.2

Dentición de *Rhinobatos glaucostigma* Jordan & Gilbert, 1883

Las tallas de las guitarras analizadas oscilaron entre los 29.3 y los 64 cm LT (Anexo D). Para el palatoc cuadrado se contabilizaron de 61 a 81 filas y de cuatro a 14 series; para el cartílago de Meckel de 65 a 99 filas y de cuatro a 15 series de dientes. Al analizar por separado los organismos maduros de los inmaduros, se observó que para los machos maduros se registró un mayor número de dientes (hasta 40/40 filas y 14 series *PC*, además de 48/50 filas y 15 series *CM*), mientras que en los organismos inmaduros, las hembras fueron las que presentaron una cantidad mayor de dientes (35/33 filas y 12 series *PC* y 41/39 y 15 series *CM*) (Tabla 14).

Tabla 14. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *R. glaucostigma*. (*C_{der}* = Comisura derecha; *S* = Sínfisis; *C_{izq}* = Comisura izquierda; *M* = Maduro; *I* = Inmaduro).

Sexo	Palatoc cuadrado					Cartílago de Meckel				
	<i>C_{der}</i>	<i>S</i>	<i>C_{izq}</i>	Filas	Series	<i>C_{der}</i>	<i>S</i>	<i>C_{izq}</i>	Filas	Series
♂ M	36 - 40	1	34 - 40	71 - 81	5 - 14	34 - 48	1	36 - 50	71 - 99	6 - 15
♀ M	39	1	38	78	11 - 13	43	1	44	88	12 - 15
♂ I	30	1	30	61	10	32	1	32	65	8 - 12
♀ I	35	1	33	69	4 - 12	41	1	39	81	4 - 15

Las mandíbulas de estos organismos mostraron ambos cartílagos delgados, pero en el palatoc cuadrado esta característica se encontró más marcada con respecto al cartílago de Meckel. Tanto el *PC* como el *CM* presentaron sínfisis mandibular que los separó en región derecha e izquierda. El cóndilo anterior y cóndilo articular estuvieron bien desarrollados en todos los casos (organismos maduros e inmaduros). El cóndilo articular fue más prominentes en el *CM* (Figs. 30 y 31, izquierda). Los dientes de los machos maduros presentan una pequeña cúspide aguzada (*P*) en ambas placas dentarias, tanto en las filas de dientes más cercanas a las comisuras como en las series más internas (sinfisiales). El resto de los dientes presentó cúspides redondas (*R*) (Fig. 30, superior-derecha). En las hembras maduras, las cúspides de todos los dientes también fueron redondas (*R*) (Fig. 30, inferior-derecha). Respecto al tamaño de los dientes, no se encontraron

diferencias significativas entre sexos para la altura (ANOVA *PC*: $F = 0.17$; $p = 0.68$ y *CM*: $F = 0.3$; $p = 0.59$) y el ancho (ANOVA *CM*: $F = 3.19$; $p = 0.08$), pero en el palatoc cuadrado las hembras mostraron dientes más anchos que los machos (ANOVA *PC*: $F = 7.43$; $p = 0.01$) (Tabla 15).

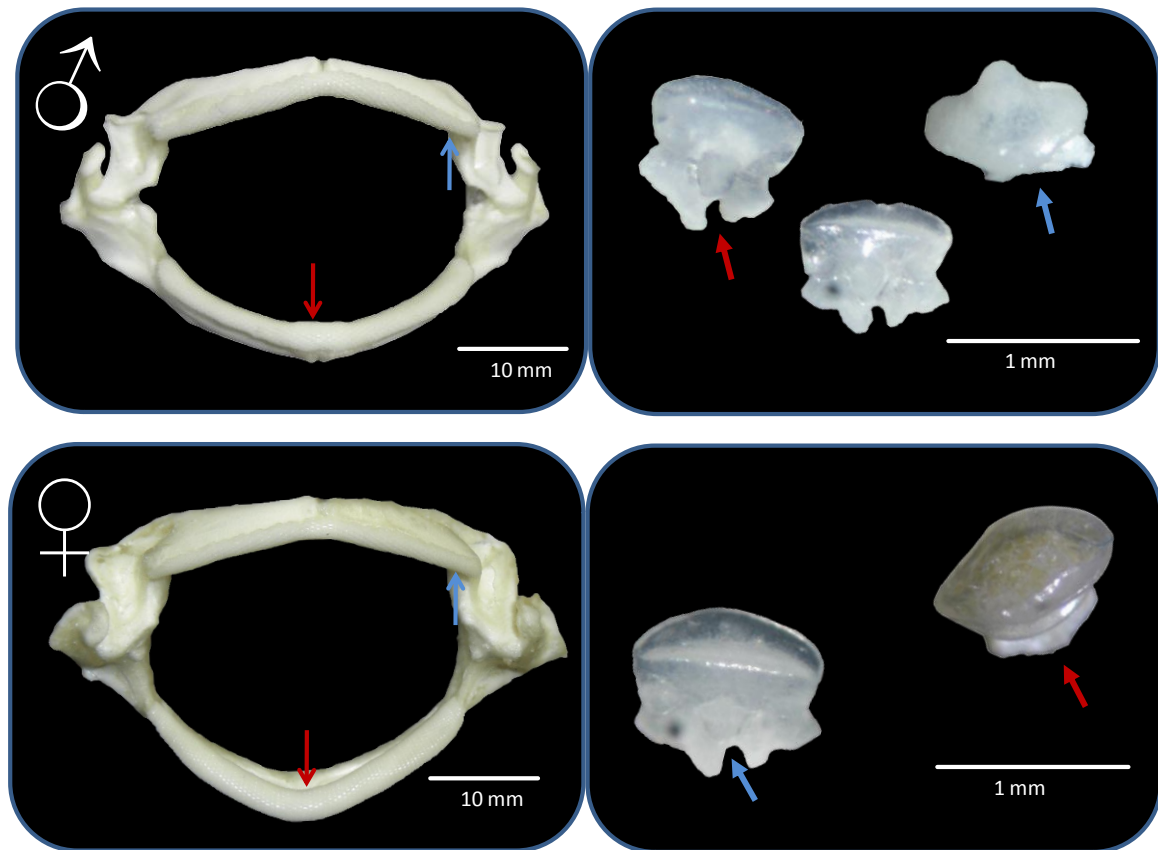


Figura 30. Mandíbula de un macho (superior) y una hembra (inferior) maduros de *Rhinobatos glaucostigma* (izquierda), así como el tipo de dientes (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul.

Los machos y hembras inmaduros de *R. glaucostigma* presentaron todos los dientes con cúspides redondas, tanto en el *PC* como en el *CM* (*R*) (Fig. 31, derecha). Se encontraron diferencias significativas entre sexos para el tamaño de los dientes, donde las hembras presentaron dientes más altos en el palatoc cuadrado (ANOVA $F = 29.67$; $p = 3.27E^{-06}$) y más anchos en ambos cartílagos (ANOVA *PC*: $F = 6.73$; $p = 0.01$ y *CM*: $F = 12.54$; $p = 0.001$). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la altura de los dientes presentes en el cartílago de Meckel (ANOVA $F = 2.84$; $p = 0.10$) (Tabla 15).

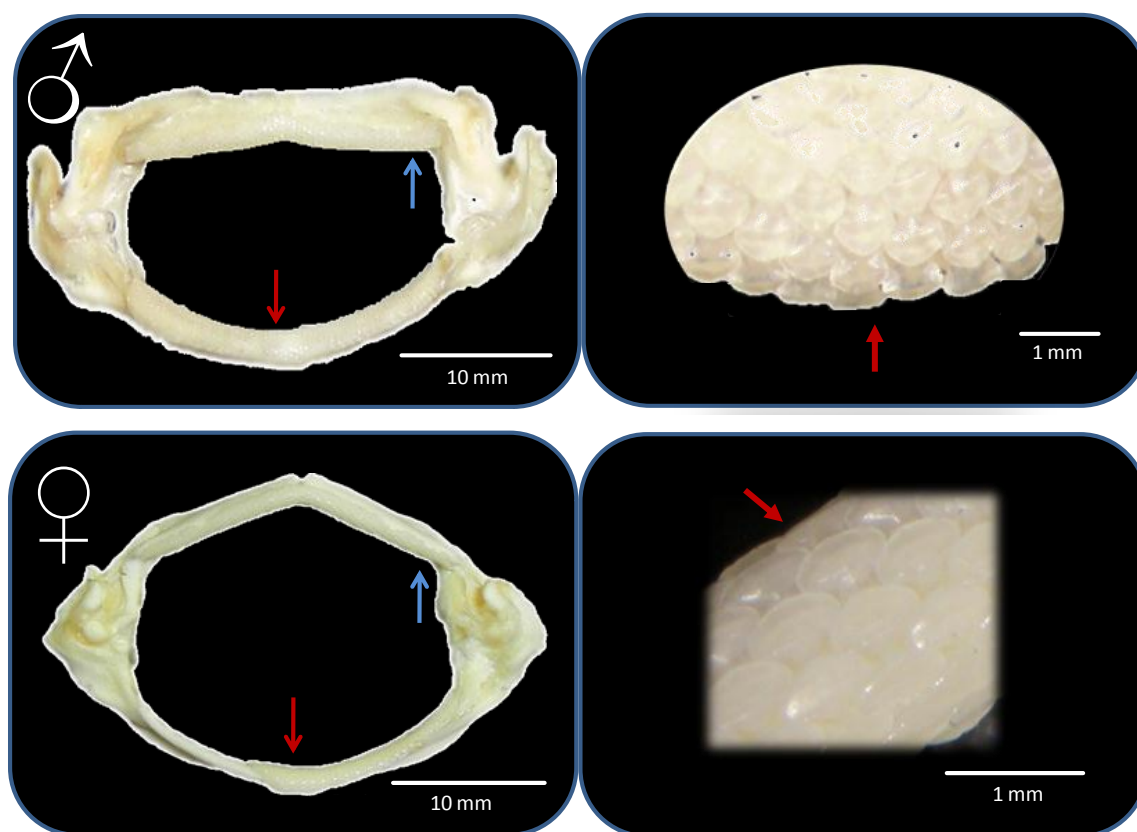


Figura 31. Mandíbula de organismos inmaduros, macho (superior) y hembra (inferior) de *Rhinobatos glaucostigma* (izquierda), así como el tipo de dientes (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul.

Tabla 15. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Rhinobatos glaucostigma*. (M = Maduro; I = Inmaduro).

Sexo	Palatoc cuadrado				Cartílago de Meckel			
	Comisurales		Sinfisiales		Comisurales		Sinfisiales	
	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto
♂ M	0.4±0.02	0.3±0.1	0.5±0.03	0.4±0.02	0.4±0.1	0.3±0.04	0.5±0.1	0.4±0.04
♀ M	0.4±0.1	0.3±0.1	0.7±0.02	0.4±0.02	0.4±0.03	0.2±0.1	0.7±0.04	0.5±0.1
♂ I	0.3±0.04	0.2±0.03	0.5±0.02	0.3±0.03	0.3±0.1	0.2±0.03	0.4±0.04	0.3±0.04
♀ I	0.5±0.1	0.3±0.1	0.5±0.1	0.4±0.02	0.4±0.1	0.3±0.04	0.5±0.02	0.3±0.02

Dentición de *Urotrygon nana* Miyake & McEachran, 1988

Las mandíbulas empleadas para la descripción morfológica de *U. nana* pertenecen a organismos maduros con tallas entre 20.6 a 22.9 cm LT. Para el palatoc cuadrado se contabilizaron de 32 a 37 filas y de seis a nueve series, mientras que para el cartílago de Meckel el número varió de 33 a 37 filas y de seis a 11 series; de manera general éste último mostró una mayor cantidad de dientes. Las hembras presentaron una fila más de dientes en ambas comisuras del cartílago de Meckel, en comparación con los machos (18/18 CM, 17/17 CM, respectivamente) (Tabla 16).

Tabla 16. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *U. nana*. (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda).

Sexo	Palatoc cuadrado					Cartílago de Meckel				
	C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series	C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series
♂	17 - 18	1	17 - 18	35 - 37	7 - 9	16 - 17	1	16 - 17	33 - 35	6 - 11
♀	16 - 18	1	15 - 18	32 - 37	6 - 9	16 - 18	1	16 - 18	33 - 37	7 - 11

Se presentó una sínfisis mandibular en ambos cartílagos. El palatoc cuadrado fue más delgado que el cartílago de Meckel y los cóndilos anterior y articular estuvieron bien desarrollados (Fig. 32, izquierda). Las hembras maduras presentaron una pequeña cúspide puntiaguda (*P*) en los dientes ubicados en diez de las hileras intermedias, incluyendo la fila sinfisial. Todos se encontraron en dirección al interior de la boca (Fig. 33, izquierda). Los dientes restantes presentaron cúspides redondas (*R*); esta característica solo fue observada en el palatoc cuadrado (dientes *R* + *P*) (Fig. 32, inferior-derecha). En contraste, en el cartílago de Meckel únicamente se observaron dientes desgastados y con la cúspide redonda (*R*).

Para los machos se observó una cúspide puntiaguda (*P*) menos conspicua en comparación con las hembras. Al igual que en éstas, tal característica se presentó en las filas de la parte intermedia, incluyendo la fila sinfisial (*R* + *P*) del palatoc cuadrado (Fig. 32, superior-derecha y 33, derecha). Los machos se caracterizaron por presentar los dientes del cartílago de Meckel más anchos que

las hembras (ANOVA $F = 7.81$; $p = 0.008$). Para las medidas restantes no se encontraron diferencias significativas: altura (ANOVA CM : $F = 4.03$; $p = 0.05$ – PC : $F = 0.008$; $p = 0.93$) y ancho (ANOVA PC : $F = 0.25$; $p = 0.62$) (Tabla 17).

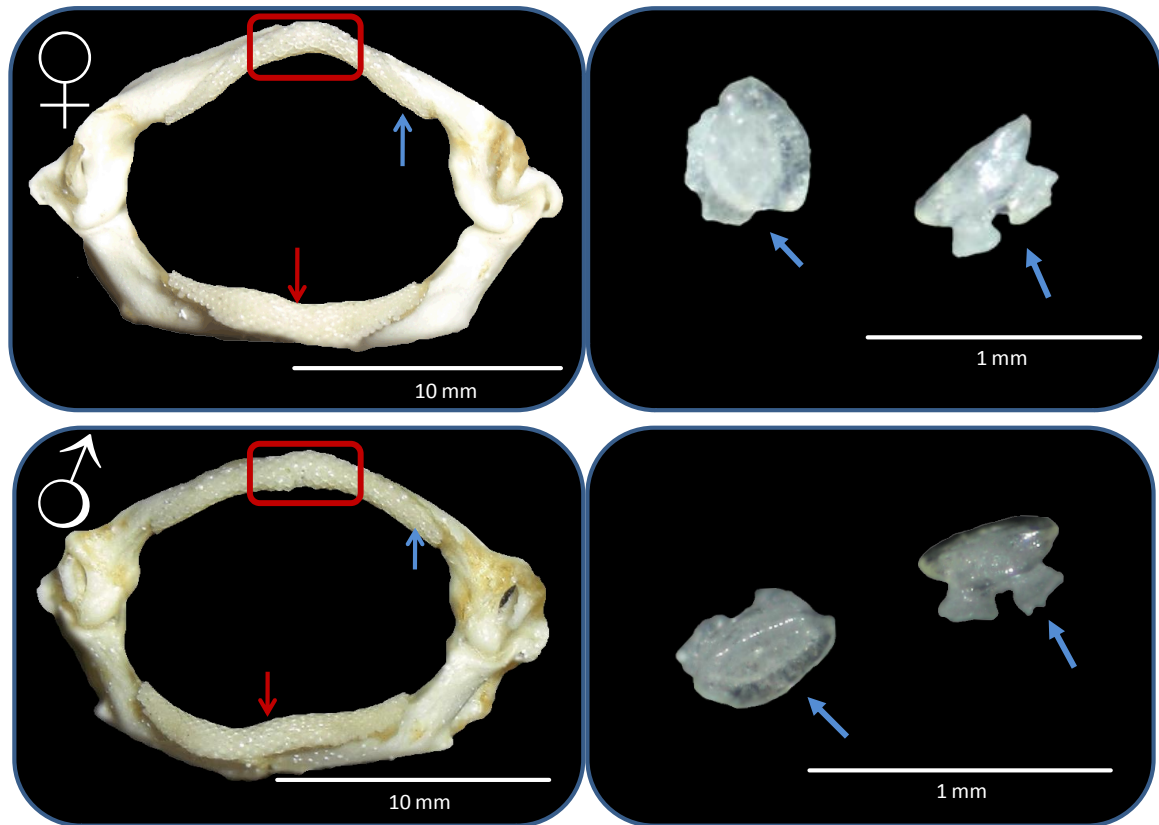


Figura 32. Mandíbula de una hembra (superior) y un macho (inferior) maduros de *Urotrygon nana* (izquierda), así como el tipo de dientes (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul.

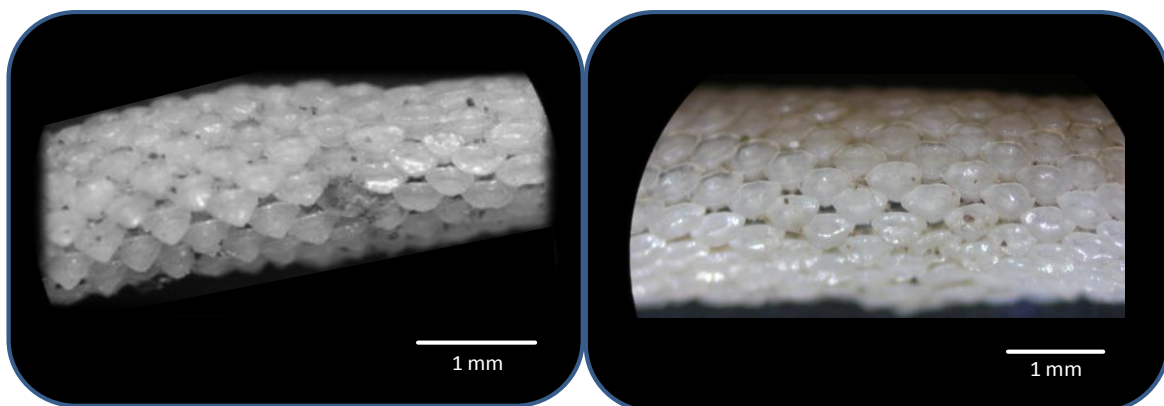


Figura 33. Dientes sinfisiales del palatocuadrado de organismos maduros, hembra (izquierda) y macho (derecha) de *Urotrygon nana*.

Tabla 17. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Urotrygon nana*.

Sexo	Palatoc cuadrado				Cartílago de Meckel			
	Comisurales		Sinfisiales		Comisurales		Sinfisiales	
	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto
♂	0.4±0.03	0.2±0.1	0.4±0.03	0.3±0.02	0.4±0.1	0.3±0.03	0.4±0.03	0.3±0.02
♀	0.4±0.04	0.2±0.04	0.4±0.03	0.3±0.03	0.3±0.1	0.2±0.03	0.4±0.03	0.3±0.02

Dentición de *Urotrygon rogersi* (Jordan & Starks, 1895)

Los organismos a los cuales se les analizó la mandíbula fueron ejemplares maduros con tallas de 30.9 a 41.2 cm LT. Se observaron diferencias en las fórmulas dentarias entre machos y hembras; éstas presentaron un mayor número de filas dentales tanto para el palatoc cuadrado (23/22) como para la comisura derecha del cartílago de Meckel (21). Con respecto a la comisura izquierda de esta estructura, para los machos se registró una mayor cantidad de filas (20). El número de series en ambos cartílagos fue mayor para los machos (Tabla 18).

Tabla 18. Número de filas y series de dientes en palatoc cuadrado y cartílago de Meckel de *U. rogersi* (C_{der} = Comisura derecha; S = Sínfisis; C_{izq} = Comisura izquierda).

Sexo	Palatoc cuadrado					Cartílago de Meckel				
	C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series	C _{der}	S	C _{izq}	Filas	Series
♂	18 - 19	1	19	38 - 39	7 - 11	16 - 20	1	15 - 20	32 - 40	9 - 14
♀	23	1	22	46	8 - 10	21	1	18	40	8 - 10

Al igual que en *U. nana*, los cartílagos de *U. rogersi* fueron relativamente delgados, siendo el palatoc cuadrado el más delgado. Ambos presentaron la sínfisis mandibular y el cóndilo anterior y articular bien desarrollados (Fig. 34, izquierda). Todos los dientes de los machos presentaron cúspides puntiagudas (*P*) (Fig. 34, superior-derecha) orientadas hacia el interior de la boca, mientras que para las

hembras las cúspides fueron redondas (*R*) (Fig. 34, inferior-derecha). En ambos sexos el tamaño del diente y del ápice se redujo gradualmente conforme se aproximaron a las comisuras bucales.

No se encontraron diferencias significativas para el ancho de los dientes de ambos cartílagos entre sexos (ANOVA; *PC*: $F = 1.59$; $p = 0.22$ – *CM*: $F = 1.43$; $p = 0.24$). En cuanto a la altura, los machos presentaron los valores mayores para el palatoc cuadrado (ANOVA $F = 242.66$; $p = 4.36E^{-18}$) y para el cartílago de Meckel (ANOVA $F = 277.83$; $p = 4.59E^{-19}$) (Tabla 19).

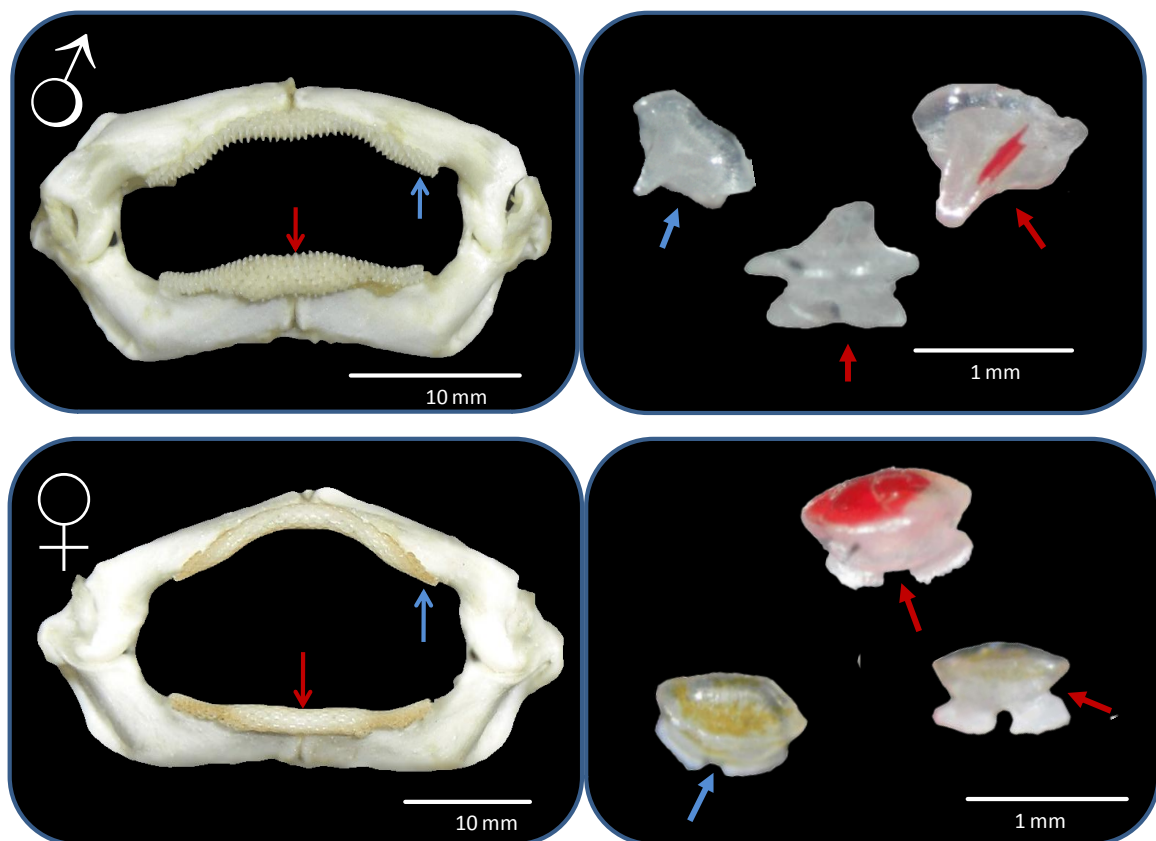


Figura 34. Mandíbula de un macho (superior) y una hembra (inferior) maduros de *Urotrygon rogersi* (izquierda), así como el tipo de dientes (derecha). Los dientes sinfisiales se indican con la flecha en color rojo y los comisurales con la flecha en color azul.

Tabla 19. Mediciones promedio (mm) del ancho y alto de los dientes del palatoc cuadrado y cartílago de Meckel en *Urotrygon rogersi*.

Sexo	Palatoc cuadrado				Cartílago de Meckel			
	Comisurales		Sinfisiales		Comisurales		Sinfisiales	
	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto
♂	0.6±0.1	0.8±0.1	0.8±0.1	0.9±0.1	0.6±0.1	0.9±0.1	0.8±0.1	0.9±0.1
♀	0.6±0.1	0.4±0.1	0.7±0.03	0.4±0.04	0.5±0.1	0.3±0.1	0.7±0.04	0.5±0.03

Relación entre variables tróficas y depredadores

Para conocer las interacciones alimentarias entre las especies de batoideos, se realizó un análisis de coordenadas principales (ACoP) caracterizando la dieta de cada especie por sexo. Debido a que se presentó una correlación significativa entre las matrices tróficas (Mantel: $r = 0.447$; $p = 0.003$), se presentan los resultados obtenidos con base en la abundancia de las presas (%N).

Para la coordenada principal I (Fig. 35), la cual representó el 50.7% de la variación de los datos, las presas de mayor contribución fueron anfípodos, camarones y anélidos. Para la coordenada principal II, que representó el 30.4% de la varianza, los anélidos, anfípodos y estomatópodos presentaron las mayores contribuciones. Se generó un gradiente trófico entre las especies, el cual comienza con aquellas que depredan principalmente sobre anélidos y concluye con las especies que muestran espectros alimentarios más amplios (batoideos que consumen peces, crustáceos y moluscos de manera indistinta).

Las hembras y machos de *D. dipterura* consumieron anélidos, estomatópodos y moluscos. Sin embargo los machos también incorporaron camarones y peces de manera abundante, condición que los separó de las hembras y los posicionó hacia la parte media superior de la coordenada principal II (Fig. 35). En cuanto a *U. rogersi*, los anfípodos, anélidos y camarones fueron las presas más representativas en ambos sexos. Sin embargo, los machos presentaron un consumo importante de crustáceos, estomatópodos, gasterópodos

y peces, por lo que se ubicaron hacia la parte media de la gráfica diferenciándose de las hembras (Fig. 35).

Para el caso de *U. nana*, los anfípodos, anélidos, bivalvos, camarones, crustáceos, larvas y langostillas del género *Upogebia*, fueron las presas más importantes. A diferencia de los machos las hembras también incorporaron braquiuros en su dieta (Fig. 35). *R. glaucostigma* se posicionó entre los valores más altos de la coordenada principal I, en este caso, machos y hembras consumieron las mismas presas (anfípodos, braquiuros, camarones, crustáceos, larvas y peces), por lo que presentaron posiciones similares (Fig. 35). Finalmente, hacia los valores más altos de la coordenada principal II y separada de las demás especies, se localizó *R. steindachneri*. Este batoideo fue el que mostró la mayor diversidad de presas debido a que además de consumir anélidos, anfípodos, bivalvos, camarones, crustáceos, gasterópodos, larvas y moluscos, también ingiere una gran cantidad de peces y ofiuros. Para los machos además se registraron sipuncúlidos y escafópodos (Fig. 35).

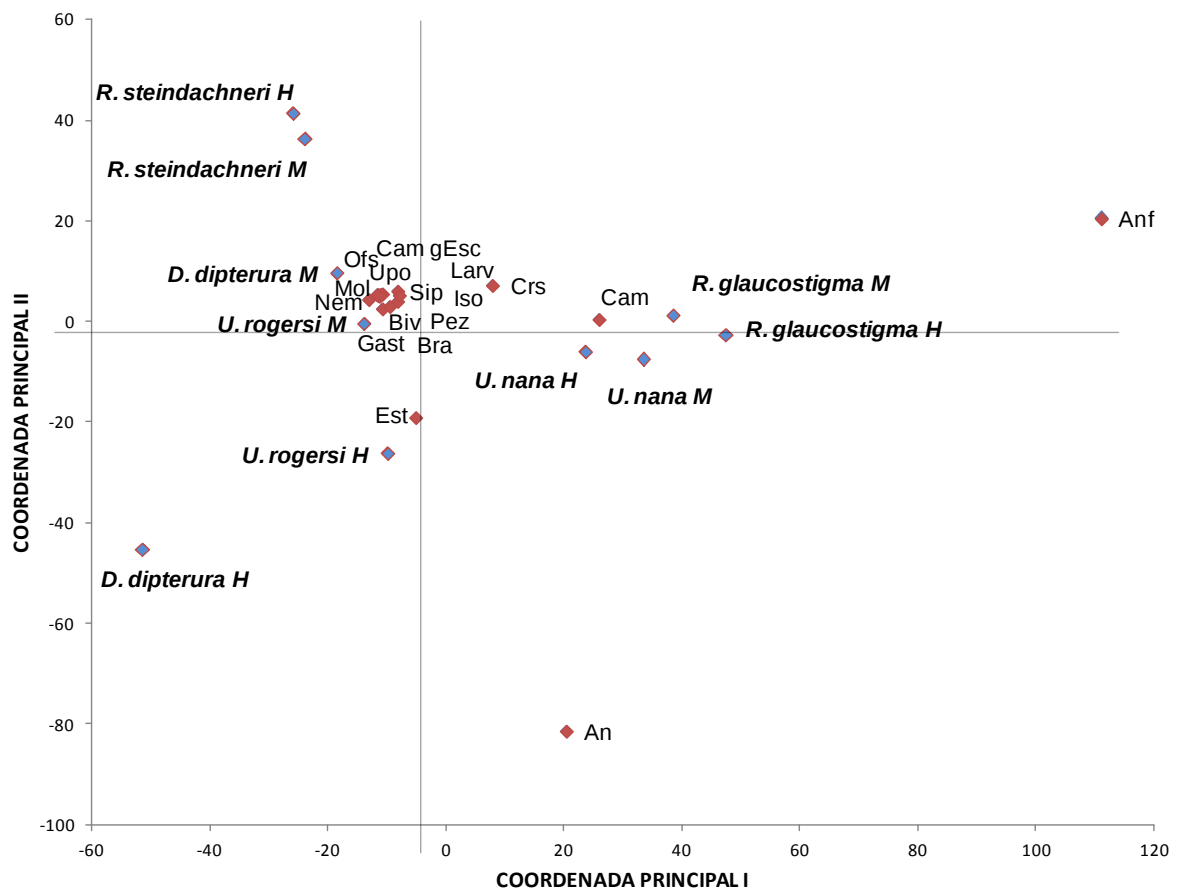


Figura 35. Interacciones generadas entre los batoideos analizados (azul) de

acuerdo con los primeros ejes del ACoP para la matriz trófica basada en la información numérica de las presas (rojo). H = Hembra; M = Macho; Anf = Anfípodos; An = Anélidos; Biv = Bivalvos; Bra = Braquiuros; Cam = Camarones; Camg = Camarones grandes; Crs = Crustáceos; Ofs = Ofiuros; Est = Estomatópodos; Esc = Escafópodos; Gast = Gasterópodos; Iso = Isópodos; Larv = Larvas; Mol = Moluscos; Nem = Nemátodos; Pez = Peces; Sip = Sipuncúlidos; Upo = Langostillas.

A partir de la aplicación del Análisis de Varianza Multivariado no paramétrico, no se encontraron diferencias significativas entre las dietas de las especies analizadas (MANOVA; $F = 4.12$, $p < 0.005$).

Relación entre variables morfológicas y depredadores

Para estimar la relación entre los rasgos morfológicos de las cinco especies se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Los tres primeros ejes explicaron el 91.7% de la variación total en el espacio morfológico. El primer componente (54.8%) estuvo influenciado por el tamaño de los dientes comisurales (alto: *ALC* y ancho: *AC*), el de los dientes sinfisiales (alto: *ALS* y ancho: *AS*) y por el ancho de ambos lados del cartílago (cartílago derecho: *CARTD* e izquierdo: *CARTI*) (Anexo E).

Rhinoptera steindachneri y *D. dipterura* (machos y hembras) presentaron los mayores registros positivos sobre el primer componente y se caracterizaron por mostrar los dientes con mayores dimensiones: ancho y alto; además de que ambos cartílagos fueron robustos. De manera particular, estas especies fueron las que manifestaron las mayores variaciones en cuanto a las características mandibulares. Hacia la parte media del plano de ordenación se agruparon machos y hembras de *U. rogersi* y *R. glaucostigma*, dado que compartieron algunas de las características que definieron los extremos de este componente (ambas presentan un tamaño similar en los dientes). En el extremo negativo, se encontraron machos y hembras de *U. nana* quienes presentaron los valores menores en el tamaño de los dientes y en el ancho de los cartílagos (Fig. 36).

Las variables de mayor peso para el segundo componente (27.7%) fueron la abertura mandibular (*ABM*), el ancho mandibular (*AM*), el número de series de dientes del cartílago de Meckel (*SECM*) y el ancho de la parte izquierda del cartílago (*CARTI*). Para este componente se evidenció una relación inversa entre la talla de los dientes (sinfisiales y comisurales) y su forma, con respecto a las otras variables (Anexo E).

Hacia el extremo positivo del segundo componente se ubicaron los organismos de ambos sexos de las especies *D. dipterura* y *R. glaucostigma*. Estas especies presentaron similitudes en cuanto a la abertura mandibular (≈ 3.4 cm en promedio). Al igual que las especies anteriores, los machos de *U. rogersi* mostraron el mayor número de series de dientes en el *CM*. En la parte media de este componente, se encontraron machos y hembras de *R. steindachneri*, éstas últimas con valores un poco más altos a los machos referentes al número de series de dientes del *CM* y del ancho mandibular. Finalmente los individuos de ambos sexos de *U. nana* y las hembras de *U. rogersi* se ubicaron hacia el extremo negativo, además se caracterizaron por presentar el mismo número de series en el *CM* (nueve series) (Fig. 36).

Las variables que mejor explicaron la variación encontrada tanto en el primer componente como en el segundo, estuvieron correlacionadas entre sí positivamente en la mayoría de los casos, la única variable que presentó una correlación negativa respecto al resto, fue el número de series de dientes del cartílago de Meckel (Anexo E).

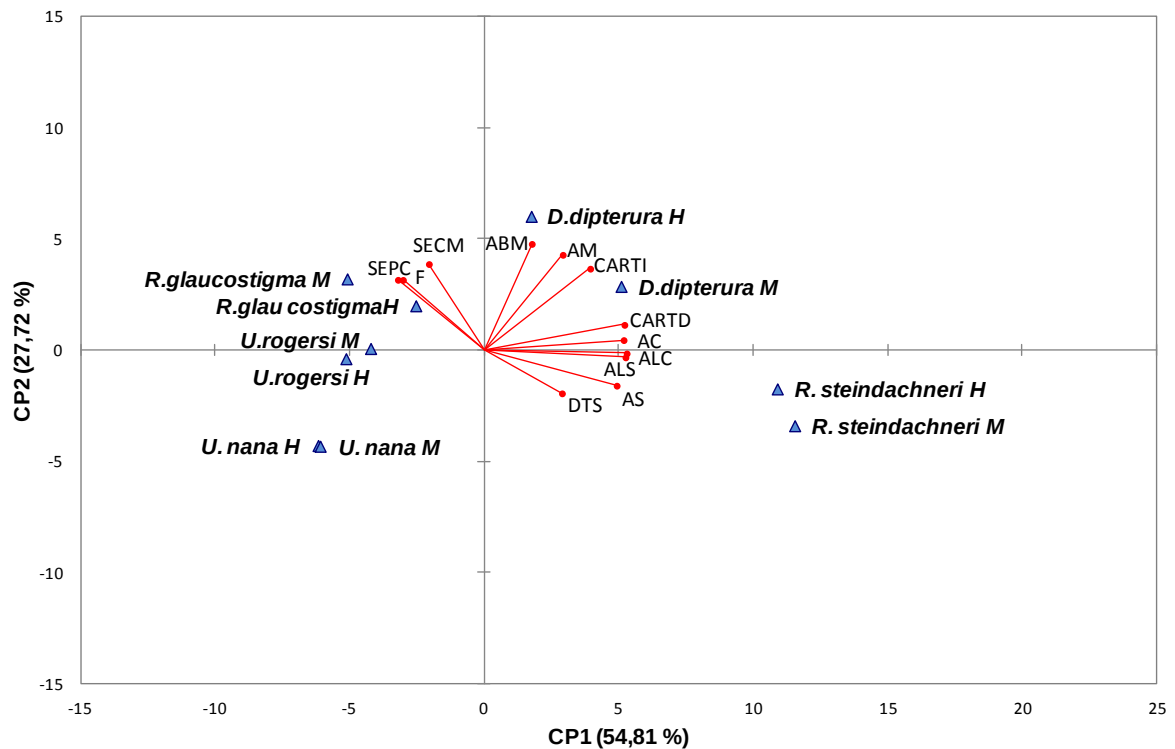


Figura 36. Componentes principales de las variables morfológicas (rojo) analizadas en las especies de batoideos (azul). H = Hembra; M = Macho; AC = Ancho de dientes comisurales; ALC = Alto de dientes comisurales; AS = Ancho de dientes sinfisiales; ALS = Alto de dientes sinfisiales; F = Filas de dientes totales; SECM = Series de dientes del cartílago de Meckel; SEPC = Series de dientes del palatoc cuadrado; CARTD = Ancho de la parte derecha del cartílago; CARTI = Ancho de la parte izquierda del cartílago; DTS = Forma de los dientes; AM = Ancho mandibular y ABM = Abertura mandibular.

Relación entre variables morfológicas y tróficas

De acuerdo a sus características morfológicas y tróficas (%IIR) *R. steindachneri* y *D. dipterura* fueron las especies que más se diferenciaron (Tabla 20), debido al tipo de dientes que presentan. Por otro lado, *R. glaucostigma* mostró el mayor número de dientes, tanto en las series como en las filas, mientras que en *R. steindachneri* se observó lo contrario.

Según el índice de Levins la estrategia de alimentación de todas las especies es de tipo especialista. *U. nana* presentó la menor amplitud y abertura

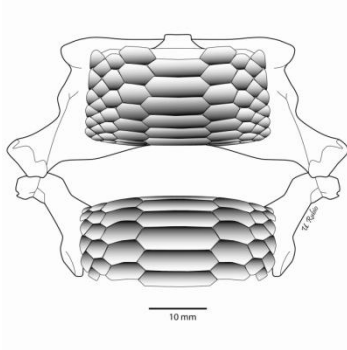
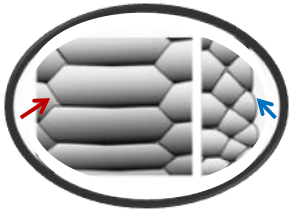
mandibular, ambos sexos coincidieron en el tipo de dentición ($R + P$, PC) y en las preferencias alimentarias (anfípodos del género *Ampelisca*). Para *R. steindachneri* también se presentaron similitudes en el tipo de dentición (forma de pavimento), pero en este caso los machos prefirieron los gasterópodos y las hembras los peces (Tabla 20; Anexo F). La única diferencia observada entre ambas dentaduras, fue que las series de dientes funcionales en los machos se presentaron más desgastadas que en las hembras.

En el caso de *R. glaucostigma* ambos sexos consumieron principalmente anfípodos (*Ampelisca* spp.); asociado a esto, se presentaron diferencias en el tipo de dientes, las hembras exhibieron todos los dientes con coronas lisas (R), mientras que los machos mostraron una mayor variación en la morfología de los dientes: las primeras filas (comisurales) presentaron una pequeña cúspide aguzada, al igual que los dientes de la parte sinfisial, el resto (intermedios) se encontraron con coronas lisas ($R + P$) (Tabla 20; Anexo F).

Los machos de *D. dipterura* se alimentaron preferentemente de camarones de la familia Solenoceridae y, por su parte, las hembras prefirieron los anélidos del género *Epidiopatra*. Estas características pueden estar relacionadas con diferencias en la dentición. Los machos mostraron mayor número de filas de dientes con tres tipos diferentes; en las filas más comisurales, las coronas estuvieron lisas, posteriormente se presentó una hilera con una pequeña cúspide aguzada y finalmente, en los dientes sinfisiales la cúspide fue prominente ($R + P$), por el contrario, en las hembras todos los dientes fueron redondos (R) y con mayor número de series (Tabla 20; Anexo F).

Los machos de *U. rogersi* se alimentaron de manera principal sobre gusanos anélidos y como rasgos asociados presentaron dientes con cúspides puntiagudas (P) y mayor número de series de dientes en ambos cartílagos. En contraste, las hembras consumieron en su mayoría anfípodos (*Ampelisca* spp.), estas preferencias se relacionaron con una dentición con cúspides redondas y con mayor número de filas (Tabla 20; Anexo F).

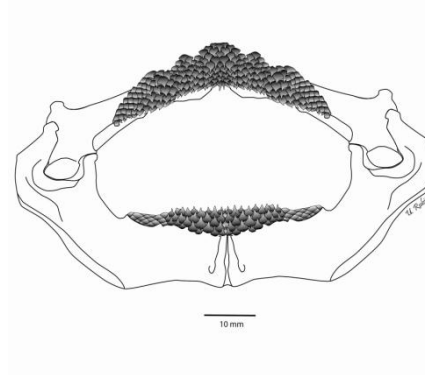
Tabla 20. Comparación entre las especies de batoideos analizados, de acuerdo a las características morfológicas de su estructura mandibular y de su dieta. AM = Amplitud mandibular; AbM = Abertura mandibular; R = Redondo; P = Puntigrado; R+P = Redondo y puntigrado; E = Especialista; PC = Palatocadrado; CM = Cartílago de Meckel.

<i>Batoideo</i>	Estrategia de alimentación (Presas %IIR)	Forma mandibular	AM	AbM	Tipo de dientes	Series de dientes	Filas de dientes	Tipo de hábitat
<i>R. steindachneri</i> ♂	(E) Gasterópodos		4,7	2,2		5 - 9 PC; 5 - 9 CM	5 - 7 PC; 7 - 8 CM	Demersal
<i>R. steindachneri</i> ♀	(E) Peces		5,3	2	Forma de pavimento	7 - 9 PC; 7 - 10 CM	7 PC; 7 CM	Demersal

D. dipterura

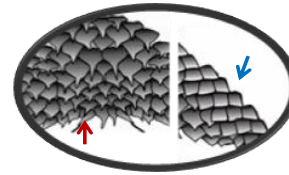


(E)
Solenoceridae



7,1

3,7



10 mm

R+P

7 - 9 PC;

6 - 12 CM

41 PC;

45 CM

Demersal

D. dipterura



(E)
Epidiopatra
spp.

7,5

3,6

Redondos

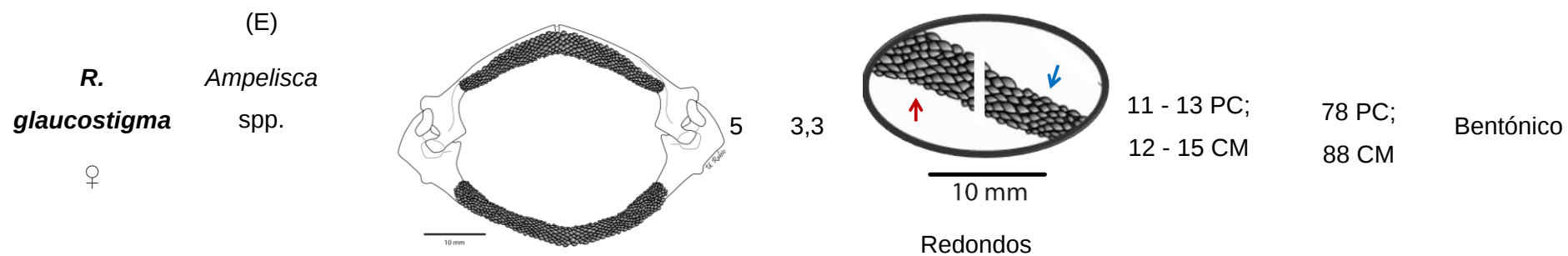
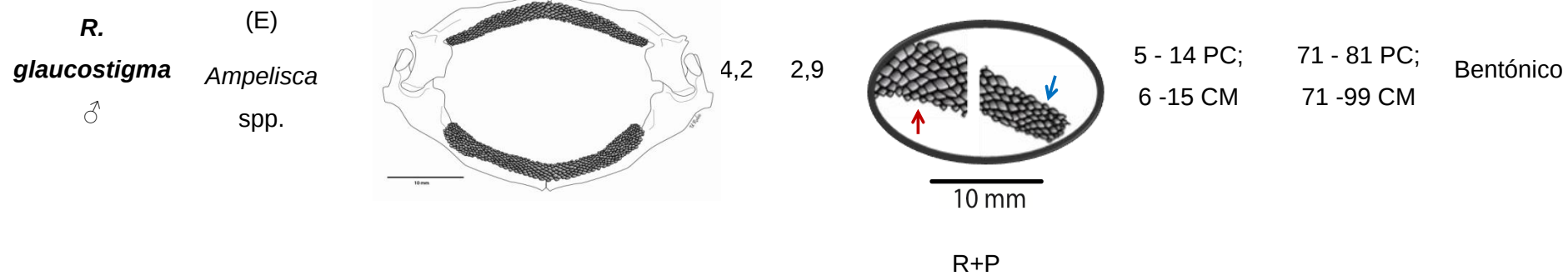
7 - 11 PC;

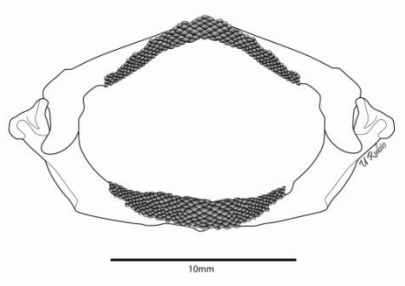
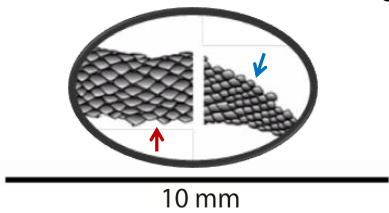
9 - 16 CM

38 PC;

43 CM

Demersal



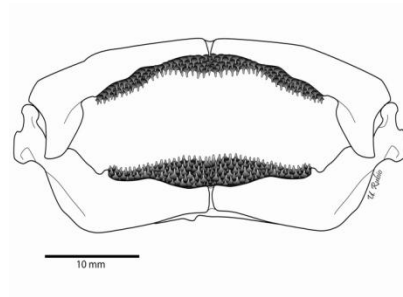
<i>U. nana</i> ♂	(E) <i>Ampelisca</i> spp.	1,9	1		7 - 9 PC; 6 - 12 CM	35 - 37 PC; 33 - 35 CM	Bentónico
 							
<i>U. nana</i> ♀	(E) <i>Ampelisca</i> spp.	1,7	0,9	R+P PC	6 - 9 PC; 7 -11 CM	32 - 37 PC; 33 - 37 CM	Bentónico

U. rogersi



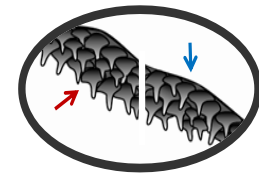
(E)

Anélidos



3,1

1,7



10 mm

P

7 - 11 PC;
9 - 14 CM

38 - 39 PC;
32 - 40 CM

Bentónico

U. rogersi



(E)

Ampelisca
spp.

4,8

1,7

Redondos

8 - 10 PC;
8 - 10 CM

46 PC;
40 CM

Bentónico

Para conocer la posible relación entre las variables morfológicas y las tróficas se empleó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), el cual fue realizado con base a los valores del índice numérico.

El ACC indicó una alta correlación entre la morfología y la dieta. La suma de los eigenvalores de los primeros dos ejes definidos por el ACC fue de 0.82 (Anexo G). Esta es una medida de cuánta variación en las variables tróficas (%N) se explica por los datos de las variables morfológicas. Para este análisis el 82% de las diferencias en la composición alimentaria, se explica por la variación en los datos morfológicos.

De esta manera, el análisis permitió registrar la relación encontrada entre los moluscos (gasterópodos y bivalvos), sipuncúlidos, ofiuros, escafópodos y peces con la forma de los dientes (*DTS*) de *R. steindachneri* (machos y hembras), incluyendo el ancho de los dientes sinfisiales (*AS*), el cual representa para esta especie los valores más significativos en comparación con el resto (Fig. 37).

El consumo preferencial de crustáceos (anfípodos, braquiuros, camarones, langostillas, isópodos) por parte de machos y hembras de *R. glaucostigma* y *U. nana* mostró una relación alta respecto a la forma y número de filas de dientes (*F*). Siendo *R. glaucostigma* la especie que presentó el mayor número de dientes en promedio para ambos cartílagos (*PC* y *CM*) (Fig. 37).

Urotrygon rogersi y *D. dipterura* consumen cantidades importantes de camarones, anélidos, estomatópodos, moluscos, al igual que otras especies de crustáceos. Este tipo de dieta se vio influenciada de manera principal por la amplitud (*AM*) y abertura (*ABM*) mandibular, así como por el número de series de dientes de ambos cartílagos (*SEPC* y *SECM*), por el ancho de la parte derecha e izquierda de estos (*CARTD* y *CARTI*) y por el ancho (*AS* y *AC*) y alto (*ALS* y *ALC*) de los dientes sinfisiales y comisurales (Fig. 37).

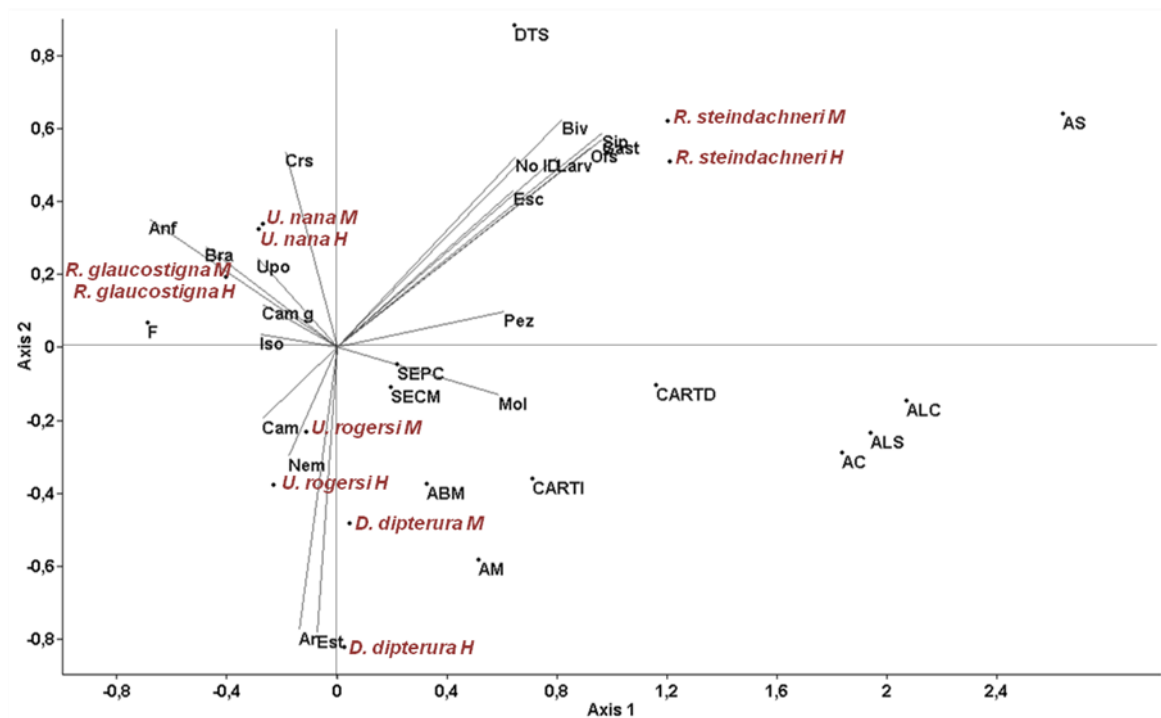


Figura 37. Proyección ortogonal del ACC entre los principales grupos tróficos (%N) y las variables morfológicas de cinco especies de batoideos. H = Hembra; M = Macho; Anf = Anfípodos; An = Anélidos; Biv = Bivalvos; Bra = Braquiuros; Cam = Camarones; Camg = Camarones grandes; Crs = Crustáceos; Ofs = Ofiuros; Est = Estomatópodos; Esc = Escafópodos; Gast = Gasterópodos; Iso = Isópodos; Larv = Larvas; Mol = Moluscos; Nem = Nemátodos; Pez = Peces; Sip = Sipuncúlidos; Upo = Langostillas del género *Upogebia*; AC = Ancho de dientes comisurales; ALC = Alto de dientes comisurales; AS = Ancho de dientes sinfisiales; ALS = Alto de dientes sinfisiales; F = Filas de dientes totales; SECM = Series de dientes del cartílago de Meckel; SEPC = Series de dientes del palatocadrado; CARTD = Ancho de la parte derecha del cartílago; CARTI = Ancho de la parte izquierda del cartílago; DTS = Forma de los dientes; AM = Ancho mandibular; ABM = Abertura mandibular.

DISCUSIÓN

Distribución y abundancia

Cuatro de las especies analizadas se distribuyeron ampliamente en toda la plataforma continental del área de estudio (*D. dipterura*, *R. glaucostigma*, *R. steindachneri* y *U. rogersi*). Dos de las especies tuvieron distribuciones más restringidas: *U. aspidura* se localizó con mayor abundancia en Nayarit, mientras que *U. nana* en Sinaloa (Anexo B). Cabe señalar que esta información se encuentra restringida a las estaciones en las cuales se llevó a cabo el muestreo.

Análisis trófico

Durante las dos temporadas de pesca que abarcó el estudio, se encontró un número reducido de estómagos sin contenido alimentario, lo cual puede ser tomado como una señal de que estas especies utilizan la zona como área de alimentación. Así mismo, se puede inferir que las especies estudiadas no muestran una preferencia marcada por alimentarse en un momento especial del día, ya que las capturas abarcaron un ciclo de casi 24 hrs (0:00- 21:30 hrs). Esto se traduce a su vez, en una señal de disponibilidad de alimento elevada, sin embargo, debido a que el estudio no fue realizado con esta finalidad, las conclusiones derivadas del trabajo están delimitadas en las escalas definidas en el mismo.

La mayoría de las presas se encontraron muy degradadas (GD 4) en casi todas las especies excepto en *R. glaucostigma*, en la que la mayoría de los componentes alimentarios presentaron un nivel de digestión reducido (GD 2). Este bajo grado de desgaste observado en las presas, se puede interpretar como señal de un consumo reciente.

Tamaño de muestra

De acuerdo con los resultados de las curvas de acumulación de presas, se determinó que el tamaño de muestra para *R. steindachneri*, *R. glaucostigma* y *U. rogersi*, fue adecuado para la descripción de su dieta. En las demás especies, a pesar de que la curva tiende a la asíntota (señal de un tamaño adecuado), el

tamaño de muestra fue bajo; por lo que se sugiere aumentar el número de organismos para ampliar la descripción de la dieta.

Descripción de componentes alimentarios, estrategia alimentaria y similitud de dietas

Los peces batoideos presentan una gran diversidad de estilos de vida, lo que les faculta a desarrollar una amplia variedad de hábitos alimentarios (Lucifora, 2003). Muchos autores les han atribuido una elevada capacidad para consumir una alta riqueza de presas; en el caso de las especies bajo estudio, las presas de la infauna y epifauna asociadas a los fondos blandos, características que los definen como depredadores bentófagos.

La mayoría de los organismos utilizados para la descripción de las dietas correspondieron a ejemplares maduros; Juanes (1994) reporta que los adultos tienen una capacidad de manipulación de presas mayor, en relación a los juveniles. De la amplia diversidad de presas encontradas en los contenidos estomacales, los crustáceos fueron el grupo taxonómico que contribuyó con un mayor número de especies. Esto coincide con otros trabajos de ecología trófica realizados en batoideos, en los que además de los crustáceos se reportan especies tales como gusanos anélidos, moluscos, equinodermos y teleósteos (McEachran *et al.*, 1976; Capape & Zaouali, 1981; Bauchot, 1987; Pedersen, 1995; Almeida *et al.*, 2000; White *et al.*, 2004; Bizarro & Cailliet, 2005; Shibuya *et al.*, 2005; Scenna *et al.* 2006; Basusta *et al.*, 2007; Ismen *et al.*, 2007; Navia *et al.* 2007; Valadez-González, 2007; De la Rosa, 2010).

Dasyatis dipterura y *R. steindachneri* son las especies que mayores tallas alcanzan y tienen una mayor capacidad para nadar activamente, siendo *R. steindachneri* capaz de realizar grandes migraciones. De acuerdo con los resultados obtenidos, *R. steindachneri* tiende a segregarse por sexo y talla, en este caso, se encontró un mayor número de hembras. Todos los ejemplares fueron inmaduros, debido quizá a que fueron capturados en sus zonas de alimentación. Esto puede ser corroborado por el reducido número de estómagos vacíos y porque se conoce que algunas especies tienden a la segregación en respuesta a la disponibilidad de recursos (Talent, 1976; Wootton, 1990).

Se reporta que la mayoría de las especies del género *Rhinoptera* se alimentan principalmente de moluscos, crustáceos, poliquetos y en menor proporción de equinodermos; algunos autores consideran que estos últimos son presas incidentales (Bigelow & Schroeder, 1953; Schwartz, 1964; Smith & Merriner, 1985; Neer & Thompson 2005; Bizzarro & Cailliet, 2005). Contrario a esto, en el presente estudio se encontró que el ofiuro *O. annulata* fue uno de los componentes alimentarios más importantes en la dieta de *R. steindachneri* de acuerdo al índice de importancia relativa, el resto de las presas (crustáceos, anélidos, teleosteos) se consideran frecuentes pero poco importantes.

Los camarones decápodos, gusanos anélidos y estomatópodos sobresalieron dentro de la dieta de *D. dipterura*, mientras que los moluscos figuraron como presas ocasionales e incluso raras. En estudios realizados para especies congéneres (*D. sabina*), se ha encontrado que además de los crustáceos, los moluscos se encuentran entre las presas más importantes (Mansueti, 1960; Thorson, 1983; Stokes & Holland, 1992; Gilliam & Sullivan, 1993; Ebert & Cowley, 2003; Bizzarro & Cailliet, 2005). Por otra parte, también se reporta a los teleósteos (*D. centroura*, Mansueti, 1960) como presas dominantes, observaciones que no coinciden con lo encontrado en este estudio donde la abundancia de teleósteos fue baja (Anexo B). Estudios realizados en el Pacífico Colombiano, reportan como presas principales de *D. longa* a los estomatópodos del género *Squilla* (Bohórquez-Herrera, 2006; Navia *et al.*, 2007), hallazgos que coinciden con los encontrados en el presente estudio para *D. dipterura*.

Sobre el género *Rhinobatos*, existen varios trabajos a nivel mundial en los que se destaca a los crustáceos decápodos como las presas dominantes (Capape & Zaouali, 1981; Talent, 1982; Bauchot, 1987; White *et al.*, 2004; Shibuya *et al.*, 2005; Basusta *et al.*, 2007; Ismen *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2007). Sin embargo, pocos estudios se han realizado sobre las cuestiones tróficas de la guitarra *R. glaucostigma*. Entre ellos se encuentran los trabajos de Valadez-González (2000, 2007), quien identificó a los estomatópodos como los componentes alimentarios principales, resultados que difiere con este trabajo cuya presa principal fueron los anfípodos del género *Ampelisca*.

Entre las especies del género *Urotrygon*, a pesar de que los crustáceos son las presas dominantes, se observaron ciertas preferencias hacia grupos en particular. *U. nana* y *U. rogersi*, son las especies que presentaron la mayor similitud en cuanto a sus dietas, ya que en ambas destacan los anfípodos (*Ampelisca* spp.) y los anélidos; mientras que en *U. aspidura* las presas principales fueron los decápodos y camarones de la familia Processidae. Estos resultados coinciden con los reportados para otras especies del género en el Pacífico Oriental Tropical (Valadez-González, 2000; 2001; Valadez-González *et al.*, 2001; Valadez-González, 2007; Navia *et al.*, 2011) y en otras parte del mundo (Platell *et al.*, 1998; Almeida *et al.*, 2000).

Con base a la aproximación del método gráfico de Olmstead-Tukey se observó que *R. glaucostigma*, *R. steindachneri* y *U. rogersi*, no presentan una estrategia alimentaria definida (oportunistas), condición reportada en otras especies de batoides en el Atlántico (Brickle *et al.*, 2003; Mabragaña & Giberto, 2007). Se propone tal condición para estas especies debido a que incidieron de manera preferencial sobre un número reducido de presas (dominantes), además de que consumieron otros organismos que fueron constantes aunque poco abundantes. Estos resultados no coinciden con los encontrados a partir del índice estandarizado de Levins, en el cual se observó que estas especies muestran una estrategia especialista.

El resto de las especies (*D. dipterura*, *U. aspidura* y *U. nana*) mostraron una tendencia hacia la especialización; resultado que coincide con lo obtenido a partir del índice estandarizado de Levins, cuyos valores las califican como especies especialistas, destacando que cada especie presenta una selectividad marcada hacia un determinado tipo de presas que son dominantes en la dieta. Cabe resaltar que en algunas especies, a pesar de que sus dietas están constituidas por una riqueza de presas relativamente elevada como es el caso de *R. glaucostigma*, los valores de amplitud de dieta fueron de los más bajos ($B_i = 0.02$). En términos generales, todos los valores de amplitud de dieta fueron bajos; condición que define a especies con preferencias hacia un determinado tipo de presas (Fig. 10, 12, 14, 16, 18 y 20). Las diferencias en la amplitud de la dieta son el reflejo de adaptaciones morfológicas y conductuales, como es el caso de *D. dipterura* y *R. steindachneri*, que presentan mayor capacidad para desplazarse y

buscar a sus presas (Lucifora *et al.*, 2000; Heithaus, 2001; Simprendorfer *et al.*, 2001).

Asimismo, se ha reportado que la selectividad hacia ciertos grupos de presas está determinada en gran medida por las características morfológicas del depredador y la disponibilidad y diversidad de las presas que puedan consumir (McDonald & Green, 1986; Heithaus, 2001; Hajisamaea *et al.*, 2003). De esta manera, se menciona que la especialización permite la optimización en el uso de los alimentos y, por ende, la coexistencia entre especies simpátricas a través de la repartición de recursos, ya sea referente al tipo de presas ó al hábitat que comparten (Pianka, 1973, Ross, 1986; Sala & Ballesteros, 1997; Wootom, 1998; Brännäs, 2008).

Diversos estudios han estimado la similitud de la dieta entre diferentes especies (Muto *et al.* 2001; Ebert & Cowley, 2003; Navia *et al.* 2007), argumentando que la especialización hacia cierto tipo de presas, produce un menor traslapo trófico. Para este estudio las especies con valores de similitud y especialización trófica más significativos fueron: *R. glaucostigma* y *U. aspidura* ($I_{BC} = 0.46$), debido a que consumen principalmente camarones de la familia Processidae, lo que podría generar competencia si el recurso llegara a escasear. Dicho escenario es posible en las comunidades bentónicas del Pacífico Tropical Oriental, debido a la práctica de pesca de camarón la cual se lleva a cabo con artes de arrastre de fondo; actividad que además de perturbar los fondos marinos, también modifica la estructura y abundancia de las comunidades biológicas asociadas a los fondos blandos (Kaiser & Spencer, 1994; Groenewold & Fonds, 2000; Blaber *et al.* 2000).

Por otro lado, *R. steindachneri* y *U. aspidura* fueron las especies con menor similitud, lo que revela poca competencia potencial para competir por los recursos puesto que muestran preferencias más definidas (jaibas de la familia Portunidae y camarones de la familia Processidae, respectivamente). El hecho de que la dieta de las especies muestre variaciones significativas dificulta la posibilidad de asignarlas a categorías tróficas preestablecidas. Sin embargo, de manera general para las temporadas de pesca 2006-2007 y 2007-2008 se propone la formación de tres gremios tróficos: I) especies que consumen principalmente camarones; II)

especies que inciden indistintamente sobre crustáceos, moluscos, anélidos y equinodermos y III) especies que se alimentan en su mayoría de crustáceos y anélidos. Con dichas agrupaciones se intenta probar la repartición de recursos alimentarios entre las especies, evento que posiblemente se genera por la coexistencia de las seis especies en el mismo sitio. Las diferencias en las dietas probablemente se deban a la abundancia de las presas, la morfología del aparato mandibular (talla, estructura de la boca, dentición) y al comportamiento de alimentación (Targett, 1978; Hyndes *et al.*, 1997; White *et al.*, 2004). Además de que se sabe que los peces pueden ocupar distintos sitios para alimentarse de presas diferentes, o utilizar los recursos en diferentes etapas de sus ciclos de vida (Schoener, 1983; Ross, 1986).

La repartición de los recursos entre las especies analizadas podría relacionarse con la especialización de cada una de ellas por algunos tipos presa. Se ha documentado que algunas especies de peces cuando localizan un área con una cantidad considerable de recursos alimentarios, tratan de aprovecharla al máximo, lo que les implica un menor gasto energético en la búsqueda y selección de presas (Granados, 1996). Asimismo, el éxito de búsqueda está influenciado por las tasas de encuentro (depredador-presa) y por la probabilidad de un ataque exitoso (Osenberg & Mittelbach, 1989; Wainwright & Richard, 1995).

La frecuencia elevada de anfípodos y de otros crustáceos en las dietas de los diferentes batoideos, sugiere de forma indirecta la abundancia de estos organismos en la plataforma continental de Nayarit-Sinaloa (Villalobos-Hiriart *et al.*, 1996). Además de las presas dominantes, también se encontraron grupos de presas frecuentes pero con poca abundancia en los contenidos estomacales; esto aporta indicios sobre la flexibilidad en la alimentación de las especies bajo estudio, ya que especies con dietas similares pueden coexistir al disminuir la competencia por los recursos de manera inter e intraespecífica.

Análisis morfológico

Las variaciones respecto a las preferencias alimentarias y utilización diferencial de las presas, se ven influenciadas por la manera en que se captura el alimento. En los batoideos la selección de presas no se da solamente por la

palatabilidad, sino también por adaptaciones morfológicas del aparato bucal. Estructuras como el palatoc cuadrado, el cual no se encuentra fusionado al neurocráneo (suspensión mandibular euhióstílica), facilitan la proyección de la mandíbula y, por tanto, facultan al organismo para explotar presas enterradas en el sustrato (Wootton, 1992; Luczkovich *et al.*, 1995; Summers, 2000; Dean & Motta, 2004a). Asimismo, la captura de las presas también está influenciada por la forma y el número de dientes, que determinan su capacidad para arrancar, triturar, sujetar, cortar, morder, raspar o excavar el alimento (Köppel, 1970).

Liem (1980) propuso tres categorías de acuerdo con los modos de alimentación en los peces: manipular, engullir y succionar; ésta última es característica en los batoideos. Cuando se practica de manera exclusiva la alimentación por succión los dientes no interactúan con las presas, de modo que no intervienen en la captura del alimento y por tanto, no es necesario disponer de una determinada dentición. Contrario a lo que sucede con la manipulación de las presas, donde los dientes desempeñan funciones variadas para la explotación de una alta diversidad de organismos bentónicos. Finalmente, al momento de engullir, los dientes pueden intervenir en la captura apresando o sujetando a las presas (Davis & Birdsong, 1973; Liem, 1980).

Los batoideos al igual que otros condríctios, experimentan a lo largo de su vida cambios en sus patrones de dentición; poseen una dentadura polifiodonta, lo que significa que se desarrollan en filas, donde los dientes viejos que se desprenden durante la alimentación o por algún otro evento, son reemplazados por dientes nuevos en intervalos de tiempo regulares. Las tasas de reemplazo son propias para cada especie y se ven afectadas por diferentes factores, tales como la edad, el tipo de alimentación, los cambios estacionales y las épocas de reproducción. Estas últimas han sido ampliamente estudiadas debido a que se han observado cambios en la dentición, sobre todo en los machos de varias especies, entre ellos de la familia Dasyatidae (McEachran, 1977; Compagno, 1988; Kajiura y Tricas, 1996).

Los resultados obtenidos del análisis de las placas dentarias, revelaron una homodoncia sexual (mismo tipo de dientes en ambos sexos) entre juveniles de *R. glaucostigma*, así como una heterodoncia (dientes de diferente forma y tamaño) entre machos y hembras maduros. Esta heterodoncia sexual también fue

observada en los ejemplares de *D. dipterura* y *U. rogersi*, los cuales fueron todos maduros. De esta manera, los machos presentaron coronas con cúspides pronunciadas, mientras que en las hembras todas las coronas fueron lisas; este patrón de dimorfismo sexual en la dentición es común en los batoideos (Kajimura & Tricas, 1996; Sáez & Lamilla, 2004; Braccini & Chiaramonte, 2002; Castillo Geniz, *et al.*, 2007). Aparte de los cambios en la dentición, también se han observado cambios en la forma de la boca conforme los organismos se acercan a la madurez; sin embargo, en la mayoría de los trabajos relacionados, no se ha demostrado que estas variaciones morfológicas sean debidas a cambios en la dieta, por lo que son atribuidas a conductas reproductivas (McEachran, 1976; Smale & Cowley, 1992; Kajiura & Tricas, 1996; Morato *et al.*, 2003).

En lo particular, se observó que ambos sexos de las especies *D. dipterura*, *U. rogersi* y *R. glaucostigma*, inciden sobre el mismo tipo de presas, pero difieren en las proporciones en que las consumen; en cada uno de los sexos se destacaron pocos componentes alimentarios.

Se sabe que la función de los dientes en la mayoría de los casos está determinada por la forma, de manera que los dientes heterodontos observados en los machos de *D. dipterura*, podrían desempeñar diferentes roles durante el proceso de la captura y manipulación de las presas (Applegate, 1965). Por otro lado, se ha descrito que la presencia de dientes largos con cúspides puntiagudas, como los observados en los machos maduros de *D. dipterura* y *U. rogersi*, sirven para atrapar o sujetar presas encontradas en el sustrato (p. e. gusanos anélidos) antes de tragarlas.

Como se mencionó, los batoideos despliegan diferentes estrategias para capturar el alimento, entre éstas se encuentran las observadas en aquellas especies que buscan a sus presas enterradas en el sustrato, abatiendo las aletas pectorales y/o por extracción hidráulica, expulsando chorros de agua por la boca (Muto *et al.*, 2001). Esto indica que las diferencias en la morfología bucal o comportamiento de forrajeo, permiten a estas especies explotar una mayor diversidad de presas en distintas facies del sustrato. En algunas especies del género *Urotrygon*, se ha observado que la dieta está restringida principalmente a crustáceos epibentónicos; sin embargo, también emplean la succión para extraer a los organismos de la infauna (McEachran *et al.*, 1976; Platell *et al.*, 1998).

Ejemplares de ambos sexos de *R. glaucostigma*, incidieron con igual intensidad sobre la misma presa (el anfípodo *Ampelisca* spp.). Esta especie de batoideo captura a sus presas por succión, mediante la proyección del palatoc cuadrado que permite una manipulación más eficiente del alimento. En las guitarras (género *Rhinobatos*), este cartílago está libre para proyectarse ventralmente hacia el sustrato, pero está limitado por la extensión de la depresión del cartílago de Meckel y por la elasticidad de los músculos de la mandíbula y pliegues de piel, que lo conectan con el cráneo (Wilga & Motta, 1998). Cuando las guitarras localizan una presa, ésta es inmovilizada en la superficie del sustrato con ayuda del rostro, enseguida es succionada y atrapada con la boca; se ha documentado que este modo de captura no requiere de un gasto energético elevado (White *et al.*, 2004; Wilga & Motta, 1998). Lo anterior podría estar asociado con la gran cantidad de presas encontradas en los estómagos de *R. glaucostigma*, que incluyen anfípodos los cuales a pesar de ser de tallas pequeñas y son fácilmente digeribles, pueden contribuir a la ganancia energética debido a la abundancia en la que se encuentran en los fondos marinos.

Debido a que los machos maduros de *R. glaucostigma* presentaron variaciones en sus dentaduras (dientes con cúspide puntiaguda y pequeña hacia las comisuras y en la región sinfisial), se asume que estos se encontraban en preparación para el evento reproductivo, sin embargo es necesario realizar estudios para corroborarlo. En las hembras adultas todos los dientes fueron redondos, al igual que en los organismos juveniles (machos y hembras), resultados que difieren con los encontrados por De la Rosa-Meza (2010), quien reporta la presencia de dientes con cúspides puntiagudas en hembras maduras.

Rhinoptera steindachneri no mostró un dimorfismo sexual dentario, lo cual tampoco ha sido observado en otras especies del género (Nishida, 1990). *R. steindachneri* y *U. nana*, fueron las únicas especies en las que ambos sexos mostraron el mismo tipo de dientes. Para *R. steindachneri* los moluscos (en machos) y los peces (en hembras) fueron las presas más importantes; esta especie se alimenta en gran medida de presas bentónicas con exosqueletos duros, por lo que presenta una dentición en forma de placas a los que se les ha asignado una función trituradora. Sin embargo se ha observado en especies de tiburones (p. e. *Mustelus* spp.) que pese a presentar el mismo tipo de dentición

(en forma de pavimento), las dietas son completamente diferentes, alimentándose de manera principal sobre peces. En *Rhinoptera bonasus* se ha documentado que el arreglo de los dientes (en forma de pavimento) están interconectados de tal manera que la fuerza ejercida por un diente se distribuye hacia el resto de la dentadura, lo que resulta en una mayor eficiencia para la trituración de las presas (Cailliet *et al.*, 1986; Maschner, 2000).

Tricas, (1985) en su estudio acerca del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), menciona que la forma del palatocuadrado y del cartílago de Meckel también influyen en los mecanismos de alimentación. Para este estudio *R. steindachneri*, fue la especie con mayor variación en cuanto a la dieta (Fig. 11) y forma de la estructura mandibular (Fig. 26). A diferencia de las otras especies analizadas, el gavián presenta mandíbulas extremadamente robustas, donde el palatocuadrado y el cartílago de Meckel muestran diferencias muy marcadas; en ambos sexos, la sínfisis mandibular se encuentra completamente fusionada y el palatocuadrado es de forma plana con una pequeña proyección en la parte media y con sus extremos redondeados. Mientras que el cartílago de Meckel, presenta una forma cóncava con los extremos aguzados (Fig. 26).

La estructura mandibular con dientes arreglados en forma de pavimento representa una característica propia del género *Rhinoptera* que se asocia con el tipo de hábitos alimentarios. En este caso presas con exosqueletos duros que requieren de mayor fuerza para ser trituradas (durofagia). La presencia de cartílagos robustos en el área de inserción muscular garantiza una mordida más eficiente. En este mismo género se ha observado que el diseño bucal de las especies está arreglado de tal manera que están facultadas para expulsar el alimento no asimilable (Smith & Merriner, 1985).

Al igual que el resto de las especies analizadas, *R. steindachneri* también emplea el mecanismo de succión para alimentarse, lo que se relaciona con el consumo elevado de presas pequeñas con cuerpos blandos como los anélidos, sipuncúlidos y anfípodos. Para este género en especial se han observado otro tipo de adaptaciones y mecanismos de captura; por una parte, emplean una combinación entre la succión y la extracción hidráulica para exponer a las presas, a partir de una serie de movimientos repetidos de abertura y cierre de la boca con

los que generan flujos de agua dentro y fuera de la cavidad bucal, que les permite separar las presas de la arena. Asimismo, los lóbulos cefálicos son deprimidos para formar una cámara alrededor de las presas, la cual permite que la succión sea más eficiente, además de que ambos lóbulos se mueven de manera independiente y ayudan a empujar la comida hacia la boca (Smith & Merriner, 1985; Sasko *et al.*, 2006).

Dentro de la dieta de *R. steindachneri* se destacó una proporción elevada de ofiuros, moluscos y anélidos, todos con diferentes grados de digestión. Con base en estos resultados se sugiere que *R. steindachneri* es capaz de discriminar entre diferentes tipos de presas y, puede alternar como estrategia de alimentación, la succión o la trituración; incluso puede emplear una combinación de ambos mecanismos. Los resultados que se presentan, difieren de los obtenidos en otros estudios relacionados con el género, donde se menciona que estas especies centran su dieta en el consumo de bivalvos (Smith & Merriner, 1985; Collins *et al.*, 2007). De esta manera *R. steindachneri* puede ser caracterizada como una especie que puede modificar su dieta dependiendo de las presas disponibles en el medio.

En el caso de *U. nana*, los anfípodos del género *Ampelisca* fueron el alimento más abundante para ambos sexos. Estas presas alcanzan tallas muy pequeñas por lo que son rápidamente digeribles, sin embargo, tienen poco valor calórico razón por la cual se debe consumir una gran cantidad de estos para cubrir los requerimientos energéticos (Wainwright & Richard, 1995). En esta especie de *Urotrygon*, se observó un arreglo particular en cuanto a la dentición: tanto machos como hembras presentaron en su mayoría, dientes con cúspides redondas (*R*), aunque en las diez hileras más sinfisiales del palatoc cuadrado, los dientes mostraron una pequeña cúspide que fue más marcada en las hembras. Este tipo de dentición no es frecuente dentro de los batoides; no obstante, debido a que ambos sexos mostraron el mismo patrón, no se considera una tendencia ligada al sexo, sino más bien a la eficiencia alimentaria. En algunas especies de peces la dentición se modifica en función de la disponibilidad estacional de las presas, algo que posiblemente puede estar ocurriendo en *U. nana*. Sin embargo, esta característica no puede ser afirmada debido a que el

estudio no abarcó cambios estacionales, por lo que es necesario llevar a cabo trabajos sobre este tema.

En la mayoría de las especies bajo estudio, ambos cartílagos (izquierdo y derecho) se presentaron separados por medio de la sínfisis mandibular, la cual es flexible (excepto en *R. steindachneri*). De esta manera los batoides pueden manipular mejor a sus presas, ya que pueden acomodarlas de manera indistinta hacia cualquiera de los lados dentro de la boca (Summers, 2000; Dean *et al.*, 2005b). Se encontró una alta incidencia sobre organismos de la infauna, lo cual ha sido reportado para organismos que muestran un mayor número de hileras de dientes (McEachran *et al.*, 1976) como en el caso de las especies analizadas, donde además, el tamaño de los dientes disminuye de la parte sinfisial a la comisural. Este patrón, ha sido observado en algunas especies del género *Dasyatis* (Nishida, 1990) y *Raja* (Sáez & Laminilla, 2004); se argumenta que los dientes comisurales al ser más pequeños, facilitan el cierre de la mandíbula.

Existen algunas controversias acerca del dimorfismo sexual dentario, Feduccia & Slaughter, (1974), mencionan que este dimorfismo se presenta en respuesta a una mayor eficiencia en la alimentación, debido a que se puede disminuir la competencia intraespecífica; otros señalan que lo anterior se relaciona con cuestiones reproductivas, donde los machos maduros son los que muestran mayor variación respecto a la forma de los dientes, debido a que deben sujetar a la hembra durante la copula. Tal es el caso de las especies *Urolophus concentricus*, *D. americana*, *D. akajei* y otras especies del género *Raja*, en las que también se ha reportado la presencia de espinas en las aletas pectorales durante la época reproductiva (McEachran, 1975; Brockman, 1975; McCourt & Kerstitch, 1980; Chapman *et al.*, 2003).

Con base en los resultados obtenidos, se puede señalar la presencia de dietas similares en especies con dimorfismo sexual dentario (*U. rogersi*, *R. glaucostigma*), lo que sugiere que el dimorfismo puede estar más relacionado con el comportamiento reproductivo, que con los hábitos alimentarios. Sin embargo, en *D. dipterura* a pesar de que no se registró un consumo diferencial en términos de grandes grupos, sí se presentaron diferencias a nivel específico. Dado que el tamaño de muestra analizado fue muy pequeño, resulta necesario aumentar el número de organismos para poder llegar a una conclusión más

contundente sobre esta especie en particular. En el caso de *U. nana* se observó que en ambos sexos tanto el tipo de dientes como la dieta no presentaron diferencias, lo cual nos lleva a pensar que esta adaptación se encuentra relacionada con la eficiencia alimentaria.

A pesar de que la morfología juega un papel importante sobre la captura de los recursos, la disponibilidad de estos también es un factor trascendental al igual que el desempeño de las especies depredadoras (Wainwright y Barton, 1995). Las variables seleccionadas para el análisis morfológico (p. e., el tamaño de la boca y la forma de los dientes), han sido empleadas por otros autores para determinar la influencia de la dieta sobre la morfología (Gatz, 1979a; Kotrschal, 1989; Witte *et al.*, 1990). Al relacionar estas variables, se encontró que los machos y hembras de *R. steindachneri* y *D. dipterura*, se caracterizan por mostrar los dientes con mayor tamaño y cartílagos más robustos.

Los estudios de ecomorfología tratan de explicar la relación existente entre las características ecológicas (principalmente la composición trófica) y morfológicas (p. e., estructura del aparato mandibular). Para conocer dicha relación, los análisis de correlación han sido una de las herramientas más utilizadas como primera aproximación (Motta *et al.*, 1995). Al respecto, se determinó una alta correlación entre la morfología y la dieta. El 82% de las diferencias en la composición alimentaria se explican por la variación en los datos morfológicos. Se encontró una alta asociación entre el consumo de organismos que presentan estructuras duras como las conchas de los moluscos (gasterópodos y bivalvos) y los exoesqueletos de ofiuros, con la forma y tamaño de los dientes de machos y hembras de *R. steindachneri* (Fig. 37). Esta relación se ha documentado ampliamente para este tipo de especies, las cuales son organismos con tendencia a la durofagia (Smith & Merriner, 1985; Collins *et al.*, 2007).

Se observó que el número de filas de dientes, al igual que la forma de estos, mostraron una alta relación con respecto a la preferencia por cierto grupo de crustáceos, tales como los anfípodos, braquiuros, camarones, langostillas e isópodos por parte de *R. glaucostigma* y *U. nana*. Ambos sexos de *U. nana* y los machos maduros de *R. glaucostigma*, presentaron los dientes sinfisiales con una pequeña cúspide aguzada, en esta última especie se presentó el mayor número

de hileras de dientes en promedio para ambos cartílagos (*PC* y *CM*) (Fig. 37). El número de hileras así como el tamaño pequeño que se presenta en los dientes de estos batoideos, han sido relacionados con el consumo de organismos encontrados dentro del sedimento con tallas relativamente pequeñas, como es el caso de las presas (anfípodos del género *Ampelisca*) consumidas por estas especies (McEachran *et al.*, 1976).

En el caso de *U. rogersi* y *D. dipterura*, se encontró que la incidencia hacia los camarones, gusanos anélidos, estomatópodos, moluscos, otras especies de crustáceos y peces, está influenciada principalmente por la amplitud y abertura mandibular, así como por el número de series de dientes de ambos cartílagos y el tamaño de los dientes sinfisiales y comisurales (Fig. 37). En estas especies las presas presentaron tallas mayores, lo cual se encuentra altamente relacionado con la abertura mandibular. Esta correlación se presenta principalmente en los peces que emplean la succión o que embisten a sus presas, debido a que éstas son tragadas enteras (Luczkovich *et al.*, 1995). Los resultados sugieren que las diferencias en las preferencias alimentarias se corresponden con las diferencias morfológicas, lo que ayuda a explicar la coexistencia entre estos peces cartilaginosos.

CONCLUSIONES



Se encontraron preferencias particulares por especie en cuanto a la dieta; sin embargo, de manera general los invertebrados bentónicos tanto de la infauna como de la epifauna, fueron las presas más importantes en términos del índice de importancia relativa. Los crustáceos fueron los más significativos en la mayoría de las especies, las cuales mostraron una tendencia a la especialización según el índice de Levins.



Se distinguieron tres gremios alimentarios: I) *R. glaucostigma-U. apidura*, quienes consumen principalmente camarones; II) *R. steindachneri*, incide indistintamente sobre crustáceos, moluscos, anélidos, equinodermos y peces) y III) *U. nana-U. rogersi-D. dipterura*, consumen primordialmente crustáceos y anélidos



Las formas más notables en cuanto a los dientes, el tipo de hábitat y las preferencias alimentarias las presentaron *R. steindachneri* y *D. dipterura*.



En la mayoría de las especies se observó un dimorfismo sexual en la dentición, lo cual se reflejó en diferencias intraespecíficas en la dieta. Mientras que en las especies donde ambos sexos mostraron una dentición similar se presentó una preferencia hacia el mismo grupo alimentario.



La disponibilidad de recursos permite la convivencia de estas especies de batoideos, donde la repartición de recursos entre sexos es debida a las diferencias en las proporciones consumidas, más que a diferencias entre especies presa.



Las diferencias en las preferencias alimentarias se corresponden con las diferencias morfológicas, lo que ayuda a explicar la coexistencia entre estas especies de peces cartilaginosos.

RECOMENDACIONES

- De acuerdo a la información generada a partir del presente estudio, se recomienda realizar estudios sobre la conducta a través de videos, debido a que el comportamiento de los animales es un factor determinante en los hábitos alimentarios, además de considerar los principales músculos involucrados en la cinemática de las mandíbulas.
- También, resulta interesante conocer cómo es la conducta de *Rhinoptera steindachneri* y *U. nana* durante las épocas en las cuales llevan a cabo su reproducción, debido a que el dimorfismo sexual dentario en otras especies de batoideos ha sido más relacionado con las cuestiones reproductivas que con las tróficas.

LITERATURA CITADA

- Abd El-Azis, S. H., A. N. Khali & S. S. Abdel-Magid. 1993. Food and feeding of guitar fish *Rhinobatos rhinobatos* in the Egyptian Mediterranean habit of the common Waters. *Indian. J. Mar. Sci.*, 22: 287-290.
- Allesina, S. & M. Pascual. 2008. Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theor. Ecol.*, 1: 55-64.
- Almeida, Z. S., J. S. Nunes & C. L. Costa. 2000. Presencia de *Urotrygon microphthalmum* (Elasmobranchii: Urolophidae) en aguas bajas de Maranhão (Brasil) y notas sobre su biología. *Bol. Investig. Mar. Cost.*, 29: 67-72.
- Anker, P. S. 1995. Feeding habits of starry ray (*Raja radiata*) in West Greenland waters. *ICES J. Mar. Sci.*, 52(1): 43-53.
- Applegate, S. P. 1965. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias Taurus* Rafinesque. *L. A. County Mus. Contrib. Sci.*, 86: 3-18p.
- Basusta N., S. A. Demirhan, M. Karalar & C. M. Ekic. 2007. Diet of common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos* (L. 1758)) in the Iskenderun Bay (Northeastern Mediterranean). *Rapport Commission Internationale pour la Mer Méditerranée*, 38-426.
- Bauchot, M. L. 1987. Poissons osseux. 891-1421. En: Fischer, W., M.L. Bauchot, & M. Schneider (Ed). *Fiches FAO identification pour les besoins de la pêche*. (Rev1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. Vol. II. FAO, Rome. 761-1530 p.
- Ben-Eliahu, M. N. & D. Golani. 1990. Polichaetes (Annelida) in the gut contents of Goatfishes (Mullidae), with new polychaetae records for the Mediterranean coast of Israel and the Gulf of Elat (Red Sea). *Mar. Ecol.*, 11: 193-205.
- Bethea, D., J. Buckel & J. Carlson. 2004. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Mar. Ecol. Progr.*, 268: 245-264.
- Bigelow, H. B. & W. C. Schroeder. 1953. Sawfishes, guitarfishes, skates, rays, and chimaeroids. Fishes of the Western North Atlantic. *Sears. Found. Mar. Res.*, 1(2): 1-514.
- Bizzarro, J. J. 2005. *Fishery biology and feeding ecology of rays in Bahia Almejas, Mexico*. Master of Science. San Francisco State University. 468p.

- Bizzarro, J. J. & G. M. Cailliet. 2005. Diet, feeding ecology, and ecomorphology of the dominant ray species in Bahía Almejas (Baja California Sur, Mexico). *American Elasmobranch Society Meetings*. Tampa, Florida. 6-11.
- Bizzarro, J. J., W. D. Smith, J. F. Márquez-Farías & R. E. Hueter. 2007. Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fish. Res.*, 137-146.
- Blaber, S. J. M., D. P. Cyrus, J. J. Albaret, C. V. Ching, J. W. Day, M. Elliott, M. S. Fonseca, D. E. Hoss, J. Orensanz, I. C. Potter & W. Silvert. 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 590-602.
- Bohórquez–Herrera, J. 2006. *Aspectos Biológicos y Pesqueros de Elasmobranquios Capturados en el Parque Nacional Natural Gorgona y su Área de Influencia entre 2004 Y 2005*. Tesis de Licenciatura. Fundación Universidad Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Biología Marina. Bogotá. 125p.
- Bohórquez–Herrera, J. 2009. *Ecomorfología alimentaria de algunas especies de peces asociadas a fondos blandos*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN.México. 108 p.
- Braccini, A. & G. Chiaramonte. 2002. Intraspecific variation in the external morphology of the sand skate. *J. Fish. Biol.*, 61: 959-972.
- Brännäs, E. 2008. Temporal resources partitioning varies with individual competitive ability: a test with Artic charr *Salvelinus alpinus* visiting a feeding site from a refuge. *J. Fish Biol.*, 73: 524-535.
- Brickle, P., V. Laptikhovsky, J. Pompert & A. Bishop. 2003. Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands' shelf. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 83: 1119-1125.
- Brockman, F. W. 1975. An observation on mating behavior of the southern stingray, *Dasyatis Americana*. *Copeia*. 784-785.
- Cailliet, G. M., M. S. Love & A. W. Ebeling. 1986. Fishes. A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. 194p.
- Cailliet, G. M. & D. Bedford. 1983. The biology of three pelagic sharks from California waters and their emerging fisheries: a review. *CalCOFI Reptort XXIV*: 57-69.

- Cailliet G., J. A. Musick, C. A. Simpfendorfer & J. D. Stevens. 2005. Ecology and Life History Characteristics of Chondrichthyan Fish. En: *Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes*. UICN SSC Groupe de spécialistes des requins. UICN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni.
- Capape, C. & J. Zaouali. 1981. Etude du regime alimentaire de deux Selaciens communs dans le Golfe de Gabes (Tunisie): *Rhinobatos rhinobatos* (Linne, 1758) et *Rhinobatos cemiculus* (Geoffroy Saint-Hilaire 1817), Archs. *Inst. Pasteur Tunis.*, 56: 285–306.
- Capape, C. & J. Zaouali. 1992. Le regime alimenntaire de al pastenague marbree, *Dasyatis marmorata* (Pisces, Dasyatidae), des eaux Tunisiennes, Vie Millieu 42(34):269–276.
- Cappetta, H. 1987. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, Chondrichthyes II. En: Schultze, H. P. (Ed.) *Handbook of Paleoichthyology*. Gustav Fisher Verlag, (3B), 193 p.
- Cartamil, D. P., J. J. Vaudo, C. G. Lowe, B. M. Wetherbee & K. M. Holland. 2003. Diel movement patterns of the Hawaiian stingray, *Dasyatis lata*: Implications for ecological interactions between sympatric elasmobranch species. *Mar. Biol.*, 142: 841–847.
- Cassemiro, F. A. S., N. S. Hahn & T. F. L. V. B. Rangel. 2003. Diet and trophic ecomorphology of the silverside, *Odontesthes bonariensis*, of the Salto Caxias Reservoir, Rio Iguaçu, Paraná, Brazil. *Neotrop. Ichthyol.*, 1: 127-131.
- Castillo-Geniz, J. L., O. Sosa-Nishizaki & J. C. Perez-Jimenez. 2007. Morphological variation and sexual dimorphism in the California skate, *Raja inornata* Jordan & Gilbert, 1881 from the Gulf of California, Mexico. *Zootaxa*, 1545: 1-16 (2007).
- Chapman, D. D., M. J. Corcoran, G. M. Harvey, S. Malan & M. S. Shivji. 2003. Mating behavior of southern stingrays, *Dasyatis americana* (Dasyatidae). *Environ. Biol. Fishes.*, 68: 241-245.
- Collar, D. & P. Wainwright. 2006. Discordance between morphological and mechanical diversity in the feeding mechanism of centrarchid fishes. *Evolution*, 60: 2575-2584.
- Collins, A. B., M. R. Heupel, R. E. Hueter & P. J. Motta. 2007. Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Mar. Freshwater Res.*, 58: 135-144.

- Colwell, R. & D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52: 567-572.
- Compagno, L. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *Am. Zool.*, 17(2): 303-322.
- Compagno, L. J. V. 1988. *Sharks of the Order Carcharhiniformes*. Princeton University Press. Princeton, N. J.
- Compagno, L. J. V. 1990. Shark Exploitation and Conservation. 391-413p. En: Pratt, H. L., S. H. Gruber & T. Taniuchi (Ed.) *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. U. S. Department of Commerce.
- Compagno, L. 1999. Endoskeleton. 514. En: Hamlett, W. (Ed.) *Sharks, Skates, and Rays. The biology of elasmobranch fishes*. The Johns Hopkins University Press, Londres. 514p.
- Compagno, L. J. V., 2001. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes)*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. Rome, FAO. 1(2): 269p.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 726-738.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet composition and trophic levels of sharks. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 707-717.
- Cruz-Escalona, V. H. & C. Turren. 2002. *Rutina elaborada por Cruz-Escalona, V. H. (Departamento de pesquerías y biología marina) y C. Turren (departamento de Oceanología)*; Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), La Paz, B. C. S.
- Cruz-Escalona, V. H., M. S. Peterson, L. Campos-Dávila & M. Zetina-Rejón. 2005. Feeding habits and trophic morphology of inshore lizardfish (*Synodus foetens*) on the central continental shelf off Veracruz, Gulf of Mexico. *J. Appl. Ichthyol.*, 21: 525-530.
- Curry, J. R. & D. G. Moore. 1963. Sedimentos e historia de la costa de Nayarit, México. *Bol. Soc. Geol. Mexicana*, t. XXVI. (2): 107-116.
- Daan, N. 1973. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod (*Gadus morhua*). *Neth. J. Sea Res.*, 6: 479-517.

- Davis, W. P. & R. S. Birdsong. 1973. Coral Reef fishes which forage in the water column. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 24: 292-306.
- Dean, M. & P. Motta. 2004a. Anatomy and functional morphology of the feeding apparatus of the Lesser Electric Ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). *J. Morphol.*, 262: 462-483.
- Dean, M. & P. Motta. 2004b. Feeding behavior and kinematic of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). *Zoology*, 107: 171-189.
- Dean, M., C. Wilga & A. Summers. 2005a. Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanisms in cartilaginous fishes. *Biol. Lett.*, doi:10.1098/rsbl.2005.0319:1-5.
- Dean, M., C. Wilga & A. Summers. 2005b. Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanisms in cartilaginous fishes. *Biol. Lett.*, doi:10.1098/rsbl.2005.0319.
- Dean, M. N., J. J. Bizzarro & A. P. Summers. 2007. The evolution of cranial design, diet and feeding mechanisms in batoid fishes. *Integrative & Comparative Biology*. 47: 70-81.
- Dean, M. N., J. B. Ramsay & J. T. Schaefer. 2008. Tooth reorientation affects tooth function during prey processing and tooth ontogeny in the lesser electric ray (*Narcine brasiliensis*, Olfers, 1831). *Zoology*. 111(2): 123-134.
- De la Rosa-Meza, K. 2010. *Ecomorfología mandibular y dietas de batoideos en el Golfo de California*. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Científicas y de Educación Superior de Ensenada. B. C. México. 308pp.
- Downton-Hoffman, C. 2007. *Biología del pez guitarra Rhinobatos productus* (Ayres, 1856), en *Baja California Sur, México*. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. México. 194 p.
- Ebert, D. A., P. D. Cowley & L. J. V. Compagno. 1991. A preliminary investigation of the feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the west coast of southern Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 10: 71-81.
- Ebert, D. A. & P. D. Cowley. 2003. Diet, feeding behavior, and habitat utilization of the blue stingray, *Dasyatis chrysota*, from southern Africa waters. *Mar y Fresh. Res.*, 54: 957-965.

- Ebert, D. A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea Continental Slope. *J. Fish. Biol.*, 66: 618-649.
- Ebert, D. A. & J. J. Bizzarro. 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Env. Biol. Fish.*, 80: 221-237.
- Ebert, D. A. & G. M. Cailliet. 2007. Life History Studies of California Chondrichthyans: Determining Essential Biological Information for Effective Management of Bycatch and Emerging Fisheries. California Sea Grant College Program. *Research Completion Reports*. Paper Fisheries 07_01.
- Feduccia, A. & B. Slaughter. 1974. Sexual dimorphism in Skates (Rajidae) and its possible role differential niche utilization. *Evolution*, 28: 164-168.
- Ferry, L. A. & G. M. Cailliet. 1996. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly?. En: MacKinlay, D. (Ed.) *Feeding Ecology and Nutrition in Fish, International Congress on the Biology of Fishes*. San Francisco, California, EE UU. 71-80.
- Fischer, W. F., W. Krupp, C. Schneider, K. Sommer, E. Carpenter & V. H. Niem. 1995. Roma. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca*. Pacífico centro-oriental. Vol. II. Vertebrados parte 1. FAO, CE, FIS. NORAD. 1200 p.
- Flores-Ortega, J. R., E. Godínez-Domínguez, G. González-Sansón, J. A., Rojo-Vázquez, A. Corgos & M. Y. Morales-Jáuregui. 2011. Feeding habits of three round stingrays (Rajiformes: Urotrygonidae) in the central Mexican Pacific. *Ceinc. Mar.*, 37 (3): 279-292.
- Fowler, S. L., R. D. Cavanagh, M. Camhi, G. H. Burgess, G. M. Cailliet, S. V. Fordham, C. A. Simpfendorfer & J. A. Music. 2005. *Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes*. IUCN SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Franco-Moreno, R. A. 2011. *Morfología y desempeño del aparato mandibular de seis especies de peces ictiófagos demersales, asociados a los fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit-Sinaloa*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 143p.
- Fuji, R., A. A. Agostinho & N. S. Hahn. 2001. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Braz. J. Biol.*, 61(1): 27-33.

- Gatz, A. J. 1979a. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60: 711-718.
- Gerking, D. S. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic, California, EEUU. 416 p.
- Gilliam, D. & K. M. Sullivan. 1993. Diet and feeding habits of the southern stingray *Dasyatis americana* in the central Bahamas. *Bull. Mar. Sci.*, 52: 1007-1013.
- Gobierno del Estado de Nayarit. 2005. WWW.Nayarit. gob. mx.
- González-Acosta, A. F. 1998. *Ecología de la comunidad de peces asociada al manglar del estero El Conchalito, Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B. C. S., México.
- González-Acosta, A. F., G. De la Cruz-Agüero, J. De la Cruz-Agüero & G. Ruiz-Campos. 2005. Seasonal pattern of the fish assemblage of El Conchalito mangrove swamp, La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico. *Hidrobiológica*, 15 (2 Especial): 205-214.
- González-Barba, G. 2003. *Descripción de asociaciones faunísticas de elasmobranquios fósiles del Eoceno superior (Priaboniano) de las formaciones Tepetate y Bateque en Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S., México. 238p.
- Granados, L. C. 1996. *Ecología de Peces*. Universidad de Sevilla. Sevilla, España.
- Groenewold, S. & M. Fonds. 2000. Effects on benthic scavengers of discards and damaged benthos produced by the beam-trawl fishery in the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 57(5): 1395-1406.
- Hajisamaea, S., L. M. Choua & S. Ibrahim. 2003. Feeding habits and trophic organization of the fish community in shallow waters of an impacted tropical habitat Estuarine. *J. Coast. Shelf Sci.*, 58: 89–98.
- Heithaus, M. R. 2001. Predator–prey and competitive interactions between sharks (order Selachii) and dolphins (suborder Odontoceti): a review. *J. Zool.*, 253: 53–68.
- Henningesen, A. D. 2000. Notes on reproduction in the southern stingray, *Dasyatis Americana* (Chondrichthyes: Dasyatidae), in a captive environment. *Copeia*, 3: 826-828.
- Hernández, L., & P. Motta. 1996a. Trophic consequences of differential performance: ontogeny of oral jaw-crushing performance in the Sheppshead *Archsargus prohatocephalus* (Teleostei, Sparidae). *J. Zool.*, 243: 737-756.

- Hoenig, J. M. & S. H. Gruber. 1990. Life history patterns in the elasmobranchs: Implications for fisheries management. *NOAA Tech. Rpt. NMFS* 90: 1-16.
- Holden, M. J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. En: Hardin–Jones, F. (Ed.) *Sea Fisheries Research Dynamics*. John Wiley & Sons, London, 117–128 p.
- Hyndes, G. A., M. E. Platell & I. C. Potter. 1997. Relationships between diet and body size, mouth morphology, habitat and movements of six sillafinid species in coastal waters: implications for resource partitioning. *Mar. Biol.*, 128: 585-598.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17: 411-429.
- INEGI. 2011. Anuario estadístico del estado de Sinaloa. Edición 2011.
- Ismen, A. 2003. Age, growth, reproduction and food of common stingray (*Dasyatis pastinaca* L., 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean. *Fish. Res.*, 60: 169–176.
- Ismen, A., C. Yigin & P. Ismen. 2007. Age, growth, reproductive biology and feed of the common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos* Linnaeus, 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean Sea. *Fish. Res.*, 84: 263-269.
- Juanes, F. 1994. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes?. En: Stouder, D. J., K. L. Fresh & R. J. Feller. (Ed.), *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*. The Belle W. Baruch library in marine science, University of South Carolina Press. 79–100p.
- Kaiser, M. J. & B. E. Spencer. 1994. Fish scavenging behaviour in recently trawled areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 112: 41–49.
- Kajiura, S. & T. Tricas. 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. *J. Exp. Biol.*, 199: 2297-2306.
- Karl, S. & S. Obrebski. 1976. The feeding biology of the bat ray, *Myliobatis californica*, in Tomales Bay, California. En: Simenstad, C. A., & S. J. Lipovski (Ed.) *Fish food habit studies*. Washington Sea Grant, Seattle, 181–186 p.
- Köppel, H. 1970. Food of Central Amazonian fishes: contribution to nutrient ecology of Amazonian rain-forest streams. *Amazoniana.*, 2(3): 257-352.
- Kotrschal, K. & D. Thompson. 1986. Feeding patterns in eastern tropical Pacific blennioid fishes (Teleostei: Tripterygiidae, Labrisomidae, Chaenopsidae, Blenniidae). *Oecol.*, 70: 367-378.

- Kotrschal, K. 1989. Trophic ecomorphology in eastern tropical Pacific blennioid fishes: character transformation of oral jaws and associated change of their biological roles. *Env. Biol. Fish.*, 24(3): 199-218.
- Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. En: Krebs, J. R. & N. B. Davies (Ed.) *Behavioural Ecology: and evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krebs, C. 1989. *Ecological methodology*. Harper y Row Publishers. New York. 550 pp.
- Krebs, J. C. H. 1999. *Ecological methodology*. Cummings, Old Tappan, Nueva Jersey, EEUU. 620 p.
- Liem, K. F. 1980. Adaptive significance of intra and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Am. Zool.*, 20: 295-314.
- Liem, K. F., W. E. Bemis, W. F. Walker, & L. Grande. 2001. *Functional Anatomy of the Vertebrates* Thomson/Brooks Cole. 784 pp.
- Link, J. S. 2002. Ecological considerations in fisheries management: when does it matter? *Fish.* 27(4): 10-17.
- Link, J. S., L. P. Garrison & F. P. Almeida. 2002. Ecological interactions between elasmobranchs and groundfish species on the Northeast U.S. Shelf. 1. Evaluating predation. *N. Am. J. Fish. Manage.*, 22: 550-562.
- López-Aviles, R. 1986. *Morfología y sedimentos superficiales de la porción meridional de la plataforma continental de Sinaloa, México*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Unidad Académica Mazatlán, UNAM.
- Lucifora, L. O., J. L. Valero, C. S. Bremec & M. L. Lasta. 2000. Feeding habits and prey selection by the skate *Dipturus chilensis* (Elasmobranchii: Rajidae) from the south-western Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. of the United Kingdom*. 80: 953-954.
- Lucifora, L. O. 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. 406p.
- Luczkovich, J. J., S. F. Norton & R. G. Gilmore. 1995. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environ. Biol. Fishes.*, 44: 79–95.

- Mabragaña, E. & D. A. Giberto. 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* (McEachran), and the smallthorn sand skate *P. rudis* (Günther) (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, 64(5): 1017–1027.
- MacDonald, J. S., & R. H. Green. 1986. Food resource utilization by five species of benthic feeding fish in Passamaquoddy Bay, New Brunswick. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1534–1546.
- Manjarrez-Acosta, C. 2001. *Variación estacional de la comunidad de Peces de fondos blandos del área costera del sur de Sinaloa*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz Baja California Sur. México. 73p.
- Mansueti, R. J. 1960. Comments on the Roughtail stingray, *Dasyatis centroura*, in Maryland waters. 76-77.
- Marshall, A. D., P. M. Kyne & M. B. Bennett. 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranch (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *J. Fish Biol.*, 72: 883-898.
- Maschner, R. P. 2000. *Studies of the tooth strength of the Atlantic cownose ray, Rhinoptera bonasus, (Mitchill 1815)*. M. S. thesis. Virginia Institute of Marine Science, College of William and Mary. 115pp.
- MathWorks. 2008. Matlab; *The language of technical computing*. Versión 7.7.
- McCormick, H., T. Allen & W. Young. 1963. *Shadows in the Sea. The sharks, skates and rays*. Chilton books, a division of Chilton company, New York.
- McCourt, R. & A. Kerstitch. 1980. Mating behavior and sexual dimorphism in dentition in the Stingray *Urolophus concentricus* from de Gulf of California. *Copeia*, 4: 900-901.
- McEachran, J. D. 1975. Reply to “Sexual dimorphism in skates (Rajidae)”. *Evolution*. 31: 218-220.
- McEachran, J. D. 1976. Reply to “Sexual dimorphism in skates (Rajidae)”. *Evolution*. 31: 218-220.
- McEachran, J. D., D. F. Boesch & J. A. Musick. 1976. Food division within two sympatric species pairs of skates (Pisces: Rajidae). *Mar. Biol.*, 35: 301-317.
- McEachran, J. D. 1977. Reply to “Sexual dimorphism in skates (Rajidae)”. *Evolution*. 31: 218-220.

- McEachran, J. D. & M. Stehmann. 1984. A new species of skate, *Neoraja carolinensis*, from off the southeastern United States (Elasmobranchii: Rajoidei). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 97(4): 724-735.
- McEachran, J. D. & G. Notarbartolo di Sciara 1995. Peces batoideos. 745-792. En: Fischer, W. F., W. Krupp, C. Schneider, K. Sommer, E. Carpenter & V. H. Niem (Ed). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca*. Pacífico centro-oriental. Vol. III. FAO, Roma.
- McEachran, J. D., K. Dunn & T. Miyake. 1996. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidei). 63-84p. En: Stíassny, M., R. Parenti, & Johnson, G., (Ed.) *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego. 63-84p.
- McKenna, J. E. 2003. An enhanced cluster analysis program with bootstrap significance testing for ecological community analysis. *Environ. Model. Software.*, 18: 205-220.
- Morato, T. E., M. Solà, P. Grós & G. Menezes. 2003. Diets of Thornback ray and tope shark in the bottom longline fishery of the Azores, northeastern Atlantic - *Raja clavata* - *Galeorhinus galeus*. *Fish. Bull.*, 101(3): 590-603.
- Moss, S. A. 1972. Tooth replacement and body growth rates in the smooth dogfish, *Mustelus canis* (Mitchill). *Copeia*. 808-811.
- Motta, P. J. & K. M. Kotrschal. 1992. Correlative. Experimental. And comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Neth. J. Zool.*, 42: 400-415.
- Motta, P. J. 1995. Prey capture behavior and feeding mechanism of elasmobranch. 165-202. En: Carrier, J., J. Musick, & M. Heithaus. (Ed.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, New York. 165-202p.
- Motta, P., K. Clifton, P. Hernández & T. Eggold. 1995. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. *Environ. Biol. Fishes.*, 44: 37-60.
- Motta, P. J. 2004. Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs. En: Carrier, J. C., J. A. Musick & M. R. Heithaus (Ed.) *Biology of sharks and the relatives*. Boca Raton: CRC Press. 139-164p.
- Muto, E. Y., L. S. H. Soares & R. Goitein. 2001. Food Resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Müller and Henle, 1841) and *Psammobatis extent* (German, 1913) on the Continental shelf off Ubatuba, South-eastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, 61: 217-238.

- Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers & C. H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315(5820): 1846-1850.
- Navia, A. F., P. A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecol.*, 7: 1-8.
- Navia, A. F., A. Torres, P. A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2011. Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the diet of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). *J. Fish Biol.*, doi:10.1111/j.1095-8649.2011.02931.x.
- Neer, J. A. & B. A. Thompson. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. *Environ. Biol. Fishes.*, 73: 321-331.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World*, 4th edition. John Wiley and Sons, New Jersey, 601 p.
- Nishida, K. 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei. En: *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University Japan*. 32(1-2): 1-108.
- Novakowaki, G. C., R. Fugí & N. S. Hann. 2004. Diet and dental development of three species of Roeboides (Characiformes: Characidae). *Neotrop. Ichthyol.*, 2(3): 157-162.
- Orlov, A. 1998. The diets and feeding habit of deep water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands and Southerastern Kamchatka. Alaska. *Fish. Res. Bull.*, 5: 1-17.
- Orlov, A. M. 2003. Diets, Feeding habits, and trophic relations of six deep-benthic skates (Rajidae) in the western Bering Sea. *Aqua. J. Ichthyol. Aquat. Biol.*, 7: 45-60.
- Osenberg, C. W., & G. G. Mittelbach. 1989. The effects of body size on the predator-prey interaction between pumpkinseed sunfish and gastropods. *Ecol. Monogr.*, 59: 405-432.
- Pedersen, S. A. 1995. Feeding habits of starry ray (*Raja radiata*) in West Greenland waters. *ICES. J. Mar. Sci.*, 52: 43-53.
- Peterson, C. H., F. J. Fodrie, H. C. Summerson & S. P. Powers. 2001. Site-specific and density-dependent extinction of prey by schooling rays: generation of a population sink in top-quality habitat for bay scallops. *Oecol.*, 129: 349-356.

- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 213-220.
- Pianka, E. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2141-2145.
- Pinkas, L., M. S. Oliphant & I. L. K. Inverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Calif. Fish Game.*, 152: 1-105.
- Platell, M. E., I. C. Potter & K. R. Clarke. 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Mar. Biol.*, 131: 719-734.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 1986: 352-388.
- Sáez, S. & J. Laminilla. 2004. Sexual homodonty in *Bathyraja griseocauda* (Norman 1973) from the Southern Eastern Pacific (Chile) (Chondrichthyes, Rajidae: Arhynchobatinae). *J. Appl. Ichthyol.*, 20: 189-193.
- Sala, E. & E. Ballesteros. 1997. Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterráneoan rocky infralittoral ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152: 273-283.
- Sánchez, R. M., G. Galvis & P. F. Victoriano. 2003. Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del Río Yucao, sistema del Río Meta (Colombia). Guyana (Concepc.) *Scielo.*, 67(1): 75-86.
- Sasko, D. E., M. N. Dean, P. J. Motta & R. E. Hueter. 2006. Prey capture behavior and kinematics of the Atlantic cownose rays, *Rhinoptera bonasus*. *Zoology.*, 109: 171-81.
- Scenna, L. B., S. B. García de La Rosa & J. M. Díaz de Astarloa. 2006. Trophic ecology of patagonian skate, *Bathyraja macloviana* on the Argentine continental shelf. *ICES. J. Mar. Sci.*, 63: 867-874.
- Schmitz, O. J. 2003. Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecol. Lett.* 6: 156–163.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Schwartz, F. J. 1964. Fishes of Isle of Wight and Assawoman Bays near Ocean City, Maryland. *Ches. Sci.* 5: 172-193.

- Shibuya, A., R. S. Rosa & M. C. Soares. 2005. Notes on the diet of the guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Elasmobranchii: Rhinobatidae) from the coast of Paraíba, Brazil. *Acta Biol. Leopold.* 27(1): 63-34.
- Simpfendorfer, C., A. Goodreid, & R. McAuley. 2001. Size, sex and geographic variation in the diet of the shark *Galeocheilus cuvier*, from Western Australian waters. *Environ. Biol. fishes.*, 61: 37-46.
- Smale, M. J. & P. D. Cowley. 1992. The feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the cape south coast, South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12: 823-834.
- Smith, J. W. & J. V. Merriner. 1985. Food habits and feeding behavior of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries.*, 8: 305–310.
- Smith, S. E., D. W. Au & C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Mar. Fresh. Res.*, 41: 663-678.
- Snelson, J., J. Timothy & S. Williams. 1984. Food habits, occurrence, and population structure of the Bull shark, *Charcharinus leucas*, in Florida coastal Lagoons. *Bull. Mar. Sci.*, 34: 71-80.
- Sokal, R. & F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco, California. 259p.
- Stevens, J. D., R. Bonfil, N. K. Dulvy & P. A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 476-494.
- Stokes, M. D. & N. D. Holland. 1992. Southern stingray (*Dasyatis americana*) feeding on lancelets (*Branchiostoma floridae*). *J. Fish Biol.* 41: 1043-1044.
- Summers, A. 2000. Stiffening the Stingray skeleton an investigation of durophagy in Myliobatid Stingrays (Chondrichthyes, Batoidea, Myliobatidae). *J. Morphol.*, 243: 113-126.
- Talent, L. G. 1976. Food habits of the leopard shark, *Triakis semifasciata*, in Elkhorn slough, Monterey Bay, California. *Calif. Fish. Game.*, 62: 286-298.
- Talent, L. G. 1982. Food Habits of the Gray Smoothhound, *Mustelus californicus*, the brown smoothhound, *Mustelus henlei*, the shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus*, and the bat ray, *Myliobatis californicus*, in Elkhorn Slough, California. *Calif. Fish Game.*, 68: 224-234.

- Taniuchi, T. & M. Shimizu. 1993. Dental sexual dimorphism and food habitats in the Stingray *Dasyatis akajei* from Tokyo Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakk.*, 59: 53-60.
- Targett, T. E. 1978. Food resources partitioning by the Pufferfishes *Sphoeroides spengleri* and *S. testudineus* from Biscayne Bay, Florida. *Mar. Biol.* 49: 83-91.
- Thorson, T. B. 1983. Observations on the morphology, ecology, and life history of the euryhaline stingray, *Dasyatis guttata* (Bloch and Schneider) 1801. *Acta Biol. Venez.*, 11: 95-125.
- Tricas, T. C. 1985. Feeding ethology of the White shark, *Carcharodon carcharias*. *Mem. S. Calif. Acad. Sci.*, 9: 81-91.
- Valadez-González, C. 2000. *Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México*. Tesis de Maestría. Universidad de Colima, Colima. 114p.
- Valadez-González, C. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urotrygon asterias* en la costa de Jalisco y Colima, México. *Biología Pesquera.*, 29: 7-14.
- Valadez-González, C., B. Aguilar-Palomino & S. Hernández-Vázquez. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urobatis halleri* (Cooper, 1863) (Chondrichthyes: Urolophidae) capturada en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Sci. Mar.*, 27(1): 91-104.
- Valadez-González, C., M. Saucedo-Lozano & A. R. Raymundo-Huizar. 2006. Aspectos tróficos de las rayas bentónicas de Jalisco y Colima. En: Jimenez-Quiroz, M.D.C. & E. Espino-Barr, (Ed.) *Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. SAGARPA, Instituto Nacional de la Pesca, México.
- Valadez-González, C. 2007. *Distribución, abundancia y alimentación de rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México*. Tesis de Doctorado. INP-CICIMAR, La Paz. 137p.
- Villalobos-Hiriart, J. L., E. Lira-Fernández, M. Hermoso-Salazar & Y. R. Rojas-Paredes. 1996. *Carcinofauna marina del estado de Nayarit, México*. Informe final del proyecto B084. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Wainwright, P. C. & G. V. Lauder 1986 Feeding biology of sunfishes: patterns of variation in the feeding mechanism. *Zool. J. Linn. Soc.*, 88: 217-228.

- Wainwright, P. 1988. Morphology and ecology: functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology*, 69: 635-645.
- Wainwright, P. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Amer. Zool.*, 31: 680-693.
- Wainwright, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. En: Wainwright, P. C. & S. M. Reilly (Ed.) *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago, 42–59 p.
- Wainwright, P. & R. Barton. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Env. Biol. Fish.*, 44: 97-113.
- Wainwright, P. C. & B. A. Richard. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology with fishes. *Env. Biol. Fish.* 44: 97–113.
- Wallace, R. K. & K. M. Fletcher. 2001. *Understanding Fisheries Management: A Manual for Understanding the Federal Fisheries Management Process, Including Analysis of the Sustainable*. Fisheries Act, Mississippi-Alabama Sea Grant Consortium, Publication 00-005, 2nd edition.
- Ward, P. & R. A. Myers. 2005. Shifts in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology.*, 86(4): 835-847.
- Ward, C. B., R. Beamish & C. Kongchaiya. 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *J. Fish Biol.*, 67: 1266-1279.
- Wennhage, H. & L. Pihl. 2002. Fish feeding guilds in shallow rocky and soft bottom areas on the Swedish west coast. *J. Fish Biol.*, 61: 207-228.
- Wetherbee, B. M. & E. Cortés. 2004. Food consumption and feeding habits. En: Carrier, J. C., J. A. Musick & M. R. Heithaus. (Ed.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC. E. U. A. 598p.
- White, W. T., M. E. Platell & I. C. Potter. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: implications for resource partitioning. *Mar. Biol.*, 144: 439–448.
- Wilga, C. & P. Motta. 1998. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. *J. Exp. Biol.*, 201: 3167-3184.
- Wilga, C., E. Hueter, P. Wainwright & P. Motta. 2001. Evolution of upper jaw protrusion mechanism in elasmobranch. *Am. Zool.*, 41: 1248-1257.

- Wilga, C. D. 2002. A functional analysis of jaw suspension in elasmobranchs. *Biol J Linn Soc.*, 75: 483-502.
- Wilga, C. D., P. J. Motta & C. P. Sanford. 2007. *Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs*. Oxford University Press on behalf of the Society for Integrative and Comparative Biology. 1-15p.
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification of freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecol. Monogr.*, 61: 343-365.
- Witte, F., C. D. N. Barel & J. C. Hoogerhoud. 1990. Phenotypic plasticity of anatomical structures and its ecomorphological significance. *Neth. J. Zool.*, 40: 278–298.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra. 404 p.
- Wootton, R. J. 1992. *Fish ecology*. Chapman and Hall. U. S. A. New. York. 212 pp.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of Teleost*. Chapman & Hall. Londres, Inglaterra.
- Yang, M. S. 2007. Food habits and diet overlap of seven skate species in the Aleutian Islands. U. S. Dep. Commer., NOAA *Tech. Memo.* NMFS-AFSC-177, 46p.

ANEXO A. Lista sistemática de las seis especies de rayas analizadas; el arreglo sistemático es con base a Nelson (2006).

Phylum Chordata

Subphylum Craniata

Superclase Gnathostomata

Clase Chondrichthyes

Subclase Elasmobranchii

División Neoselachii

Subdivisión Batoidea

Orden Rajiformes

Familia Rhinobatidae

Género Rhinobatos

Rhinobatos glaucostigma Jordan & Gilbert, 1883

Orden Myliobatiformes

Superfamilia Urotrygonoidea

Familia Urotrygonidae

Género Urotrygon

Urotrygon aspidura (Jordan & Gilbert, 1882)

Urotrygon nana Miyake & McEachran, 1988

Urotrygon rogersi (Jordan & Starks, 1895)

Superfamilia Dasyatoidea

Familia Dasyatidae

Género Dasyatis

Dasyatis dipterura (Jordan & Gilbert, 1880)

Familia Myliobatidae

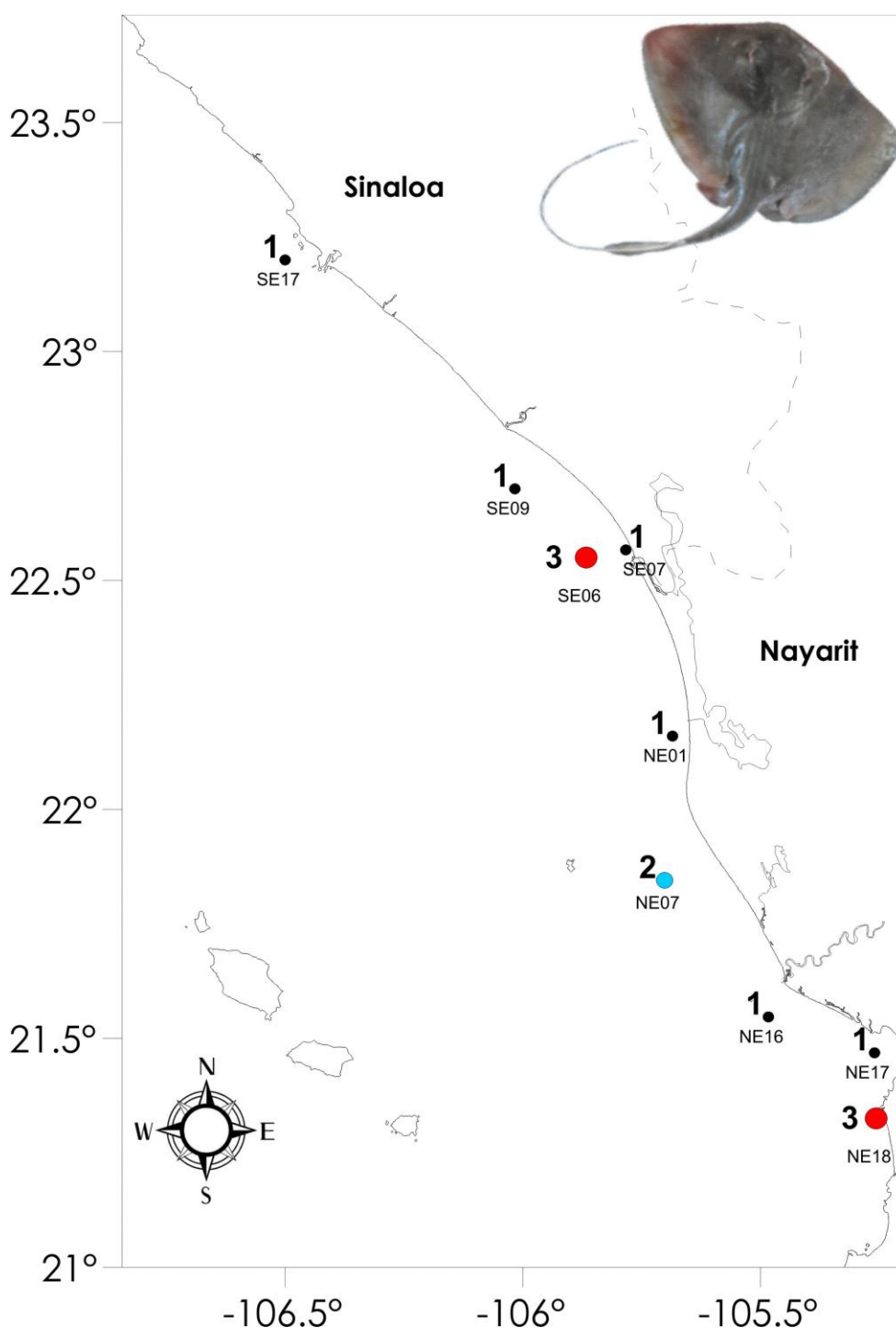
Subfamilia Rhinopterinae

Género Rhinoptera

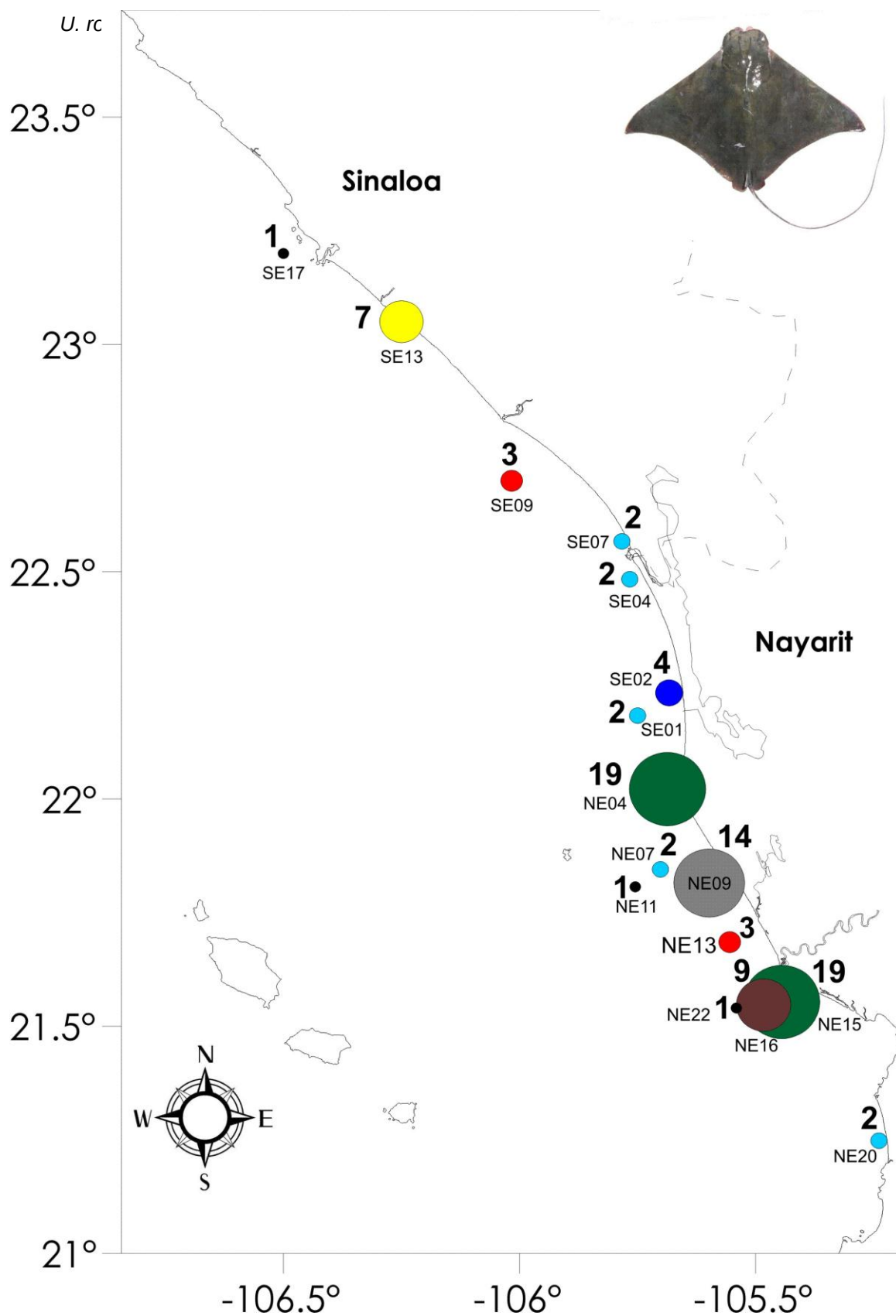
Rhinoptera steindachneri Evermann & Jenkins, 1891

ANEXO B. Estaciones de muestreo de los ejemplares de las especies de batoideos analizados, se muestra tanto la estación como el número de organismos capturados en cada una de ellas (números en negritas; el diámetro de los círculos indica la abundancia de especies capturadas por estación de muestreo). A = *Dasyatis dipterura*; B = *Rhinoptera steindachneri*; C = *Rhinobatos glaucostigma*; D = *Urotrygon aspidura*; E = *Urotrygon nana*; F = *Urotrygon rogersi*.

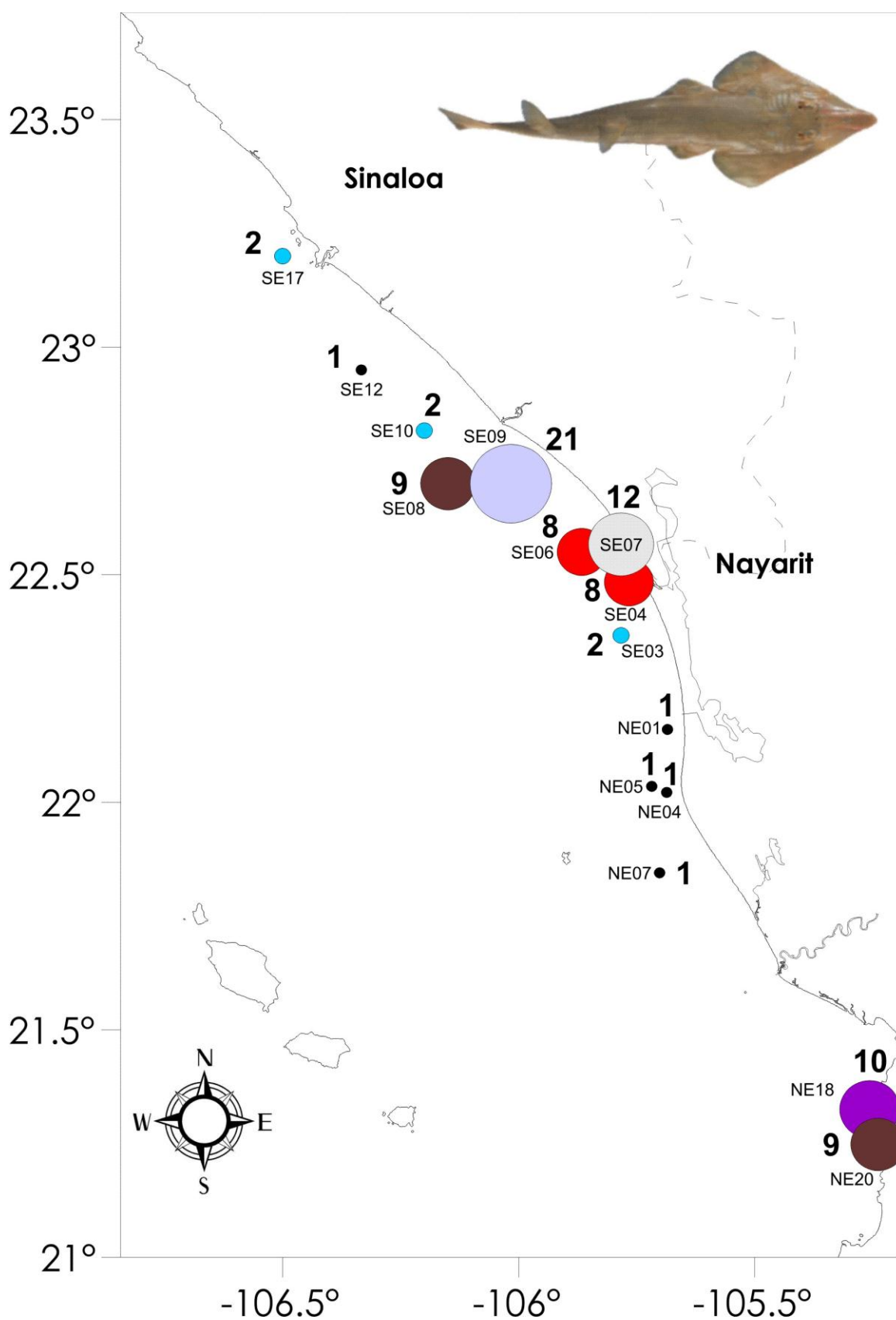
A



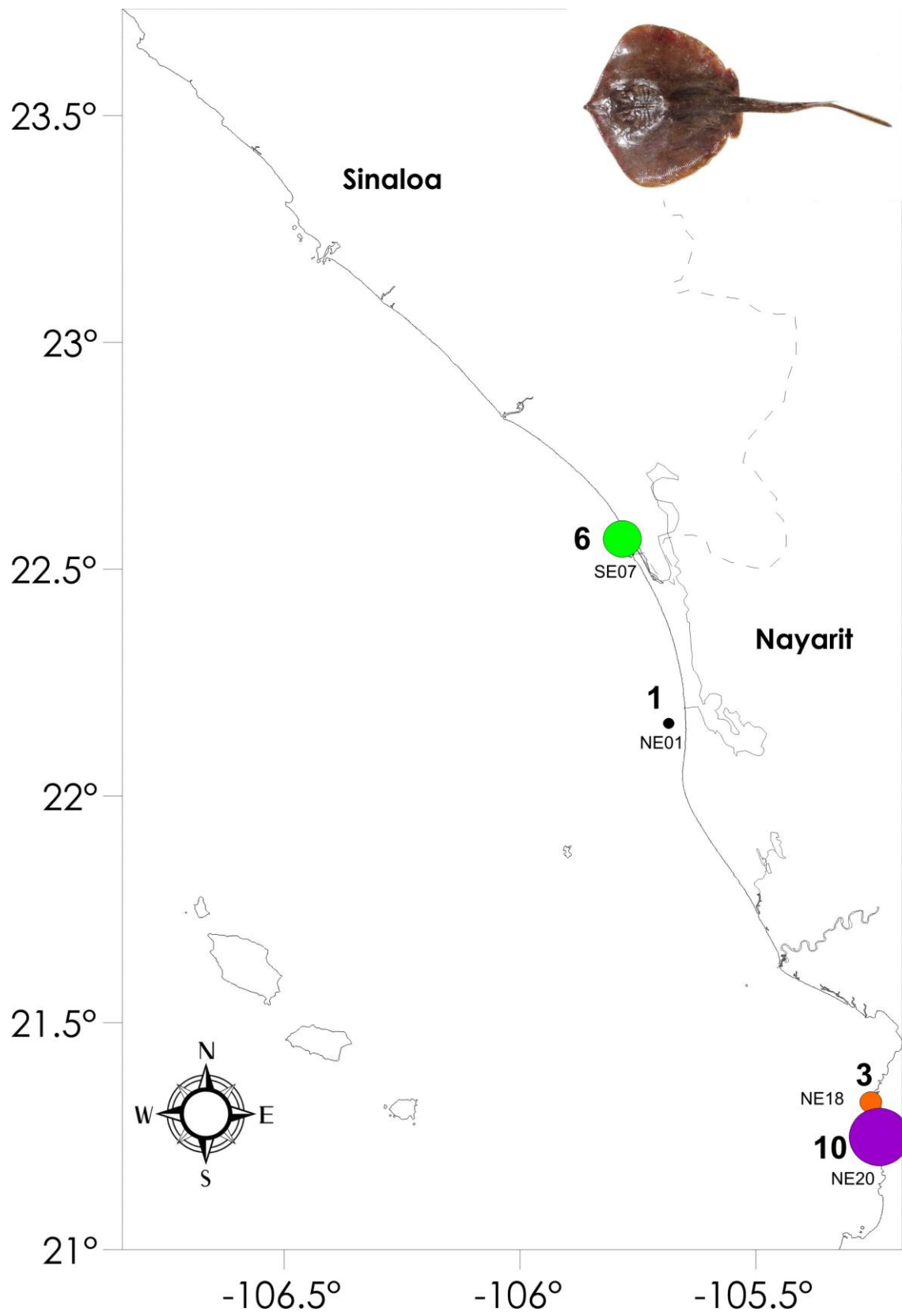
B

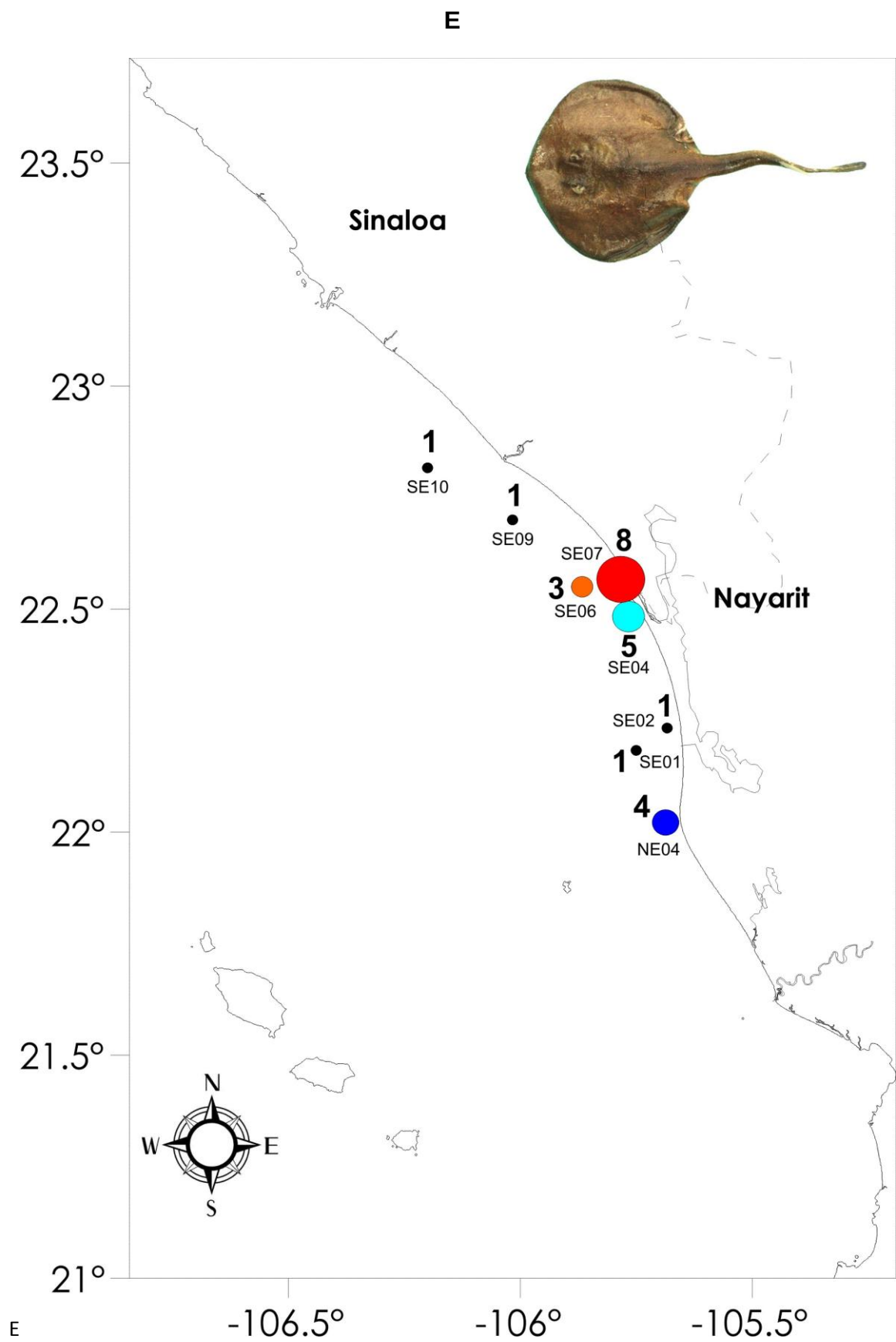


C

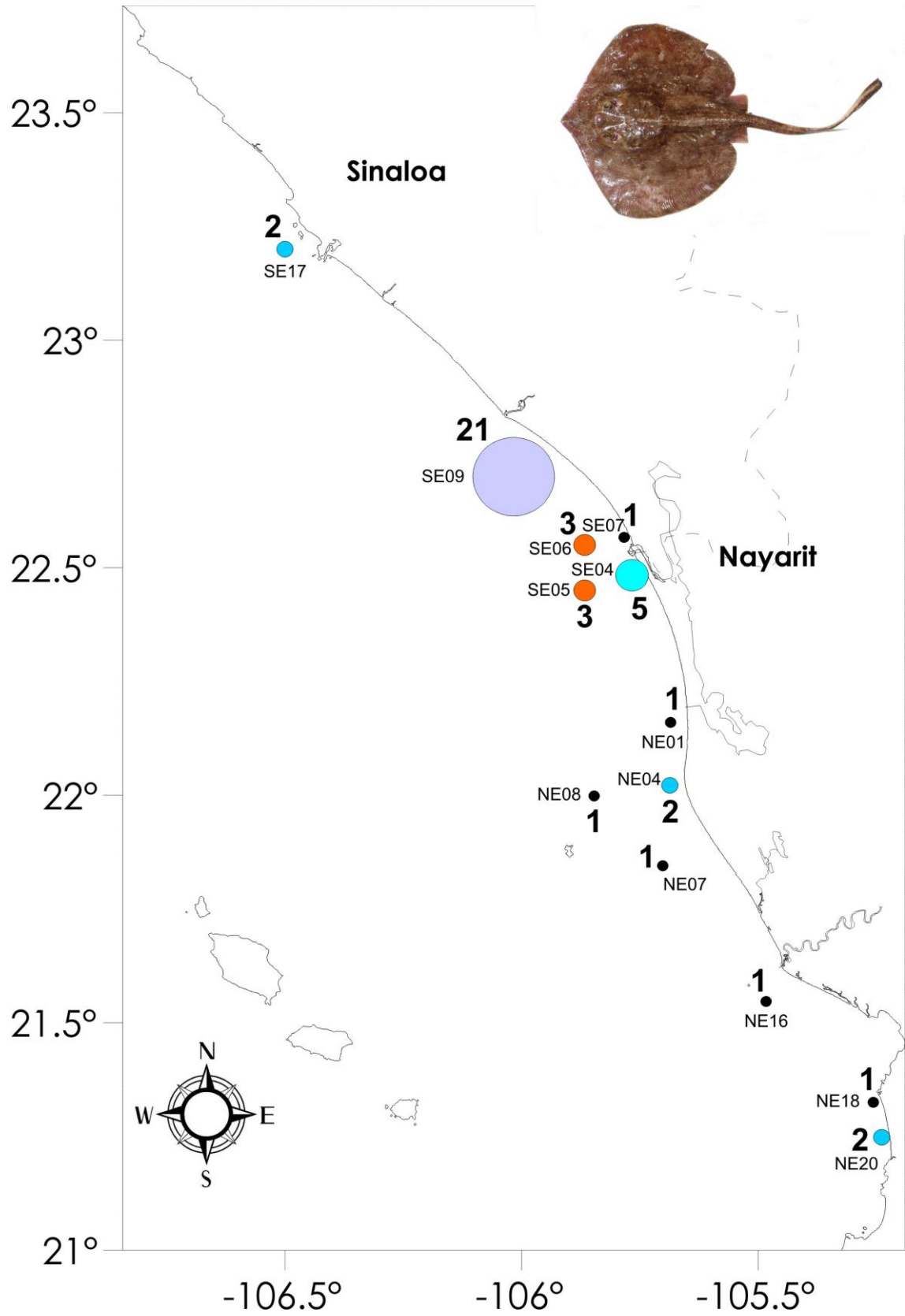


D





F



ANEXO C. Principales presas encontradas dentro de los contenidos estomacales de los batoideos analizados. %N = Porcentaje en número; %FA = Porcentaje en frecuencia de aparición; %P = Porcentaje en peso; %IIR = Porcentaje del Índice de Importancia Relativa.

Prey categories	<i>R. steindachneri</i>				<i>R. glaucostigma</i>				<i>D. dipterura</i>				<i>U. aspidura</i>				<i>U. nana</i>				<i>U. rogersi</i>			
	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR	%N	%FA	%P	%IIR
FORAMINIFERA									0,56	7,69	0,00	0,06												
NEMATA													2,63	7,69	0,10	0,34					0,97	4,76	0,02	0,05
ANNELIDA	0,73	15,55	0,01	0,13	0,03	1,12	0,01	0,00	2,23	23,08	1,10	0,60					8,52	66,67	0,31	5,97	3,87	19,05	0,28	0,80
Lumbrineridae																	0,98	4,17	0,02	0,04	0,73	4,76	0,12	0,04
<i>Lumbrineris</i>																					0,97	4,76	0,02	0,05
spp.																								
<i>Lumbrinerides</i>																					0,73	2,38	0,01	0,02
spp.																								
Onuphidae	0,04	1,11	0,00	0,00	0,07	1,12	0,01	0,00	0,56	7,69	0,91	0,15									13,08	26,19	2,86	4,20
<i>Diopatra</i> spp.	0,24	1,11	0,00	0,00					7,82	7,69	0,18	0,79									16,22	14,29	2,57	2,70
<i>Epidiopatra</i> spp.					0,03	1,12	0,01	0,00	16,20	15,38	1,09	3,41					2,30	8,33	0,00	0,19	0,24	2,38	0,00	0,01
<i>Hyalinoecia</i> spp.	0,94	1,11	0,47	0,02																	4,12	7,14	0,24	0,31
<i>Sternaspis</i>	0,16	2,22	0,00	0,01																	0,48	2,38	0,00	0,01
Capitellidae	0,04	1,11	0,00	0,00					3,35	7,69	0,91	0,42					0,33	4,17	0,02	0,01	1,94	11,90	0,06	0,24
SIPUNCULA	1,55	14,44	0,03	0,35																				
CRUSTACEA																								
(morfortipo I)	0,86	17,78	0,11	0,26	4,23	25,84	2,78	3,56	0,56	7,69	0,82	0,14	13,16	38,46	28,54	26,03	13,44	58,33	0,06	7,98	1,21	11,90	0,46	0,20
CRUSTACEA					0,03	1,12	0,01	0,00																
(morfortipo II)																								
Stomatopoda					0,03	1,12	0,01	0,00													0,73	7,14	0,00	0,05
Squillidae									0,56	7,69	0,00	0,06												
<i>Squilla</i> spp.	0,04	1,11	0,00	0,00	0,07	2,25	0,02	0,00	1,68	7,69	0,00	0,17												
<i>Squilla bigelowi</i>					0,03	1,12	0,01	0,00	12,29	15,38	3,05	3,03	13,16	15,38	5,87	4,75								
<i>Squilla</i>					0,07	1,12	0,09	0,00	4,47	15,38	0,05	0,89												
<i>mantoidea</i>																								
<i>Squilla</i>					0,10	2,25	1,47	0,07																
<i>tiburonensis</i>																								
<i>Meiosquilla</i>					0,03	1,12	0,09	0,00	6,15	15,38	0,82	1,37												
<i>swetti</i>																								
<i>Meiosquilla</i>					0,03	1,12	0,01	0,00																
<i>dawsoni</i>																								
Decapoda																								
(morfortipo I)	0,98	11,11	0,05	0,17	7,06	46,07	10,05	13,94	10,06	38,46	0,52	5,22	28,95	38,46	63,73	57,85	2,30	16,67	0,06	0,40	1,94	19,05	0,09	0,39
Decapoda					0,27	1,12	0,09	0,01																

[illegible]

<i>xantusii</i>																									
Larva crustáceos	0,08	2,22	0,00	0,00	0,03	1,12	0,01	0,00									0,33	4,17	0,02	0,01					
Larva brachyura					1,08	6,74	0,06	0,15																	
Megalopas	0,20	3,33	0,00	0,01	0,60	6,74	0,29	0,12	0,56	7,69	0,00	0,06	2,63	7,69	0,10	0,34	0,33	4,17	0,02	0,01	4,36	9,52	0,04	0,42	
Mysis	1,63	5,56	0,05	0,14																					
Zoea	0,04	1,11	0,00	0,00																					
Isopoda																	0,33	4,17	0,02	0,01					
<i>Limnoria</i> spp.					0,03	1,12	0,01	0,00													0,24	2,38	0,01	0,01	
Amphipoda	0,16	2,22	0,00	0,01													11,15	29,17	0,02	3,30	2,91	7,14	0,03	0,21	
<i>Ampelisca</i> spp.	0,04	1,11	0,00	0,00	59,21	40,45	7,33	52,78									31,48	45,83	0,08	14,65	23,97	23,81	0,11	5,77	
Corophiidae	0,04	1,11	0,00	0,00	0,07	1,12	0,01	0,00									7,87	16,67	0,06	1,34	0,24	2,38	0,01	0,01	
MOLLUSCA	0,65	17,78	1,61	0,61	0,10	3,37	0,00	0,01	2,23	30,77	2,10	0,85					0,33	4,17	0,02	0,01					
Bivalvia	0,69	18,89	0,42	0,32	0,03	1,12	0,09	0,00									0,33	4,17	0,97	0,05					
Arcidae																									
<i>Anadara</i> spp.	0,12	3,33	0,31	0,02																					
<i>Barbatia</i> spp.	0,16	1,11	0,00	0,00																					
Nuculanidae																									
<i>Nuculana</i> spp.	0,08	1,11	0,00	0,00	0,07	1,12	0,01	0,00																	
<i>Argopecten</i> <i>ventricosus</i>	0,04	1,11	0,05	0,00																					
Cardiidae	0,04	1,11	0,00	0,00																					
<i>Laevicardium</i> <i>elatum</i>					0,03	1,12	0,01	0,00																	
Tellinidae																									
<i>Tellina</i> spp.	0,04	1,11	0,00	0,00																					
<i>Chione</i> spp.					0,13	1,12	0,01	0,00																	
Gastropoda	2,08	13,33	0,04	0,43																					
Ombigo de gasterópodo	0,16	2,22	0,00	0,01																					
Turbinidae					0,03	1,12	0,01	0,00																	
Bullidae	0,04	1,11	0,00	0,00																					
Cancellariidae	0,04	1,11	0,00	0,00																					
<i>Cancellaria</i> <i>microsoma</i>	0,04	1,11	0,00	0,00																					
Columbellidae	0,24	1,11	0,00	0,00																					
<i>Fusinus</i> spp.	1,22	2,22	0,00	0,04					0,56	7,69	0,00	0,06													
Nassariidae	0,04	1,11	0,00	0,00																					
Olividae					0,03	1,12	0,01	0,00																	
<i>Terebra iola</i>	3,83	2,22	0,01	0,13																					
<i>Knefastia</i> <i>tuberculifera</i>									1,12	7,69	0,00	0,11													
Cerithiidae	0,24	2,22	0,00	0,01																					
Naticidae	0,12	1,11	0,00	0,00	0,17	1,12	0,01	0,00													0,24	2,38	0,01	0,01	

<i>Sinum debile</i>											0,33	4,17	0,02	0,01		
<i>Cyclostremiscus panamensis</i>					0,56	7,69	0,00	0,06								
Scaphopoda																
Siphonodentaliidae	0,08	1,11	0,00	0,00												
ECHINODERMATA					0,03	1,12	0,01	0,00								
Ophiuroidea	0,08	2,22	0,17	0,01												
<i>Ophionereis annulata</i>	76,26	17,78	5,41	22,13												
TELEOSTEI	2,08	17,78	0,34	0,66	0,77	19,10	4,16	1,85					0,97	9,52	0,03	0,10
Engraulidae																
<i>Engraulis mordax</i>	0,04	1,11	0,02	0,00												
Ariidae																
<i>Cathorops spp.</i>					0,56	7,69	0,36	0,09								
Cynoglossidae																
<i>Symphurus</i> spp.					0,56	7,69	0,14	0,07								
No id	0,49	10,00	1,63	0,14	0,07	2,25	0,01	0,00			0,33	4,17	0,00	0,01		

ANEXO D. Mediciones promedio de las mandíbulas por especie y sexo. LT = Longitud total; AbM = Abertura mandibular; AM = Amplitud mandibular; I = Inmaduro; M = Maduro.

Especie	Sexo	LT (cm)	AbM (cm)	AM (cm)
<i>R. steindachneri</i>	♀ I	43,6 - 71,2	2	5,3
	♂ I	49,5 - 63,6	2,2	4,7
<i>R. glaucostigma</i>	♀ M	59,5 - 64	3,3	4,1
	♂ M	55,4 - 59,5	3	4,2
	♀ I	43,4 - 47,5	2,2	1,8
<i>D. dipterura</i>	♂ I	29,3 - 49,2	2	1,7
	♀ M	115,6	3,6	7,5
	♂ M	121,2	3,7	7,1
<i>U. nana</i>	♀ M	21,6 - 22,9	0,9	1,7
	♂ M	20,6 - 22,2	1	1,9
<i>U. rogersi</i>	♀ M	36,5	1,7	4,8
	♂ M	30,9 - 41,2	1,7	3,1

ANEXO E. Resultados obtenidos a partir del Análisis de Componentes Principales (ACP).

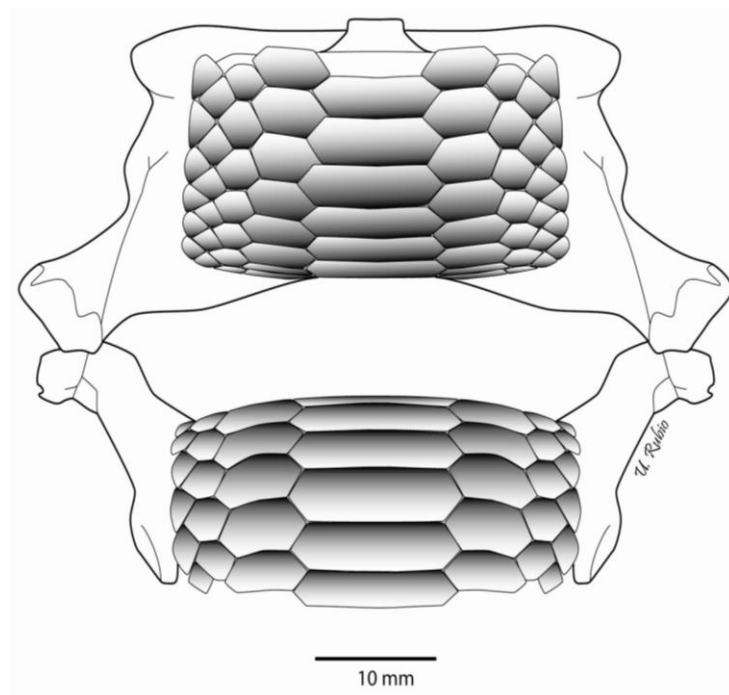
Valores de correlación entre las variables morfológicas y los tres primeros ejes obtenidos a partir del Análisis de Componentes Principales (ACP). AC = Ancho de dientes comisurales; ALC = Alto de dientes comisurales; AS = Ancho de dientes sinfisiales; ALS = Alto de dientes sinfisiales; F = Filas de dientes totales; SECM = Series de dientes del cartílago de Meckel; SEPC = Series de dientes del palatoc cuadrado; CARTD = Ancho de la parte derecha del cartílago; CARTI = Ancho de la parte izquierda del cartílago; DTS = Forma de los dientes; AM = Ancho mandibular y ABM = Abertura mandibular.

	F1	F2	F3
AC	0,957	0,083	-0,202
ALC	0,969	-0,060	-0,161
AS	0,909	-0,296	-0,009
ALS	0,977	-0,028	-0,086
F	-0,592	0,584	0,553
SECM	-0,380	0,715	-0,342
SEPC	-0,558	0,583	-0,168
CARTD	0,962	0,210	0,064
CARTI	0,727	0,676	0,091
DTS	0,533	-0,359	0,687
AM	0,539	0,792	-0,078
ABM	0,326	0,882	0,289

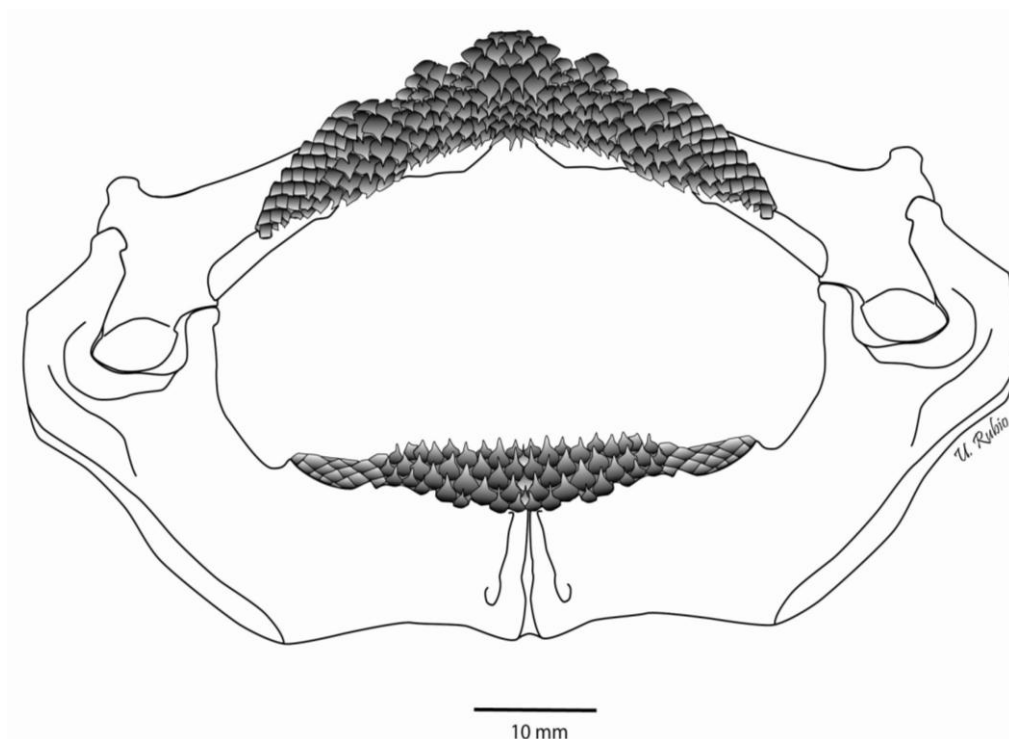
Valores de correlación (Pearson) entre las variables morfológicas empleadas en el Análisis de Componentes Principales (ACP). AC = Ancho de dientes comisurales; ALC = Alto de dientes comisurales; AS = Ancho de dientes sinfisiales; ALS = Alto de dientes sinfisiales; F = Filas de dientes totales; SECM = Series de dientes del cartílago de Meckel; SEPC = Series de dientes del palatoc cuadrado; CARTD = Ancho de la parte derecha del cartílago; CARTI = Ancho de la parte izquierda del cartílago; DTS = Forma de los dientes; AM = Ancho mandibular y ABM = Abertura mandibular.

Variables	AC	ALC	AS	ALS	F	SECM	SEPC	CARTD	CARTI	DTS	AM	ABM
AC	1	0,938	0,833	0,929	-0,631	-0,250	-0,481	0,914	0,736	0,326	0,599	0,343
ALC	0,938	1	0,918	0,984	-0,697	-0,303	-0,484	0,920	0,644	0,478	0,450	0,197
AS	0,833	0,918	1	0,881	-0,704	-0,494	-0,553	0,858	0,445	0,648	0,219	-0,014
ALS	0,929	0,984	0,881	1	-0,646	-0,368	-0,516	0,919	0,681	0,484	0,510	0,267
F	-0,631	-0,697	-0,704	-0,646	1	0,455	0,593	-0,406	0,013	-0,142	0,096	0,477
SECM	-0,250	-0,303	-0,494	-0,368	0,455	1	0,737	-0,195	0,175	-0,560	0,270	0,364
SEPC	-0,481	-0,484	-0,553	-0,516	0,593	0,737	1	-0,370	-0,065	-0,491	0,108	0,199
CARTD	0,914	0,920	0,858	0,919	-0,406	-0,195	-0,370	1	0,841	0,516	0,656	0,493
CARTI	0,736	0,644	0,445	0,681	0,013	0,175	-0,065	0,841	1	0,194	0,925	0,871
DTS	0,326	0,478	0,648	0,484	-0,142	-0,560	-0,491	0,516	0,194	1	-0,132	0,007
AM	0,599	0,450	0,219	0,510	0,096	0,270	0,108	0,656	0,925	-0,132	1	0,878
ABM	0,343	0,197	-0,014	0,267	0,477	0,364	0,199	0,493	0,871	0,007	0,878	1

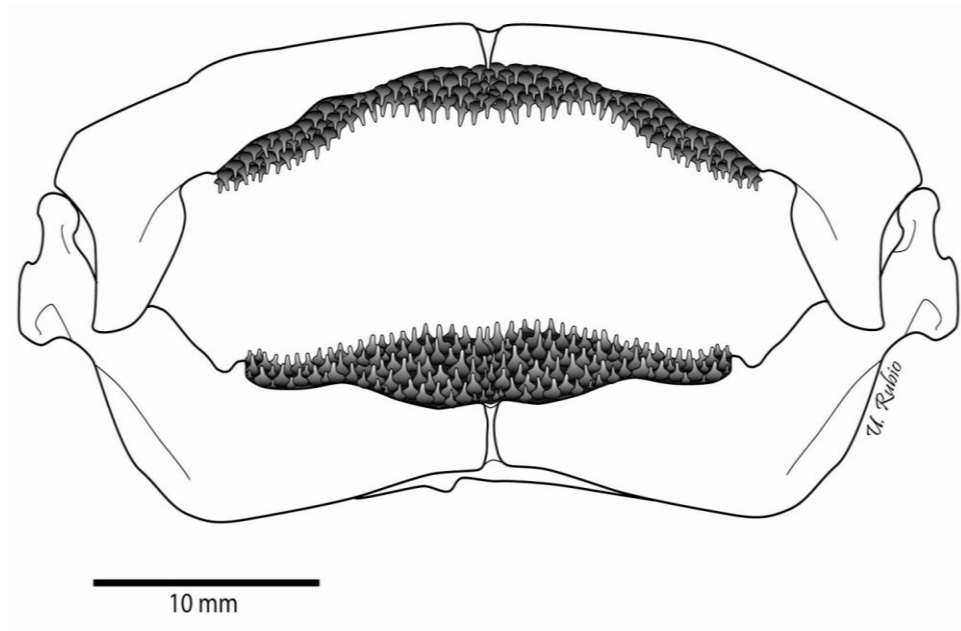
ANEXO F. Esquemas de las mandíbulas de machos de cinco especies de batoideos.



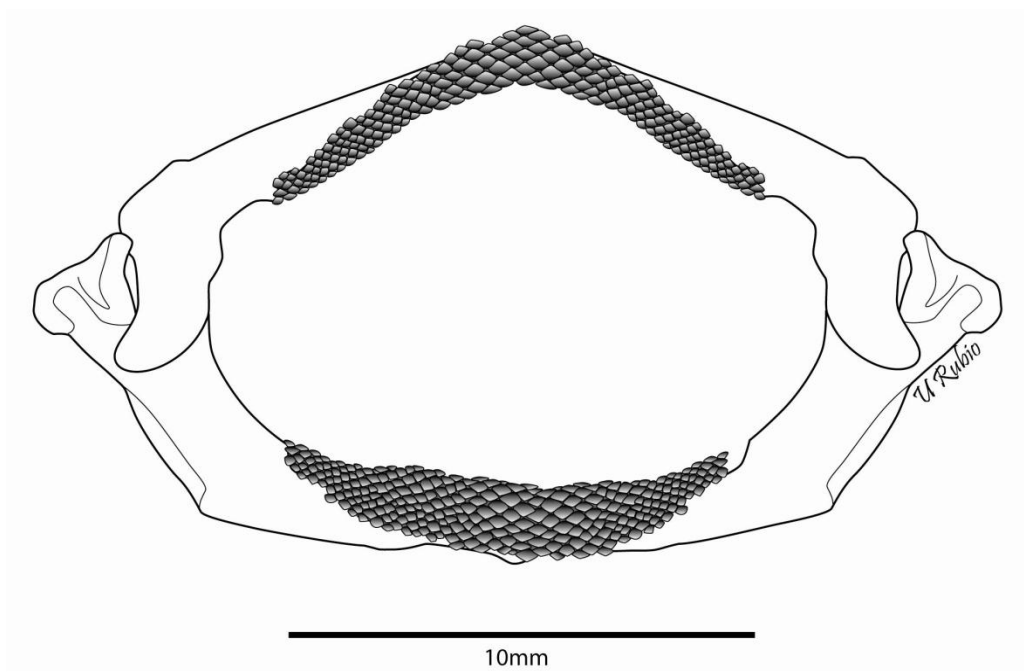
R. steindachneri



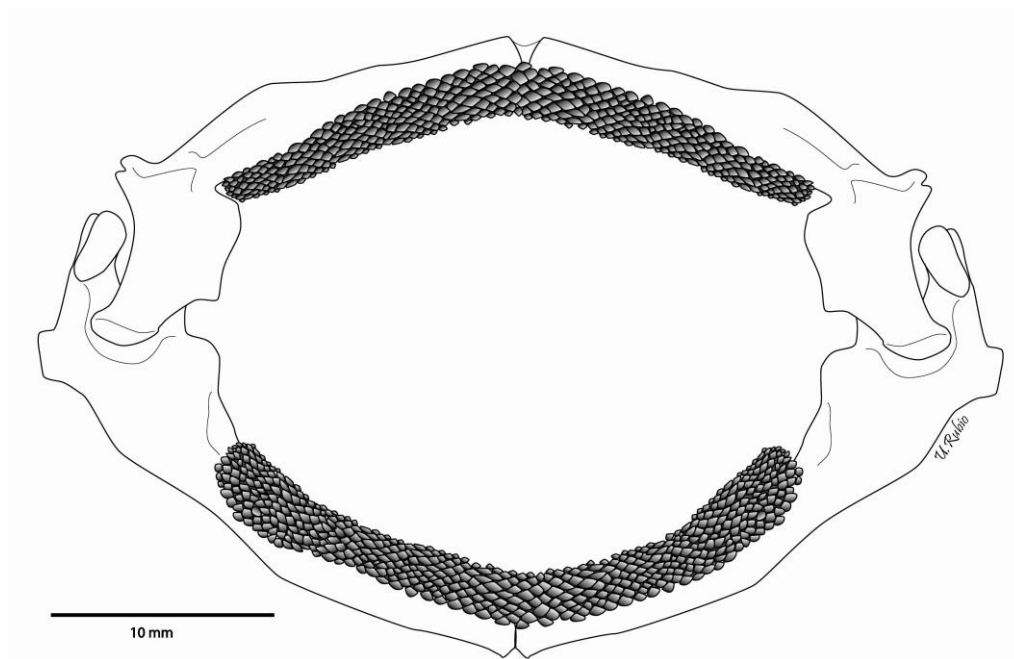
D. dipterura



U. rogersi



U. nana



R. glaucostigma

ANEXO G. Resultados obtenidos a partir del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC).

Valores de correlación entre las variables morfológicas, tróficas y los dos primeros ejes obtenidos a partir del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC).
 AC = Ancho de dientes comisurales; ALC = Alto de dientes comisurales; AS = Ancho de dientes sinfisiales; ALS = Alto de dientes sinfisiales; F = Filas de dientes totales; SECM = Series de dientes del cartílago de Meckel; SEPC = Series de dientes del palatoc cuadrado; CARTD = Ancho de la parte derecha del cartílago; CARTI = Ancho de la parte izquierda del cartílago; DTS = Forma de los dientes; AM = Ancho mandibular; ABM = Abertura mandibular; H = Hembra; M = Macho; Anf = Anfípodos; An = Anélidos; Biv = Bivalvos; Bra = Braquiuros; Cam = Camarones; Camg = Camarones grandes; Crs = Crustáceos; Ofs = Ofiuros; Est = Estomatópodos; Esc = Escafópodos; Gast = Gasterópodos; Iso = Isópodos; Larv = Larvas; Mol = Moluscos; Nem = Nemátodos; Pez = Peces; Sip = Sipuncúlidos; Upo = Langostillas del género *Upogebia*.

	Eje 1	Eje 2
AC	1,839	-0,293
ALC	2,074	-0,148
AS	2,643	0,640
ALS	1,942	-0,238
F	-0,689	0,065
SECM	0,195	-0,111
SEPC	0,219	-0,048
CARTD	1,162	-0,106
CARTI	0,713	-0,364
DTS	0,647	0,884
AM	0,517	-0,586
ABM	0,326	-0,376
<i>D. dipterura</i> H	0,027	-0,825
<i>D. dipterura</i> M	0,045	-0,486
<i>R. glaucostigma</i> H	-0,403	0,191
<i>R. glaucostigma</i> M	-0,427	0,244
<i>U. nana</i> H	-0,283	0,324
<i>U. nana</i> M	-0,267	0,338
<i>U. rogersi</i> H	-0,231	-0,379
<i>U. rogersi</i> M	-0,111	-0,235
<i>R. steindachneri</i> H	1,213	0,507
<i>R. steindachneri</i> M	1,206	0,619
Anf	-0,686	0,350
An	-0,139	-0,777
Biv	0,820	0,627
Bra	-0,481	0,277
Cam	-0,274	-0,198
Cam g	-0,273	0,118
Crs	-0,188	0,537
Ofs	0,923	0,549
Est	-0,073	-0,785
Esc	0,642	0,432
Gast	0,965	0,573
Iso	-0,279	0,036
Larv	0,801	0,522
Mol	0,589	-0,130
Nem	-0,175	-0,300
No ID	0,649	0,524
Pez	0,607	0,098
Sip	0,966	0,589
Upo	-0,294	0,246

Eigenvalores obtenidos a partir del ACC

Eje	Eigenvalor	p
1	0,745	0,594
2	0,078	0,545
3	0,024	0,559
4	0,004	0,676
5	0,001	0,648
6	0,001	0,223
7	0,000	0,568
8	0,000	0,675
9	0,000	0,145