



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA RAYA
MURCIÉLAGO *Myliobatis californica* (GILL, 1865)
DURANTE 2012-2016 EN
BAHÍA TORTUGAS,
B. C. S., MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

ENMAYLIN FERNÁNDEZ AGUIRRE

LA PAZ, B.C.S., 20 DE NOVIEMBRE DEL 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA 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 09 del mes de Noviembre del 2018 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:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA RAYA MURCIÉLAGO *Myliobatis californica*
(GILL, 1865) DURANTE 2012-2016 EN BAHÍA TORTUGAS, B.C.S., MÉXICO"

Presentada por el alumno:

FERNÁNDEZ

Apellido paterno

AGUIRRE

materno

ENMAYLIN

nombre(s)

Con registro: B 1 6 0 7 5 9

Aspirante de:

MAESTRIA 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

Directores de Tesis



DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis



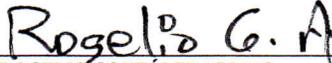
DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
2º. Director de Tesis



DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS



DR. FERNANDO RICARDO ELORRIAGA VERPLANCKEN



DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 23 del mes de Noviembre del año 2018

El (la) que suscribe BIÓL. ENMAYLIN FERNÁNDEZ AGUIRRE Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B160759 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA Y DR. ALBRERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA RAYA MURICÉLAGO *Myliobatis californica*

(GILL, 1865) DURANTE 2012-2016 EN BAHÍA TORTUGAS, B.C.S., MÉXICO"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: enmaylinfernandez@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com - alsanchezg@ipn.mx

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

BIÓL. ENMAYLIN FERNÁNDEZ AGUIRRE

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

Especialmente a mi madre porque ella es yo y yo soy ella.

A mi padre por todo el apoyo que me ha dado durante toda mi vida, porque tú me enseñaste esa pasión por el mundo marino.

A mis sobrihermanos Rafe y Jaley que son mi motivación y las personitas que le dan alegría a mi vida, gracias por sus videos divertidos y todo su cariño.

Especialmente a Chencho por creer en mí, apoyarme en todo y estar a mi lado durante estos años haciéndome creer que tengo un futuro hermoso y que no existen límites cuando se quiere algo.

A mis hermanos por siempre estar orgullosos de mí.

A mi tía Yuli por su cariño, apoyo y preocupación todo el tiempo.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Felipe Galván Magaña por la oportunidad, asesoramiento y por ser un excelente director. Muchas gracias por apoyarnos y creer en nosotros aunque no nos conozca, no nos dice NO. Existen pocas personas como usted, siempre estaré orgullosa y agradecida de haber sido su alumna, todos terminamos sintiéndonos sus hijos.

A mi consejero de estudios Dr. Rogelio González por su invaluable apoyo para mis salidas de estancia y congreso y sobre todo por su buena vibra, paciencia y comprensión.

Al CICIMAR-IPN por la oportunidad brindada.

Al personal administrativo de CICIMAR por todo el apoyo para estancias, congresos y cualquier trámite que se ofrezca.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico otorgado.

A la Dr. Griselda Margarita Figueroa Rodríguez por aceptar ser mi madrina beifi.

Al C.P. Humberto Ceseña y César Casas por la ayuda con los trámites desde el proceso de admisión hasta el último día de maestría, gracias por su paciencia y apoyo.

Al Proyecto Tiburones y Rayas del CICIMAR y a los amigos del Team Galván siempre dispuestos a ayudar y excelentes chicos, todos motivados por los fascinantes tiburones.

Al Doc. Antonio y Arsenio por todas las molestias causadas, por recibirme en su laboratorio y enseñarme el camino en el análisis de muestras isotópicas, fue una gran oportunidad y una experiencia inolvidable.

Gracias Ney por tu ayuda y paciencia conmigo, siempre que recurrí a ti buscando asesoramiento me abriste las puertas de tu casa, mil gracias!

Gracias Checo por ayudarme con tus conocimientos y por encaminarme con tus amistades cuando necesite viajar a Monterrey, no tienes idea lo valiosa que fue tu ayuda!

Gracias Dayli, por tu ayuda en los momentos de presión, ¡todo por Seattle! vaya que valió la pena.

Gracias Jesús Téllez y a tu hermosa familia por acogerme y compartir su hogar conmigo sin aceptar nada a cambio, eternamente agradecida!

A mi amada familia, que a distancia me dan fuerzas para superar los momentos difíciles y que aunque parezca insignificante cada llamada es una inyección de motivación.

A mi comité: Dr. Felipe Galván, Dr. Alberto Sánchez, Dr. Rogelio González, Dr. Fernando Elorriaga, y Dr. Andrés Abitia por las asesorías brindadas durante este proyecto y por toda la información que aportaron para la redacción de este escrito.

A todos los que aportaron de alguna manera para culminar con éxito esta etapa.

Un millón de GRACIAS!!!

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	7
3. OBJETIVOS	9
4. ÁREA DE ESTUDIO	10
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
5.1 Trabajo de campo	12
5.2 Trabajo de laboratorio	13
5.3 Trabajo de gabinete	15
6. RESULTADOS	20
6.1 Análisis de contenidos estomacales de <i>M. californica</i>	20
6.1.1 Dieta general de <i>Myliobatis californica</i>	20
6.1.2 Dieta entre sexos de <i>M. californica</i>	24
6.1.3 Dieta entre juveniles y adultos de <i>M. californica</i>	26
6.1.4 Dieta de <i>M. californica</i> por temporadas.....	29
6.2 Análisis métodos isotópicos.....	31
6.2.1 Análisis general de los valores isotópicos de <i>M. californica</i>	31
6.2.2 Análisis de los valores isotópicos de <i>M. californica</i> entre sexos.....	32
6.2.3 Análisis de los valores isotópicos de <i>M. californica</i> entre juveniles y adultos...33	
6.2.4 Análisis de los valores isotópicos de <i>M. californica</i> entre temporadas.....	34
6.3 Modelo de Mezcla	35
7. DISCUSIÓN	38
7.1 Dieta entre sexos de <i>M. californica</i>	44

7.2 Dieta entre juveniles y adultos de <i>M. californica</i>	45
7.3 Dieta de <i>M. californica</i> entre temporadas.....	46
7.4 Contribución a la dieta.....	48
8. CONCLUSIONES	51
9. RECOMENDACIONES.....	52
10. LITERATURA CITADA.....	53

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Vista dorsal de <i>Myliobatis californica</i> y dentición (FAO, 1995).....	2
Figura 2. Anomalías de la temperatura de la superficie del mar (TSM) que muestran la progresión de la anomalía del agua cálida desde diciembre de 2013 hasta enero 2016 en el Océano Pacífico nororiental. Los datos de temperatura se obtuvieron de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA, 2016b) tomado de Cavole <i>et al.</i> , 2016.....	5
Figura 3. Área de estudio: Bahía Tortugas, Baja California Sur, México.....	10
Figura 4. Ejemplo de curva acumulativa de especies. En el eje X se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado, la unidad de esfuerzo de muestreo fueron los estómagos con alimento analizados (n). El eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado (Sn). Los círculos representan la curva de las muestras aleatorizadas y la línea continua la función de Clench ajustada a la curva ($v2=(a*v1)/(1+(b*v1))$).....	16
Figura 5. Curva acumulativa de la dieta general de <i>Myliobatis californica</i>	21
Figura 6. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales dentro de la dieta general de <i>M. californica</i>	23
Figura 7. Curva acumulativa para la dieta de hembras de <i>M. californica</i>	24
Figura 8. Curva acumulativa para la dieta de machos de <i>M. californica</i>	25
Figura 9. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales para hembras y machos de <i>M. californica</i>	26
Figura 10. Curva acumulativa para la dieta de juveniles de <i>M. californica</i>	27
Figura 11. Curva acumulativa para la dieta de adultos de <i>M. californica</i>	27
Figura 12. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales para juveniles y adultos de <i>M. californica</i>	28

Figura 13. Curva acumulativa para la dieta de <i>M. californica</i> durante años normales.....	29
Figura 14. Curva acumulativa para la dieta de <i>M. californica</i> durante años anómalos.....	30
Figura 15. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales en la dieta de <i>M. californica</i> durante años normales y años anómalos.....	31
Figura 16. Análisis de nicho isotópico SIBER entre sexos de <i>M. californica</i>	33
Figura 17. Análisis de nicho isotópico SIBER entre juveniles y adultos de <i>M. californica</i>	34
Figura 18. Análisis de nicho isotópico SIBER de <i>M. californica</i> entre años normales y años anómalos.....	35
Figura 19. Gráfico de isoespacio de <i>M. californica</i> , donde se muestra la relación de los valores isotópicos de las presas principales con respecto a los valores isotópicos del depredador.....	36
Figura 20. Proporción de aporte de las presas principales a la dieta de <i>M. californica</i> a través del modelo de mezcla.....	37
Figura 21. Fotografía del aparato mandibular de <i>Myliobatis californica</i> tomado de www.floridamuseum.ufl.edu , foto de Cathleen Bester.....	40

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Composición de la dieta de <i>M. californica</i> por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y el porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.....	21
Tabla 2. Proporción de aporte de las presas principales a la dieta de <i>M. californica</i>	37

GLOSARIO

Hábitat: Espacio físico y biológico en donde se encuentran las especies. Residencia natural de un organismo (Odum, 1985).

Demersal: Organismos que presentan una estrecha relación con el fondo (sustrato), pero que no necesariamente vive en el (Bond, 1979).

Cadena Trófica: Secuencia alimenticia, en la que se da un flujo de materia (energía), iniciando con los productores primarios hasta los descomponedores (Odum, 1985).

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

Trama Trófica: Ordenamiento secuencial-alimenticio de los organismos en un ecosistema (Odum, 1985).

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

Especialista: Organismo que utiliza un número bajo de recursos y presenta alta preferencia por algunos componentes en particular (Gerking, 1994).

Generalista: Organismo que utiliza una gran variedad de recursos alimenticios sin ninguna selección (Gerking, 1994).

Nicho Trófico: Relación que tiene un organismo con todos los recursos alimenticios que se encuentran a su disposición (Odum, 1985).

Nivel trófico: Posición de los organismos en la cadena alimenticia, determinado por la transferencia de energía de un nivel a otro (Gerking, 1994).

Isótopo: Término químico proveniente de los sufijos griegos "iso: igual y topo: lugar. El término se aplica a los átomos (estables o inestables) del mismo elemento con el mismo número de protones ($Z+$) y electrones ($e-$) pero diferente número de neutrones (N) (Curtis, 1986). Los isótopos se distinguen por la masa atómica (suma de protones ($Z+$) y neutrones(N)) (Criss, 1999).

Isótopo estable: Es un isótopo que posee gran energía de enlace que no permite que el núcleo sea separado en sus partículas individuales, y a la razón $N/Z+1$ que debe ser aproximadamente inferior a 1-1.5 (Criss, 1999).

Fraccionamiento isotópico: Proceso diferencial en el comportamiento de los isótopos estables en el cual los isótopos ligeros tienden a reaccionar con mayor facilidad favoreciendo la concentración de los isótopos pesados (Fry, 2006).

Enriquecimiento isotópico: Término utilizado para referirse a un tejido que tiene valores δ más positivos que su dieta (Martínez del Rio *et al.*, 2009).

Factor de discriminación: Diferencia entre los valores isotópicos del consumidor y su dieta (Martínez del Rio *et al.*, 2009).

Tasa de recambio isotópica: Periodo en el que el valor del isótopo estable es discriminado e incorporado en el tejido del consumidor y este refleja la señal isotópica de un nuevo recurso alimenticio, después de un cambio entre dietas isotópicamente distintas (Carlisle *et al.*, 2012).

Nicho isotópico: Área definida dentro del espacio δ con valores isotópicos (valores δ) como coordenadas (Newsome *et al.*, 2007).

Sobreposición de Dieta: Utilización del mismo recurso alimenticio por dos o más especies como parte de su dieta, en tiempos y espacio simultáneo (Wootton, 1990).

Competencia: Uso simultáneo por dos o más organismos o especies hacia un recurso que es común, esencial y está limitado (Gerking, 1994).

RESUMEN

Myliobatis californica es una raya demersal de hábitats costeros cuya pesca se extiende a escala comercial. Durante el período de estudio el Pacífico Mexicano estuvo influenciado por los eventos climáticos denominados “La Mancha” y “El Niño”. Se realizaron análisis de contenido estomacal e isótopos estables en músculo durante años normales y anómalos, para evaluar posibles cambios en la dieta. Debido a que el nicho ecológico de las poblaciones de esta raya estuvo perturbado por el aumento considerable de la temperatura, la pregunta de investigación es: ¿cómo pueden responder y adaptarse las poblaciones de esta especie a los efectos del aumento de la temperatura sobre las presas de las que se alimentan?. Se analizaron 86 estómagos provenientes de la pesca artesanal en Bahía Tortugas, en los cuales se identificaron un total de 24 ítems. Las principales presas durante los años normales fueron: el cangrejo *Dynomene* spp. (%PSIRI=29.3) y el estomatópodo *Hemisquilla californiensis* (%PSIRI=10.6); en contraste, durante años anómalos estas presas fueron sustituidas por la langostilla roja *Pleuroncodes planipes* (%PSIRI=28.5) y el gusano cacahuete *Sipunculus* spp. (%PSIRI=7.9). Se determinó el traslapo trófico entre sexos, madurez y años encontrándose que existe traslapo entre sexos y estadios de madurez, no así entre años. Todos los estadios ontogénicos de esta especie compartieron la mayor parte de sus presas. Isotópicamente, hubo traslapo entre sexos y estadios de madurez, y no entre años. Las diferencias en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ sugieren que los machos y los adultos consumieron las presas principales en mayor proporción; sin embargo, las diferencias en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ entre años se debe a una mayor proporción de ^{13}C disponible en el ecosistema a consecuencia del aumento de la temperatura del mar. La presa que más aportó al metabolismo en cuanto a la formación de tejido de *M. californica* fue el gusano cacahuete *Sipunculus* spp. *Myliobatis californica* se categorizó como consumidor secundario en la cadena trófica.

ABSTRACT

Myliobatis californica is a demersal ray that habits coastal environments whose fishery spread to a commercial scale. During the study period, the Mexican Pacific Ocean was under influence of two climatic events: “The Blob” and “El Niño”. Under this premise, stomach content analysis and stable isotopes of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in muscle were undertaken during two periods: during normal years and during anomalous years to evaluate possible changes in diets. Given the ecological niche of populations of this ray in the study area was perturb for the considerable increase of the temperature, appear the concern How can answer and adapt the population of this species to the effects of the temperature arise over the prey that it feeds? To answer this question, 86 stomach contents from artisanal fishing in Tortuga Bay were analyze. 24-item prey was identify. The main prey item during the normal years were *Dynomene* spp. (%PSIRI=29.3) and *Hemisquilla californiensis* (%PSIRI=10.6); nevertheless, in the anomalous years their prey was substituted by *Pleuroncodes planipes* (%PSIRI=28.5) and *Sipunculus* spp. (%PSIRI=7.9). A trophic overlap was determined between sexes, maturity stage and years, finding that trophic overlap existed between sexes and maturity stages, as well as segregation among periods. All ontogenetic stages of this species shared most of their prey. Isotopically, there was overlap between sexes and stages of maturity, and not between years. The differences in the values of $\delta^{15}\text{N}$ suggest that males and adults consumed the main prey in greater proportion; however, the differences in the $\delta^{13}\text{C}$'s isotopic values between years it most do to the great concentration of ^{13}C available in the ecosystem as a result of the increase of the temperature in the sea. The prey that contributed most to the metabolism in terms of tissue formation of *M. californica* was the peanut worm *Sipunculus* spp. *Myliobatis californica* was categorize as a secondary consumer in the trophic chain.

1. INTRODUCCIÓN

Myliobatis californica es una especie de raya conocida como raya murciélago, poncho gris o tecolote. Esta especie pertenece a la familia Myliobatidae conocidas como rayas águila, orden Myliobatiformes (Chondrichthyes: Rajiformes) (Froese y Pauly, 2017).

Son organismos demersales que habitan en zonas costeras y bahías poco profundas, sobre fondos arenosos y fangosos asociados a bosques de macroalgas hasta unos 46 m de profundidad. Son nativas del Pacífico Oriental desde Oregón, EE. UU. hasta el Golfo de California, México (Eschmeyer *et al.*, 1983); aunque también se han encontrado ejemplares en Islas Galápagos, Ecuador (Grove y Lavenberg, 1997).

El tamaño máximo de la especie es de 185 cm de ancho del disco (AD) y son considerados organismos grandes los que presentan tamaños mayores a 90 cm de (AD), pesan hasta 90 kg y pueden vivir hasta por 23 años. Estas rayas son de color marrón claro a negro con vientres blancos. Tienen cuerpo plano con una cabeza prominente que sobresale, ojos grandes y piel suave. La cola parecida a un látigo tan larga o más larga que el ancho del cuerpo con una aleta dorsal en la base y armada con una espina venenosa en forma de púa (Fig. 1) (Florida Museum of Natural History: Bat Ray [FLMNH], 2005).

La raya murciélago presenta dimorfismo sexual y los machos tienden a ser más pequeños que las hembras. Los machos alcanzan la madurez sexual a los 59 cm de AD; mientras que las hembras alcanzan la madurez a los 98 cm de AD (Pelamatti, 2015). La edad de primera madurez varía entre 5 y 6 años para las hembras y 2 años para los machos. Se han observado individuos solitarios y grupos de la propia especie y otras especies de rayas (Florida Museum of Natural History: Bat Ray [FLMNH], 2005).

Esta especie se acerca a la costa durante la noche para cazar, agitan sus aletas pectorales rápidamente para mover la arena y excavan con su hocico

exponiendo invertebrados como bivalvos, moluscos, poliquetos, camarones y cangrejos (Florida Museum of Natural History: Bat Ray [FLMNH], 2005).

Tienen dientes planos y cortos que usan para masticar las conchas de los bivalvos y caracoles, presentan un mecanismo de succión que les permite escupir las conchas una vez que ingieren el tejido blando de la presa (Fig. 1). Mientras se están alimentando expulsan partículas sobrantes de alimentos y exponen otros organismos enterrados que a menudo son depredados por peces más pequeños (Florida Museum of Natural History: Bat Ray [FLMNH], 2005).

Algunas especies de tiburones como el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) y el tiburón orejón (*Notorynchus cepedianus*) se alimentan de estas rayas (Ebert, 2002); también algunos lobos marinos consumen organismos juveniles de rayas murciélago (Florida Museum of Natural History: Bat Ray [FLMNH], 2005).

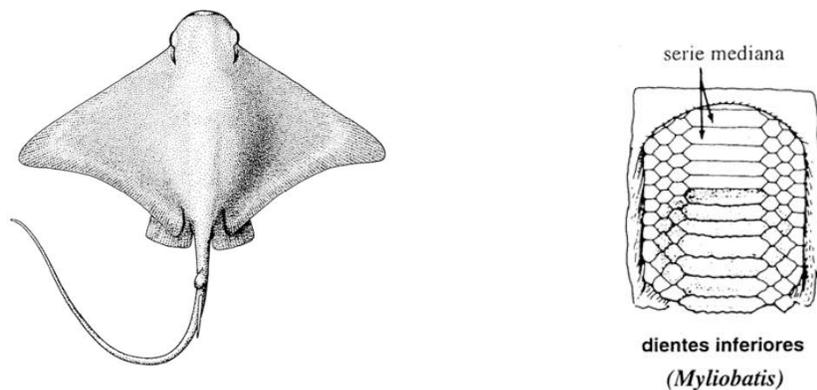


Figura 1. Vista dorsal de *Myliobatis californica* y dentición (FAO, 1995).

M. californica es una especie de importancia comercial para la pesca, es valorada por la calidad de su carne y actualmente es capturada para consumo humano. En las pesquerías artesanales de elasmobranquios esta especie es frecuente en las capturas, y en algunas zonas la pesca está dirigida a las rayas en general. Dado el rápido crecimiento y la madurez precoz de esta especie actualmente se enlista en la Unión de Conservación Mundial de la Naturaleza (IUCN) como de “Menor Preocupación”.

Los estudios de ecología trófica aportan información sobre la alimentación y el uso del hábitat por las especies en sus diferentes fases ontogénicas y entre sexos. Actualmente estos estudios están basados en los análisis de contenido estomacal e isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en tejidos.

El análisis del contenido estomacal permite conocer de qué se alimenta un depredador y puede ser cuantificado en términos de taxa específicos ingeridos, pero no necesariamente asimilados. Esta metodología provee solo información acerca de la alimentación inmediata antes de la captura. Mientras que los análisis de isótopos estables en tejidos del consumidor permiten conocer el origen del alimento asimilado (Vander Zanden y Rasmussen, 2001).

La medición de los isótopos estables de carbono y nitrógeno aporta información de la dieta a largo plazo (meses a años) y permite conocer el posible hábitat trófico del depredador basado en la señal isotópica de sus presas. El $\delta^{13}\text{C}$ en los tejidos del consumidor refleja la composición del alimento asimilado, más un ligero incremento (0-1%). Ésta señal es utilizada para distinguir las fuentes primarias de nutrición al nivel de los productores. Por otro lado, la señal del $\delta^{15}\text{N}$ presenta mayor incremento (2-3%) entre un depredador y su presa, y es utilizada como una medida de la posición trófica de los organismos (Vander Zanden y Rasmussen, 2001).

A pesar de que los isótopos estables aportan información de la dieta asimilada, ésta no da resultados de resolución taxonómica, por lo que esta técnica y el análisis de contenido estomacal se consideran complementarias. Es importante establecer relaciones tróficas entre los consumidores y sus presas para conocer los impactos ecológicos y el vínculo entre las especies (Bizarro *et al.*, 2007).

Durante 2014 y 2016 ocurrieron dos eventos climáticos-atmosféricos consecutivos en el Pacífico norte y en el Pacífico oriental (“La Mancha” y “El Niño”), ambos trajeron como consecuencia el aumento de la temperatura superficial del mar. A continuación, se presenta una descripción de estos dos eventos:

“La Mancha” (2014-2015)

Un gran parche de agua anómalamente cálida (apodada "La Mancha") apareció en la costa de Alaska en el invierno de 2013-2014 y posteriormente se extendió hacia Baja California. Esta anomalía de aguas cálidas al noreste del Pacífico persistió hasta finales de 2015. Fueron notables los cambios ocurridos en la estructura biológica y la composición de los ecosistemas costeros durante la influencia de este fenómeno. Ocurrieron cambios geográficos de las especies de copépodos tropicales, la langostilla roja y el atún; cierres importantes de pesca comercial; y varamientos masivos de mamíferos marinos y aves marinas. Las respuestas ecológicas a estos cambios físicos han sido escasamente cuantificadas y son en gran parte desconocidas (Cavole *et al.*, 2016).

La disminución del flujo de nutrientes a la superficie y la reducción en el fitoplancton causaron cambios en el zooplancton y en las poblaciones de invertebrados, cambiando la distribución de muchas especies hacia aguas más al norte, invertebrados, el atún, que a su vez fueron seguidos por sus depredadores. Varamientos masivos de mamíferos marinos y aves marinas ocurrieron a lo largo de la costa oeste de los Estados Unidos y Canadá. Especies de agua cálida como tiburones zorros, tiburones martillo, y dorados fueron avistados más al norte de su distribución geográfica. Las playas a lo largo del centro y sur de la costa de California se cubrieron de langostilla roja (*Pleuroncodes planipes*). El atún rojo *Thunnus thynnus* apareció en números récord en aguas de California (Cavole *et al.*, 2016).

La temperatura superficial del mar (TSM) fue de 1 °C a 4 °C más alta que el promedio de temperatura registrado a lo largo de la costa oeste de América del Norte. La masa de agua cálida anómala (WWA acrónimo en inglés) progresó en varias fases distintas: comenzó como un solo parche en el Golfo de Alaska en 2013, que abarcó al menos 1,600 km horizontalmente y 90 m de profundidad (Bond *et al.*, 2015). Luego comenzó a expandirse formándose un segundo parche de WWA más al sur en la primavera de 2014 que abarco desde Oregón a Baja California. La magnitud y extensión geográfica de la WWA varió estacional y anualmente (Fig. 2) (Cavole *et al.*, 2016).

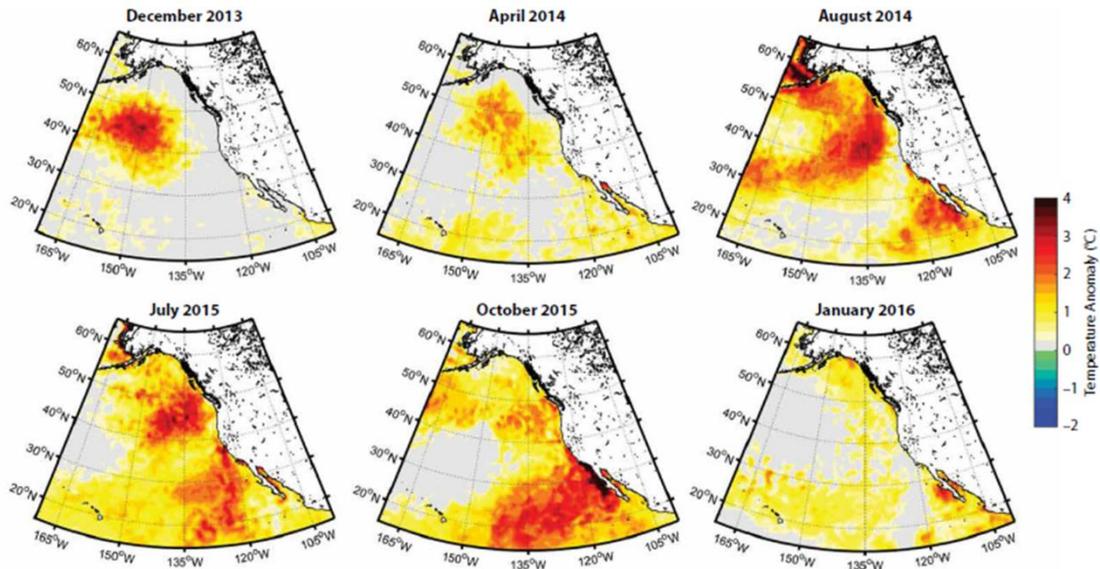


Figura 2. Anomalías de la temperatura de la superficie del mar (TSM) que muestran la progresión de la anomalía del agua cálida desde diciembre de 2013 hasta enero de 2016 en el Océano Pacífico nororiental. Los datos de temperatura se obtuvieron de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA, 2016b) tomado de Cavole *et al.*, 2016.

“El Niño” (2015-2016)

Durante un evento El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), los ecosistemas sufren cambios y alteraciones debido a la variación en la temperatura del agua de mar, provocados por el ENOS. El Niño trae consigo aguas cálidas y pobres en nutrientes que determinan cambios en las poblaciones del fitoplancton y a su vez del zooplancton y de la fauna marina que se alimenta de este, alterándose así las bases de la cadena alimenticia y por ende los consumidores. Durante el verano de 2015 y hasta finales de 2016, el océano Pacífico oriental estuvo bajo la influencia de El Niño. Durante este fenómeno el patrón de la temperatura superficial del océano es uniformemente cálido, lo que es de esperar en los trópicos donde el sol es más intenso. Vientos superficiales cálidos en el oeste del Pacífico tropical se desplazan hacia el este, así el Pacífico tropical central y oriental se calientan y aumenta más la humedad que en condiciones normales. Aguas cálidas se

desplazan hacia el este, empujando las aguas frías a niveles subsuperficiales, profundizando la termoclina (Jiménez y Sobrino, 2008).

“La Mancha” vs “El Niño”

Los primeros signos del fenómeno El Niño 2015-2016 fueron vistos en agosto de 2015. En ese momento, no estaba claro como El Niño del sur podría interactuar con el WWA en el norte. ¿Las aguas cálidas persistirían o podrían disiparse en respuesta a los cambios atmosféricos desde la zona de alta presión provocada por el agua cálida anómala al sistema de baja presión asociado con El Niño (Rasmusson y Wallace, 1983; NOAA ESRL, 2016)? Sin embargo, el WWA se compone de dos parches que no se esperaba que ambos respondieran de la misma manera a las condiciones de El Niño.

Mientras que en la región norte el parche de agua cálida anómala se disipó, el segundo parche al sur en Baja California persistió a lo largo de El Niño (Yulsman, 2015). No está claro si el parche cálido del sur era parte del WWA o de El Niño, ya que en eventos anteriores de El Niño se han observado parches cálidos similares frente a México. La principal distinción entre los dos fenómenos es que El Niño calienta la superficie del agua desde abajo, mientras que el WWA fue causada por la reducida pérdida de calor de la superficie del agua a la atmósfera (Zaba y Rudnick, 2016). Esta diferencia mecanicista en el origen del agua cálida puede ser utilizada para distinguir entre los dos fenómenos. Una comparación de promedios mensuales de TSM claramente muestra que el WWA disminuyó en gran medida desde el otoño de 2015 hasta enero de 2016, particularmente en el Pacífico norte (Cavole *et al.*, 2016).

2. ANTECEDENTES

Se han realizado varios estudios de ecología trófica para *Myliobatis californica*, sólo empleando la técnica de análisis de contenido estomacal. El primer estudio fue realizado por Ridge (1963) en Bahía Tomales, California, Estados Unidos. Éste encontró que las rayas murciélago pequeñas (75 - 90 cm de AD) se alimentaron principalmente de poliquetos, mientras que las rayas más grandes (mayores a 90 cm de AD) consumieron almejas, gusanos echiuros y camarones.

Talent (1982) en octubre de 1971 y diciembre 1972 realizó un estudio en el que analizó los hábitos alimenticios de diferentes especies de elasmobranquios entre ellos *Myliobatis californica* en la zona de Elkhorn Slough, California, Estados Unidos. El autor analizó 310 estómagos de rayas murciélago de entre 20 y 140 cm de AD y encontró que la dieta principal de la especie fue el gusano echiuro *Urechis caupo* y la almeja *Tresus nuttallii*. Además, mencionó que también se registraron crustáceos.

Gray (1997) realizó estudios de ecología trófica en la Bahía de Humboldt, California, Estados Unidos. Analizó 503 estómagos de *M. californica* recolectados entre septiembre de 1991 y septiembre de 1992. Encontró varias especies de almejas, poliquetos, cangrejos, camarones, peces, gasterópodos, isópodos y estrellas de mar. Una especie de pepino de mar *Eupentacta quinquesemita* y el gusano echiuro *Urechis caupo*. En general, las almejas fueron las presas predominantes, se dividieron en dos clases de tamaño 'pequeño' y 'grande', según el diámetro del sifón ≤ 5 mm y > 5 mm, respectivamente. En este estudio se plantea que los hábitos alimenticios de las rayas murciélago varían dependiendo de la talla en la que se encuentren.

El estudio de hábitos alimenticios de *M. californica* más reciente y que constituye un punto de referencia para este trabajo es el de Torres-García (2015) en la localidad de Bahía Tortugas, BCS. Los muestreos se realizaron durante 2012 y 2013 (años normales donde no hubo cambios en la temperatura superficial del mar). Se revisó el contenido estomacal de 56 estómagos, de los cuales se

identificaron 21 especies presas, pertenecientes a siete grupos (sipunculidos, poliquetos, bivalvos, gasterópodos, crustáceos, cefalópodos y peces). Los análisis estadísticos realizados mostraron que los crustáceos *Dynomene* spp. y *Hemisquilla californiensis* fueron las presas más representativas seguidas de *Sipunculus* spp.

Con base a estos resultados *Myliobatis californica* fue categorizada de manera general como depredador especialista mientras que en el caso de los organismos juveniles fueron caracterizados como de estrategia alimentaria mixta (tanto especializada como generalista). El traslapo trófico entre hembras y machos fue medio, indicando que comparten especies presas con hábitos bentónicos que incluyen crustáceos, gasterópodos, bivalvos y sipunculidos; mientras que, entre juveniles y adultos el traslapo fue alto, indicando que se están alimentando en la misma zona y comparten la mayoría de los recursos alimenticios. El nivel trófico indicó que *M. californica* es un consumidor secundario al alimentarse de organismos de niveles tróficos bajos, pudiendo variar su posición trófica dependiendo de las presas consumidas.

Justificación

Los cambios en la temperatura del mar provocados por los eventos climáticos-atmosféricos “La Mancha” y “El Niño” ocasionan cambios en los ecosistemas marinos e influyen directamente sobre la cadena alimenticia en sus diferentes niveles. El hábitat de *Myliobatis californica* se ve afectado por estos fenómenos climáticos. El estudio de su ecología trófica en condiciones anómalas aportaría información sobre los posibles cambios en su dieta en comparación con años normales.

Problema científico

¿Cómo puede responder y adaptarse la población de *M. californica* en la zona de Bahía Tortugas a los efectos del aumento de la temperatura sobre las presas de las que se alimentan?

3. OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la ecología trófica de *Myliobatis californica* durante 2012-2016 en Bahía Tortugas, mediante los análisis de contenido estomacal e isótopos estables de carbono y nitrógeno en tejido muscular de la especie y de sus presas.

Objetivos específicos

- Identificar la composición específica, el nivel trófico y la amplitud de la dieta de *Myliobatis californica*.
- Determinar si existe variación en la dieta o traslapo trófico entre estadios de madurez, sexos y entre años.
- Analizar la interacción trófica entre *M. californica* y sus presas principales, mediante el uso de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculo.

4. ÁREA DE ESTUDIO

Los muestreos se realizaron en el campo pesquero de Bahía Tortugas, localizado en el municipio de Mulegé en la región Pacífico Norte del estado de Baja California Sur, México. Se encuentra entre los 27°38' y 27°42' de Latitud Norte y los 114°50' y 114°56' de Longitud Oeste (Fig. 3).

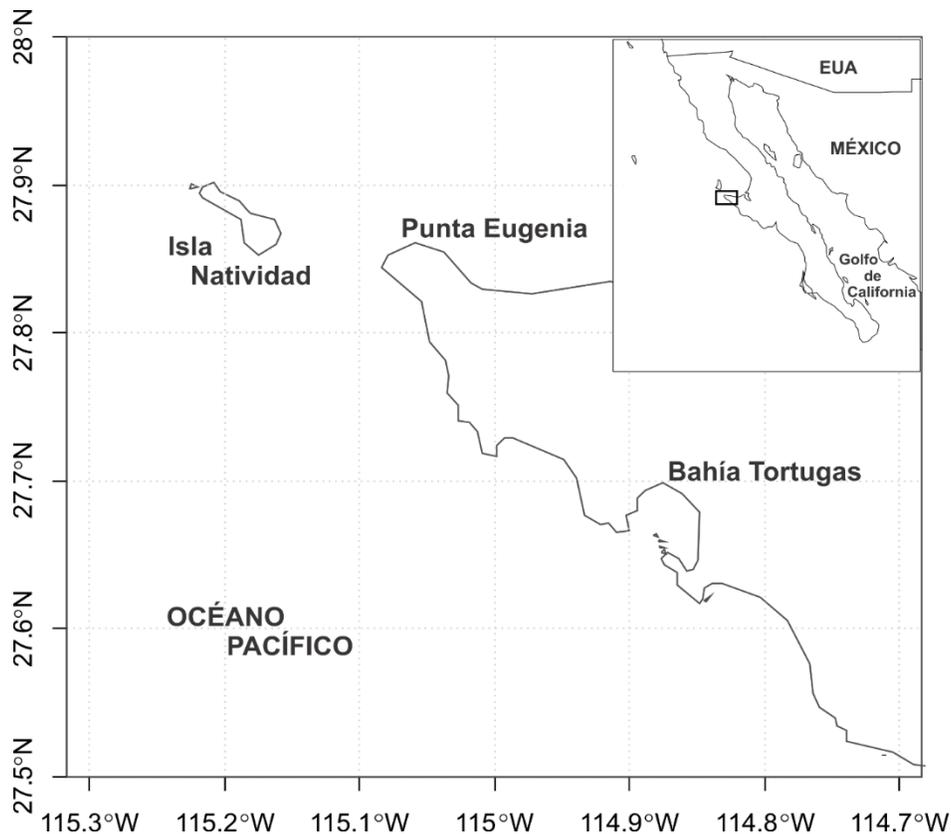


Figura 3. Área de estudio: Bahía Tortugas, Baja California Sur, México.

La costa que circunda a la bahía es heterogénea. En su mayor parte son playas de rocas, así como playas arenosas. Es una zona de alta productividad y de importancia pesquera. El pueblo de Bahía Tortugas tiene cuatro cooperativas de pescadores (Buzos y Pescadores, Emancipación, Purísima y Bahía Tortugas). En la región se pesca abulón, caracoles, langostas, peces, tiburones y rayas.

El ambiente pelágico en el Océano Pacífico frente a la Península de Baja California forma parte del Sistema de la Corriente de California, un ecosistema de

frontera oriental donde los florecimientos del fitoplancton soportan una red trófica abundante (Gaxiola-Castro *et al.*, 2010).

La zona presenta una amplia oscilación térmica anual, durante el verano y parte del otoño el clima es cálido-seco, con temperaturas que varían entre los 14°C y los 36°C. Durante el invierno y la primavera la temperatura es fresca y húmeda con valores entre los 10°C y 26°C (GISS-NASA, 2005). El área de estudio es azotada por aguas frías y baja salinidad durante las temporadas de invierno y primavera provenientes de la Corriente de California influenciada por aguas subárticas; mientras que, durante la temporada de verano y otoño, la zona es azotada por agua tropical superficial proveniente de la corriente ecuatorial (Durazo, 2015).

La plataforma costera de Baja California se compone en su mayor parte de arenas, cascajos o fragmentos de conchas (Barnard, 1963). La batimetría del área de Bahía Tortugas es variable; la geomorfología es típicamente de un valle de río inundado sin barrera física, presenta islas rocosas o lenguas de tierra; escurrimientos ausentes o estacionales y llegan a producirse pequeños deltas de granos cuárcicos y pequeñas playas; la energía es variable, dependiente de la geometría y refracción de las olas; la salinidad es típicamente normal; con gradientes hipo o hipersalinos (Lankford, 1976).

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Trabajo de campo

Las muestras de estómagos y músculos de *Myliobatis californica* fueron recolectadas durante los meses de: marzo, agosto, septiembre y noviembre, entre los años 2012 y 2016. Las muestras no fueron homogéneas entre años ya que sus colectas dependieron de las capturas que efectuaron los pescadores de la zona. La pesca fue dirigida a la captura de rayas en general y el arte de pesca empleado fueron redes de enmalle de 8 cm de luz de malla. Generalmente, las redes se dejan a profundidad variable entre 1 y 25 m.

Una vez identificada la especie se registraron los datos de longitud total (LT), longitud del disco (LD), ancho de disco (AD) y sexo. Las muestras de estómagos se tomaron realizando una disección en la cavidad abdominal, extrayendo el estómago con todo su contenido. Las muestras de músculo fueron obtenidas realizando un corte en la región dorsal y cerca de la cabeza, retirando un pequeño grupo de vértebras y todo el músculo adherido a ellas. Las muestras se almacenaron en una bolsa de plástico y se colocaron en hielo molido hasta su traslado a los congeladores en el Laboratorio de Ecología de Peces, del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN), en La Paz, Baja California Sur, México.

Para separar los organismos juveniles de los adultos se tomó en cuenta la biología reproductiva de la especie, las tallas registradas y la presencia de órganos y estructuras sexuales que indiquen el estado de madurez de los ejemplares capturados. Este trabajo se desarrolló como parte del proyecto de investigación: “Ecología trófica de tiburones de Baja California Sur” financiado por el Instituto Politécnico Nacional y el Acuario de la Bahía de Monterrey, California.

5.2 Trabajo de laboratorio

Muestras de estómagos

Para el análisis de contenido estomacal se registró el porcentaje de llenado de cada estómago. Se asignaron cuatro categorías dependiendo de la proporción de llenado que presentó cada estómago con respecto al tamaño del mismo. La categoría 1 se corresponde con el 25% de llenado, la 2 con el 50% de llenado, la 3 con el 75% de llenado y la 4 con el 100% de llenado.

Posteriormente se abrieron completamente los estómagos con un bisturí para ver todo el contenido y revisar cada pliegue del tejido. Cada presa fue separada de acuerdo al grupo taxonómico, identificándolas hasta el menor taxón posible. Una vez separado el contenido estomacal se procedió a contar, pesar y etiquetar las presas asignándoles un grado de digestión (Galván-Magaña, 1999).

El grado 1 se le asignó a aquellas presas que se consideraron aun frescas, con piel y/o escamas. El grado 2, a las presas que presentaron pérdida de alguna parte corporal o donde sólo se puede apreciar el músculo. El grado 3 fue asignado a las presas en las que únicamente se podían observar restos óseos (esqueletos o exoesqueletos) y algunas quelas muy duras en crustáceos. Para el grado 4 se consideró la presencia de estructuras duras como picos en cefalópodos, opérculos en gasterópodos, restos de conchas y materia orgánica no identificada (MONI).

La identificación de los peces se realizó mediante los restos de esqueleto encontrados dentro de los estómagos. Se utilizaron como guía para la identificación los catálogos de peces de Sánchez-Cota (2013) y Soto-Segoviano (2014), así como algunas guías prácticas y de campo como las de Fischer (1995), Clothier (1950), así como la colección de esqueletos del Laboratorio de Ecología de Peces del CICIMAR-IPN.

La identificación de crustáceos se realizó por medio de los exoesqueletos o por restos duros como quelas y telson, para su identificación se siguió la Guía FAO (Fischer, 1995) y el trabajo de Boyko (2002). Para la identificación de cefalópodos se utilizaron los restos de picos encontrados en los estómagos analizados,

utilizando la colección de picos del laboratorio de Ecología de Peces (CICIMAR-IPN).

Muestras de músculos

Una vez recolectado el músculo en campo, etiquetado, almacenado y congelado se procedió a su preparación para los análisis de isótopos estables. Se tomó una submuestra del músculo congelado y se colocó en viales esterilizados. Fue importante asegurarse de que el tejido extraído fuera solo músculo y de preferencia que no correspondiera a la capa superficial del tejido, esto para evitar analizar muestras contaminadas. Los viales fueron colocados abiertos en una liofilizadora LABCONCO a una temperatura de -50°C en vacío para extraer toda la humedad del tejido.

Las muestras ya secas fueron molidas en un mortero de ágata, debido a que la musculatura de las rayas presenta muchas fibras y estas no se deshacen, se procuró no mezclarlas con el polvo resultante del tejido muscular y se fueron separando mientras se fue moliendo el músculo. Posteriormente se pesó entre 1.00 y 1.05 mg de la muestra en una microbalanza y se colocó el polvo en una cápsula de estaño de 4 x 6 mm. La determinación de la abundancia de los isótopos estables de nitrógeno y carbono se realizó mediante un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC-UGR), Granada, España.

Una vez listas las muestras y colocadas en el espectrómetro de masas de relaciones isotópicas, estas se analizaron mediante sistemas de flujo continuo en un cromatógrafo de gases conectado al espectrómetro de masas (Boutton *et al.*, 1983; Fry *et al.*, 1993; Jeffrey *et al.*, 1994). En este caso, la combustión de la muestra se produjo a 1020°C (con aporte de oxígeno externo) obteniéndose una mezcla de óxidos de carbono y nitrógeno, ambos se redujeron posteriormente en un tubo que contenía granos de cobre a una temperatura de 650°C , obteniéndose una mezcla de CO_2 , N_2 y H_2O .

Posteriormente, el agua se eliminó por vía química (trampa de Cromosorb), y el CO₂ y el N₂ se separaron mediante una columna cromatográfica, de forma que al penetrar en el espectrómetro llegaran separados en el tiempo y sus masas no interfirieran entre sí. El proceso completo de combustión, reducción, eliminación de agua y separación cromatográfica se realizó en un Analizador Elemental (Carlo Erba Modelo NA1500 NC serie 2). El N₂ y CO₂ obtenidos mediante los diferentes procedimientos se introdujeron en un espectrómetro de masas (Delta Plus XP) para su análisis isotópico. El error de los análisis fue menor de 0.1 ‰ para las determinaciones de δ¹⁵N y δ¹³C.

Determinación de los valores isotópicos de carbono y nitrógeno

Los valores de isótopos estables (δ) se calcularon mediante la siguiente fórmula:

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ó } \delta^{13}\text{C} = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1] * 1000$$

Dónde; el R de la muestra para δ¹⁵N, es la proporción entre sus isótopos ¹⁵N/¹⁴N; mientras que para δ¹³C es la proporción de los isótopos de ¹³C/¹²C.

Los estándares empleados fueron urea (UR-05) para el δ¹⁵N y cartílago de tiburón (EZ-23) para el δ¹³C. Al realizar la lectura de isótopos estables en el espectrómetro de masas, se obtuvo un valor isotópico relativo por muestra. Se tomó en cuenta la relación entre los valores isotópicos nitrógeno/carbono para determinar si era necesario aplicar correcciones matemáticas a los datos debido a que no se realizó extracción de lípidos y urea a las muestras de músculos analizadas.

5.3 Trabajo de gabinete

Se realizaron curvas acumulativas de especies presas con respecto al número de estómagos con alimento, con el fin de determinar el número adecuado de estómagos para obtener análisis estadísticos robustos (Cailliet *et al.*, 1986). Se graficaron las curvas propuestas por Jiménez-Valverde (2003) utilizando el programa Estimate'S v8.2.0 (Colwell, 2006) (Fig. 4).

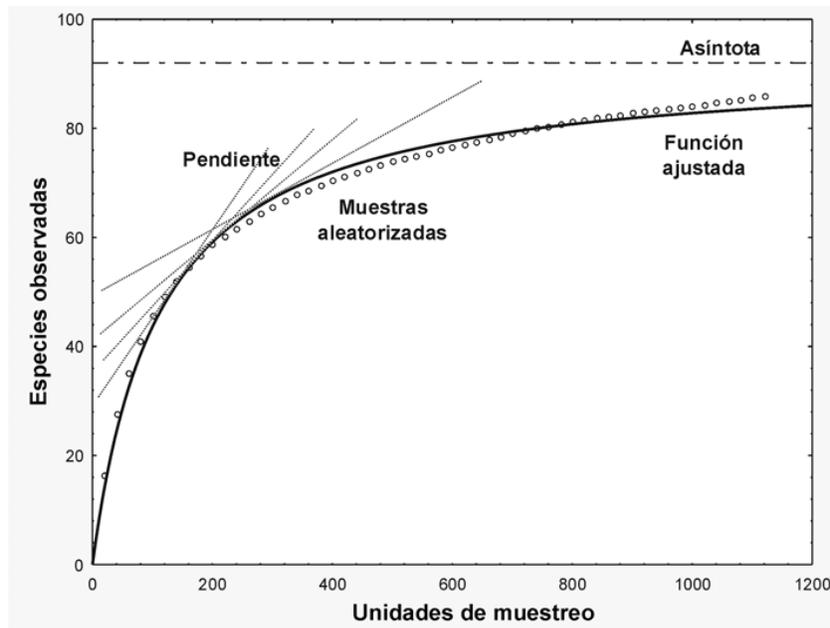


Figura 4. Ejemplo de curva acumulativa de especies. En el eje X se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado, la unidad de esfuerzo de muestreo fueron los estómagos con alimento analizados (n). El eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado (S_n). Los círculos representan la curva de las muestras aleatorizadas y la línea continua la función de Clench ajustada a la curva ($v_2 = (a \cdot v_1) / (1 + (b \cdot v_1))$).

Como resultado de estas curvas se obtuvo el coeficiente de determinación (R^2) que nos indicó el ajuste del modelo a los datos (un valor de R^2 cercano a 1, indica un buen ajuste del modelo). La gráfica de la función ajustada a los datos nos permitió hacer una evaluación visual de la calidad del muestreo y los parámetros a y b nos ayudaron a calcular la pendiente al final de la curva ($p = a / (1 + b \cdot n)^2$). Esta pendiente, menor de 0.1, nos indicó que hemos logrado un inventario bastante completo y altamente fiable. También se calculó la proporción de la dieta representada con el esfuerzo empleado ($S_{obs} / (a/b)$).

Para realizar la descripción de los hábitos alimenticios se utilizó el índice de importancia relativa presa específico (PSIRI) por sus siglas en inglés propuesto por Brown *et al.*, (2012):

$$\%PSIRI_i = \frac{\%FO_i \times (\%PN_i + \%PW_i)}{2}$$

Donde; $\%FO_i$ es el número de estómagos que presentan la presa i , dividido entre el número total de estómagos.

La abundancia específica por presa ($\%PN_i$) y el peso ($\%PW_i$) se calcularon de la siguiente manera:

$$\%PA_i = \frac{\sum_{j=1}^n \%A_{ij}}{n_i}$$

Donde; $\%A$ es la abundancia de cada presa i en el estómago j y n_i es el número de estómagos que presentan la presa i ya sea en abundancia o peso.

Para comparar los grupos de talla, sexo y temporada se utilizó un análisis de similitud (ANOSIM) por una matriz de disimilitud de Bray-Curtis y en caso de encontrar diferencias significativas se utilizó un análisis SIMPER en el programa PRIMER 6 versión 6.1.13 (Clarke y Warwick, 2001).

La amplitud de la dieta se evaluó mediante el índice estandarizado de Levin (Bi). Este índice varía de 0 a 1 con valores <0.6 indicando un depredador especialista y >0.6 un depredador generalista (Labropoulou y Eleftheriou, 1997).

$$Bi = \frac{1}{n - 1[(1/\sum p_{ji}^2) - 1]}$$

Donde; $\sum p_{ji}^2$ es la proporción de $\%PSIRI$ de la i presa en la dieta del depredador j y n es el número de especies presa.

Para el cálculo del nivel trófico de la especie basado en la dieta se utilizó la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992) donde se pondera el peso y nivel trófico de cada especie presa. Los niveles tróficos de las presas se obtuvieron de acuerdo a Cortés (1999).

$$NT_{depredador} = 1 + \left(\sum_{i=1}^n DC_{ij} \right) (NT_i)$$

Donde; $\sum_{i=1}^n DC_{ij}$ es la composición de la dieta en proporción de peso de cada una de las presas i en el depredador j mientras que NT_i representa el nivel trófico de cada especie presa i .

Para el cálculo de posición trófica con base al análisis de isótopos estables se utilizó la ecuación propuesta por Post (2002).

$$PT = \lambda + \frac{(\delta^{15}N_{depredador} - \delta^{15}N_{base})}{\Delta_n}$$

Donde; $\delta^{15}N_{depredador}$ representa el valor promedio de las firmas isotópicas de *Myliobatis californica*, λ representa el nivel trófico reportado para el eslabón más bajo de la cadena trófica que se analizó. En este caso fue el nivel trófico reportado por Cortés (1999) para el zooplancton ($\lambda=2.2$); mientras que $\delta^{15}N_{base}$ es el valor isotópico promedio del zooplancton en la zona de Bahía Tortugas; por último Δ_n representa el enriquecimiento isotópico trófico promedio para el $\delta^{15}N$ de 3.4‰ tomado de Kim *et al.*, (2012b).

Para la obtención de los valores de zooplancton, se realizaron cinco arrastres de zooplancton en el área de Bahía Tortugas durante el mes de noviembre de 2014, los cuales fueron utilizados para obtener el valor de $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$ promedio de la zona.

Para comparar los valores isotópicos entre los grupos de sexo, talla y temporada se utilizó el análisis de nicho isotópico del paquete SIBER en R, que muestra una serie de elipses que enmarcan, dentro de un intervalo de confianza del

95%, la distribución de los datos isotópicos, dando forma al nicho isotópico, permitiendo comparar el área (‰^2) y medir el traslape entre nichos de los consumidores bajo análisis, lo que indica si están compartiendo recursos o utilizando el hábitat de manera similar (Jackson *et al.*, 2011).

Además, se utilizó la prueba no paramétrica U de Man Whitney para determinar si existen diferencias en los valores isotópicos del nitrógeno y del carbono entre las series de datos de los grupos (Zar, 2010) con el fin de fortalecer los datos obtenidos mediante el análisis SIBER.

Para conocer la contribución de las presas a la dieta mediante el análisis de isótopos estables, se realizó un modelo de mezcla utilizando el paquete MixSiar en R, en el cual se usaron los valores isotópicos del depredador, así como los de las presas obtenidas de los contenidos estomacales de *Myliobatis californica*. Este modelo utiliza probabilidad bayesiana para explicar la variación de una mezcla (depredador) a partir de diferentes fuentes (presas) con las señales isotópicas de nitrógeno y carbono. Los resultados del modelo evidencian a la presa que es asimilada en mayor proporción, en este caso en el músculo del depredador (Stock y Semmens, 2016a, b).

6. RESULTADOS

6.1. Análisis de contenidos estomacales de *Myliobatis californica*.

M. californica presenta un estómago musculoso con paredes gruesas y muchos pliegues en su interior que le permiten almacenar mayor volumen de alimento. El estómago tiene forma arriñonada y está ensanchado en sus dos extremos, el tamaño del estómago es proporcional al tamaño del organismo.

De un total de 153 estómagos de *M. californica*, 86 contenían alimento (56%) y 67 se encontraban vacíos (44%). Los estómagos revisados correspondieron a organismos con tallas entre los 18 y 94 cm de ancho de disco (AD).

Se identificaron 24 ítems presas pertenecientes a ocho grupos taxonómicos: Crustáceos, Bivalvos, Peces, Gasterópodos, Cefalópodos, Poliquetos, Nematodos y Sipuncúlidos. Los crustáceos fueron las presas más representativas en la dieta.

El porcentaje de llenado de los estómagos fue de 31 estómagos en categoría 1 (25 % de llenado), 38 estómagos en categoría 2 (50 % de llenado), 10 estómagos en categoría 3 (75 % de llenado) y 7 estómagos en la categoría 4 (100% de llenado).

6.1.1 Dieta general de *M. californica*.

De acuerdo a la curva acumulativa el número de estómagos con alimento fue adecuado para caracterizar el espectro trófico general de *M. californica*. Los 86 estómagos analizados representaron la dieta en un 78% con una pendiente igual a 0.06 y un valor de $R^2 = 0.99$ (Fig. 5).

M. californica en el área de Bahía Tortugas durante los años 2012-2016 se alimentó de 24 ítems presas (Tabla 1). De acuerdo al %PSIRI, la langostilla roja *Pleuroncodes planipes* representó el 22.54% de la dieta, seguido del cangrejo *Dynomene* spp. con el 6.34%, el gusano cacahuete *Sipunculus* spp. con el 6.29 % y el estomatópodo *Hemisquilla californiensis* con el 4.27% (Fig. 6).

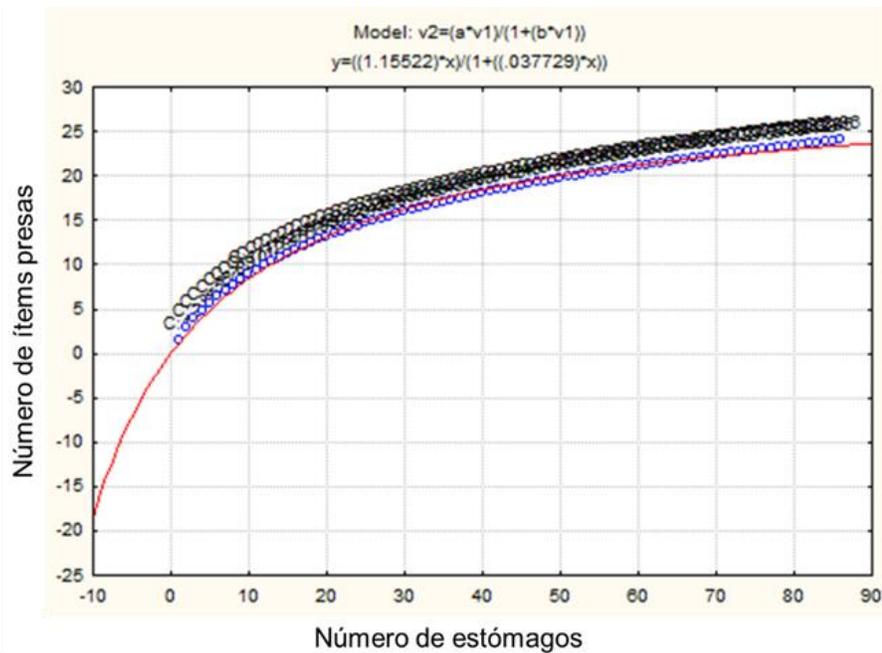


Figura 5. Curva acumulativa de la dieta general de *M. californica*.

Tabla 1. Composición de la dieta de *M. californica* por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.

PRESAS	NECP	NECI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
MONI	86	35	0.406977	58.85854	59.38051	24.06
<i>Pleuroncodes planipes</i>	86	24	0.27907	80.72917	80.79378	22.54
Restos de conchas	86	11	0.127907	59.09091	47.12635	6.79
Restos de crustáceos	86	8	0.093023	68.13725	72.29767	6.53
<i>Dynomene</i> spp.	86	8	0.093023	67.70833	68.66597	6.34
<i>Sipunculus</i> spp.	86	6	0.069767	86.11111	94.26771	6.29
Restos de gasterópodo	86	6	0.069767	59.31373	67.88933	4.44

<i>Hemisquilla californiensis</i>	86	6	0.069767	51.30952	71.06922	4.27
Nematodae	86	4	0.046512	79.16667	75.5102	3.6
Bivalvo	86	5	0.05814	47.84314	66.27347	3.32
Poliqueto	86	2	0.023256	75	55	1.51
<i>Tellina subtrigona</i>	86	2	0.023256	58.33333	66.66667	1.45
<i>Donax californicus</i>	86	1	0.011628	100	100	1.16
<i>Solenosteira capitanea</i>	86	1	0.011628	100	100	1.16
<i>Synodus</i> spp.	86	2	0.023256	33.33333	56.09756	1.04
Restos de peces	86	4	0.046512	28.27381	8.925623	0.87
<i>Mytella</i> spp.	86	2	0.023256	65.29412	8.439898	0.86
Lumbrineridae	86	2	0.023256	37.5	30	0.78
Engraulidae	86	1	0.011628	50	77.25118	0.74
<i>Lepidopa mexicanus</i>	86	1	0.011628	50	70	0.7
<i>Loligo</i> spp.	86	1	0.011628	85.71429	7.954545	0.54
<i>Blepharipoda occidentalis</i>	86	1	0.011628	33.33333	60	0.54
Euphylax	86	1	0.011628	25	19.23077	0.26
<i>Loligo opalescens</i>	86	1	0.011628	33.33333	1.219512	0.2

En su mayoría las presas consumidas por este depredador correspondieron al grupo de los crustáceos y moluscos, siendo las presas principales de esta raya. Importante destacar que la materia orgánica no identificada (MONI) representó gran parte del espectro de la dieta. En esta categoría se agruparon restos de alimentos que por su elevado grado de digestión no se pudo definir a que grupo taxonómico pertenecían, pero son parte del alimento consumido y un gran aporte a la dieta.

Por otra parte, las presas incluidas al ítem restos de conchas se integró de los restos de pequeñas conchas blancas que es probable pertenezcan a algún bivalvo que fue imposible identificar. En la categoría restos de crustáceos se agruparon exoesqueletos, quelas, patas y restos que por su coloración no rojiza no pudieran asociarse a restos de *Pleuroncodes planipes* y tampoco identificarse hasta un nivel taxonómico exacto. En el caso de restos de gasterópodos se encontraron restos muy pequeños de conchas de caracol y opérculos adheridos a la musculatura de alguna especie de este grupo que tampoco fue posible identificar con estos hallazgos.

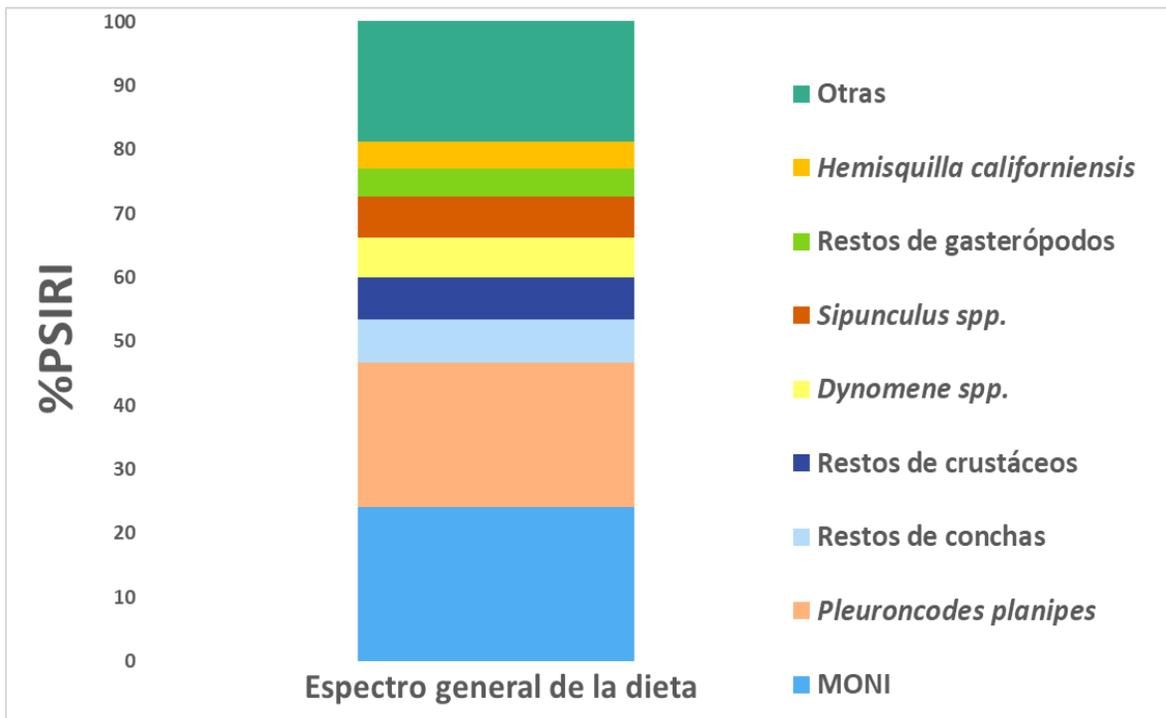


Figura 6. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales dentro de la dieta general de *M. californica*.

El índice de Levin indicó un valor de $B_i = 0.29$, lo que clasificó a *M. californica* como depredador especialista, con un nivel trófico (NT) de 3.6, calculado con los contenidos estomacales.

6.1.2 Dieta entre sexos de *M. californica*.

Se analizaron 50 estómagos de organismos hembras y 36 estómagos de organismos machos. Ambos sexos se encuentran bien representados en el intervalo de tallas, las hembras están representadas entre los 18 y 94 cm de AD y los machos se encuentran representados entre los 26 y 92 cm de AD. Se realizaron las curvas acumulativas correspondientes para conocer si el tamaño de muestra fue adecuado para describir la dieta para cada sexo, encontrándose en ambos casos un valor de la pendiente igual a 0.1 y un valor de $R^2= 0.99$.

En el caso de las hembras la curva se estabilizó con el 74% de los estómagos analizados (Fig. 7) y para los machos con el 62% (Fig. 8).

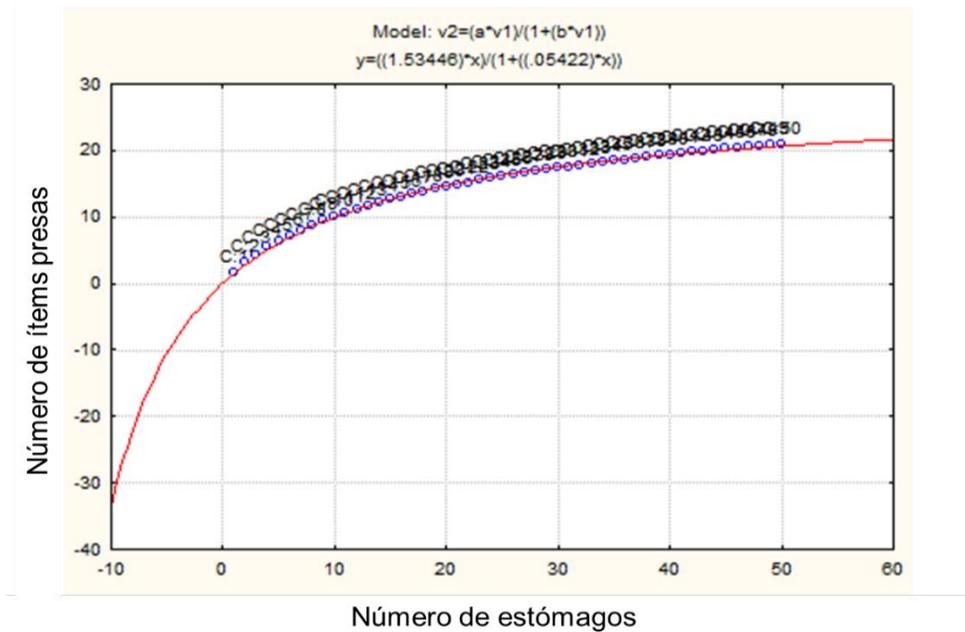


Figura 7. Curva acumulativa para la dieta de hembras de *M. californica*.

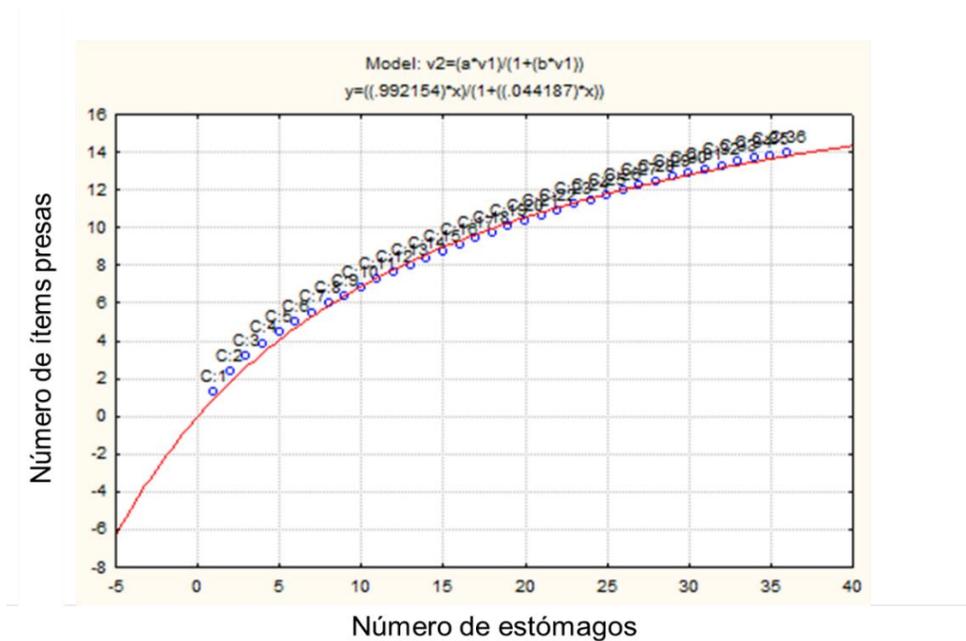


Figura 8. Curva acumulativa para la dieta de machos de *M. californica*.

Las hembras se alimentaron de 21 ítems presas (Anexo 1), mientras que los machos de 14 ítems (Anexo 2). De acuerdo al %PSIRI las hembras y los machos comparten gran parte de la dieta consumiendo algunas presas en común.

Las hembras tuvieron una dieta más variada pero consumieron las presas en menor proporción que los machos. Se alimentaron de *Pleuroncodes planipes* (10.5%), seguido de *Sipunculus* spp. (7.8%) y *Dynomene* spp. (7%). Mientras que los machos se alimentaron en mayor proporción de *Pleuroncodes planipes* (39.1%), *Dynomene* spp. (5.3%) y *Hemisquilla californiensis* (4.9%). Ambos sexos incluyeron en su dieta los ítems restos de conchas y MONI en proporciones semejantes; la dieta de las hembras además incluyó restos de gasterópodos y crustáceos, no encontrados en la dieta de los machos (Fig. 9).

Se comparó la composición de la dieta mediante ANOSIM y no se encontraron diferencias significativas en la dieta entre sexos (R ANOSIM = 0.028, p = 0.08). Las hembras fueron caracterizadas como depredadores especialistas de acuerdo al índice de Levin (Bi = 0.23), al igual que los machos (Bi = 0.16). Se estimó un nivel trófico (NT) de 3.6 para las hembras y 3.5 para los machos.

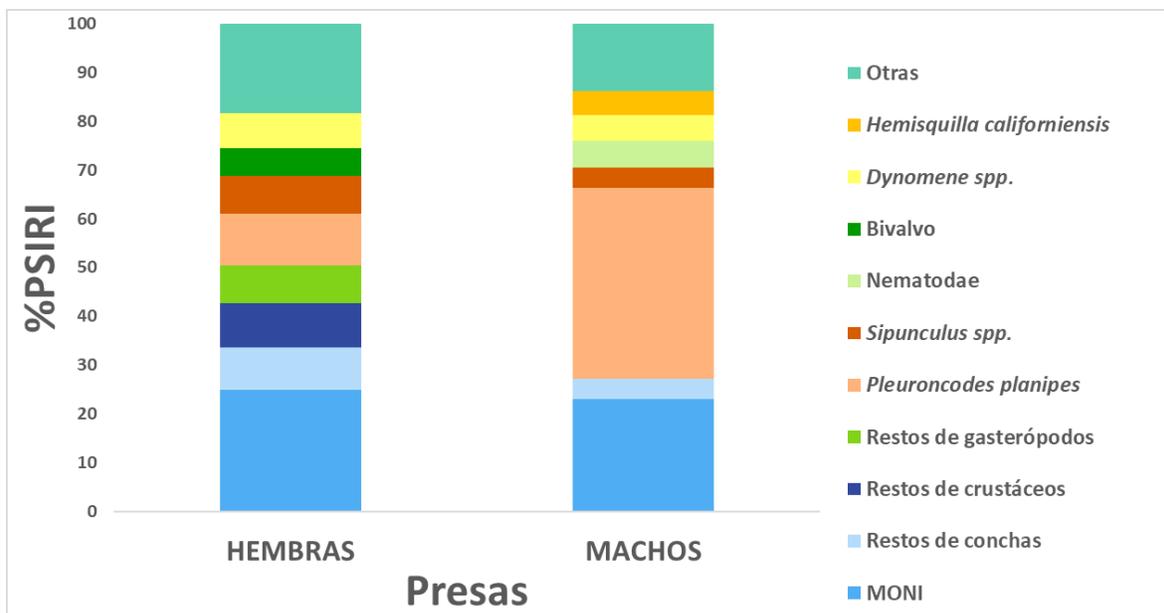


Figura 9. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales para hembras y machos de *M. californica*.

6.1.3 Dieta entre juveniles y adultos de *M. californica*.

De acuerdo al estadio de madurez se analizaron los estómagos de 71 organismos juveniles y 15 organismos adultos, esto de acuerdo a la estimación de talla de primera madurez realizada por Pelamatti (2015). Así los machos se consideraron maduros a partir de los 59 cm de AD; mientras que las hembras comienzan su madurez sexual a partir de los 98 cm de AD.

Los juveniles estuvieron representados entre las tallas de 18 y 94 cm de AD, correspondiendo las mayores tallas a organismos hembras juveniles. En el caso de los adultos, estos presentaron tallas entre los 60 y 92 cm de AD, en donde todos los organismos analizados fueron machos.

Se realizaron las curvas acumulativas para ambos grupos y se obtuvieron valores de pendiente menores a 0.1, lo que fue indicativo de que las muestras resultaron adecuadas para describir la dieta de juveniles y adultos. Para los juveniles la pendiente tuvo un valor de 0.07 con un $R^2= 0.99$, la dieta estuvo

representada en un 78% (Fig. 10). En el caso de los adultos la pendiente tuvo un valor de 0.08 con un $R^2= 0.98$ y una representatividad de la dieta al 77% (Fig. 11).

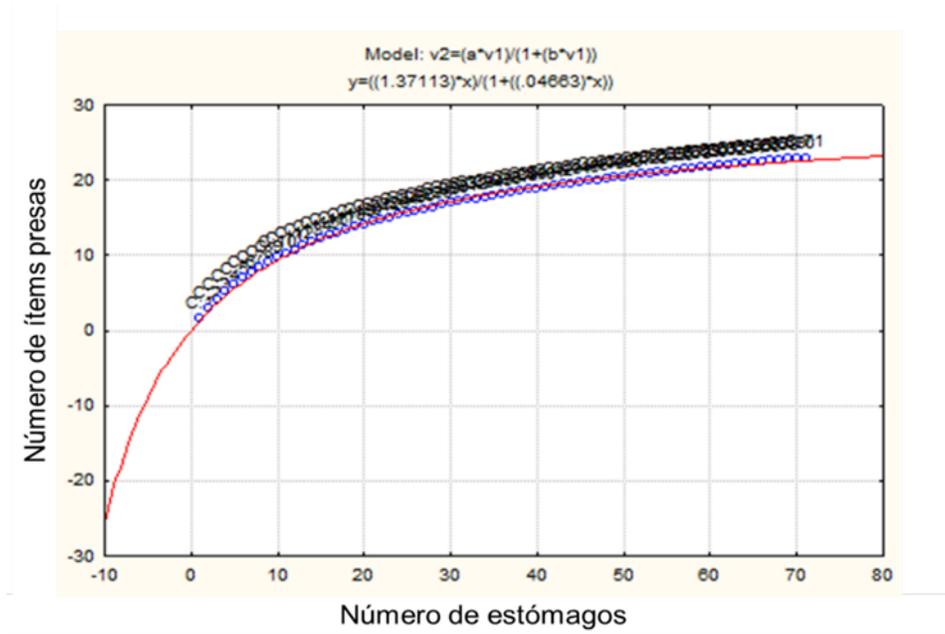


Figura 10. Curva acumulativa para la dieta de juveniles de *M. californica*.

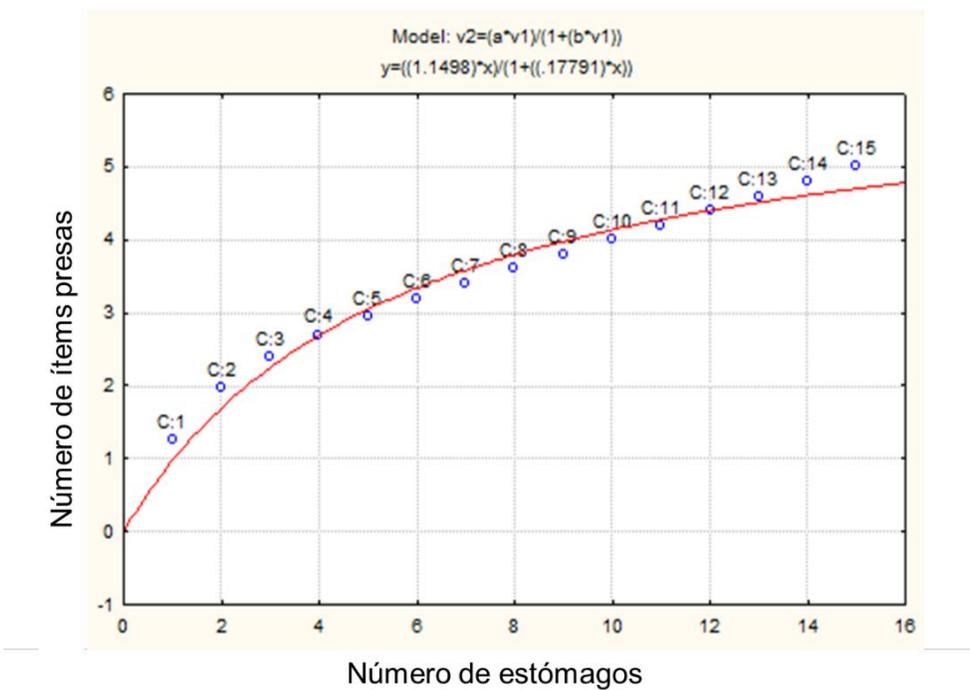


Figura 11. Curva acumulativa para la dieta de adultos de *M. californica*.

La dieta de los organismos juveniles se conformó de 23 ítems presas, casi el total de los ítems registrados (Anexo 3), de las cuales *Pleuroncodes planipes* representó el 14.1%, *Sipunculus* spp. el 7.6%, *Dynomene* spp. el 7.1% y *Hemisquilla californiensis* el 3.7%. Además su dieta incluyó restos de conchas, crustáceos, gasterópodos y un gran porcentaje de MONI (Fig. 12). Los juveniles presentaron una estrategia alimentaria especialista ($Bi = 0.27$) con un nivel trófico (NT) de 3.6.

Para los adultos se registraron solamente 5 ítems presas (Anexo 4), de los cuales *Pleuroncodes planipes* aportó el 62.1% seguido de *Hemisquilla californiensis* que representó el 6.6%, *Lepidopa mexicanus* el 4% y *Dynomene* spp. el 2.4%; la MONI al igual que para los juveniles se presentó en un alto porcentaje (Fig. 12). En cuanto a su estrategia trófica los adultos fueron categorizados también como depredadores especialistas ($Bi = 0.12$) con un nivel trófico (NT) de 3.5.

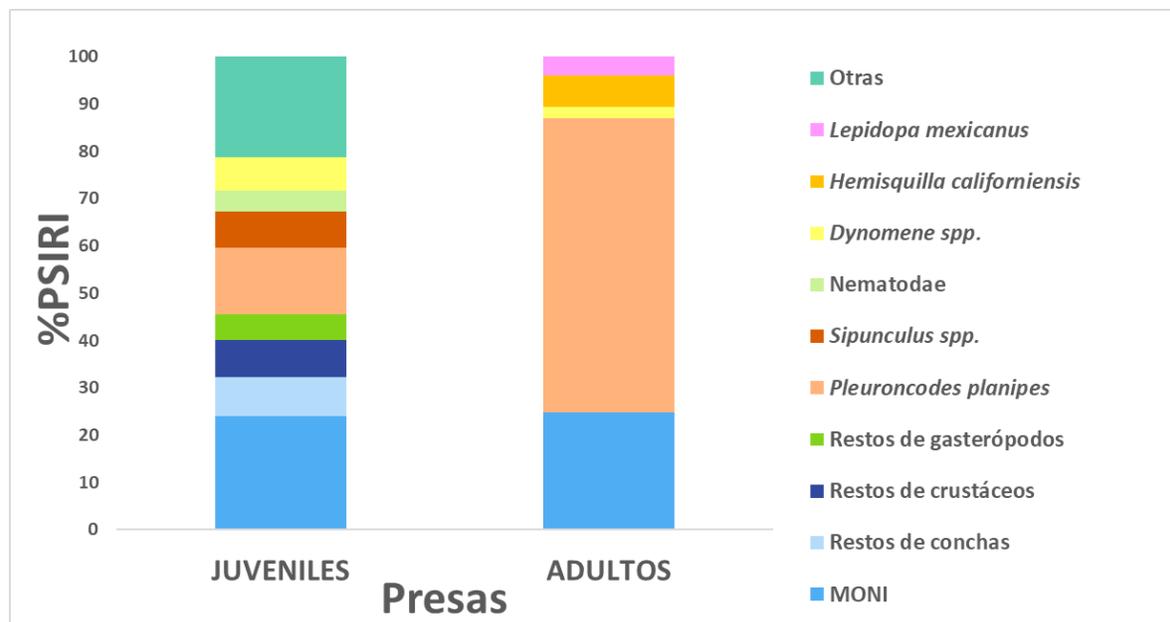


Figura 12. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales para juveniles y adultos de *M. californica*.

A pesar de la diferencia entre la abundancia y riqueza de las dietas entre los organismos juveniles y adultos, no se encontraron diferencias estadísticas (R ANOSIM = - 0.041, $p = 0.79$).

6.1.4 Dieta de *M. californica* por temporadas.

Las muestras de estómagos se separaron según la temporada o años de muestreo, considerando años normales el período de 2012 y 2013 y años anómalos el período de 2014, 2015 y 2016. Para años normales se analizaron 18 estómagos muestreados durante esta temporada mientras que para años anómalos se contó con 68 muestras.

Se realizaron las curvas acumulativas correspondientes, encontrando que el tamaño de muestra no fue adecuado para describir la dieta durante los años normales, ya que la pendiente registró un valor de 0.3 con un $R^2=0.99$ y una representatividad del 54% de la dieta (Fig. 13). A pesar de no contar con suficientes muestras para estos años la información obtenida sobre la dieta fue considerada y se validó con los resultados isotópicos obtenidos.

En el caso de los años anómalos la curva acumulativa registró una pendiente igual a 0.07 con una $R^2=0.99$, y una representatividad de la dieta del 75%, por lo que se consideró que el número de muestras fue adecuado para describir la dieta (Fig. 14).

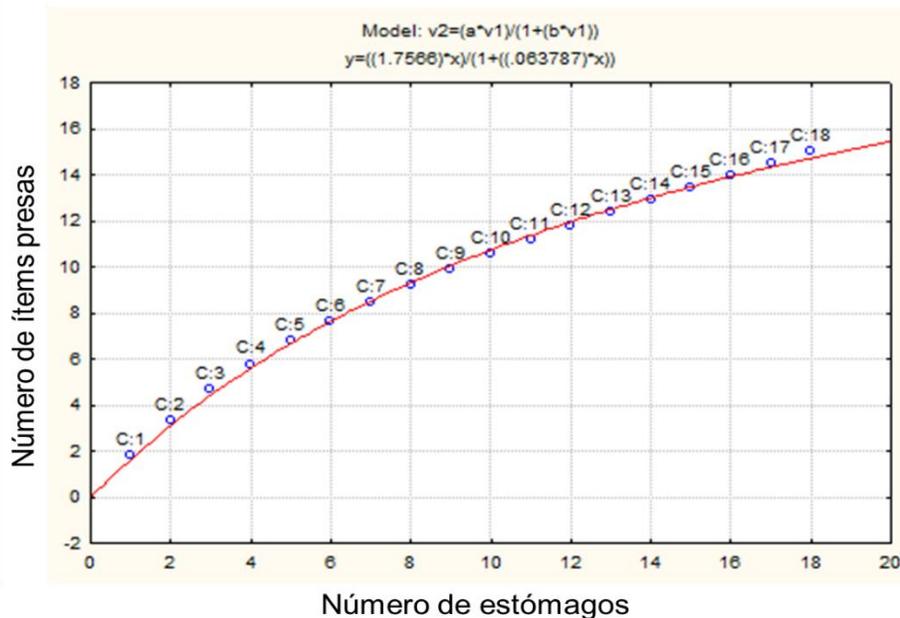


Figura 13. Curva acumulativa para la dieta de *M. californica* durante años normales.

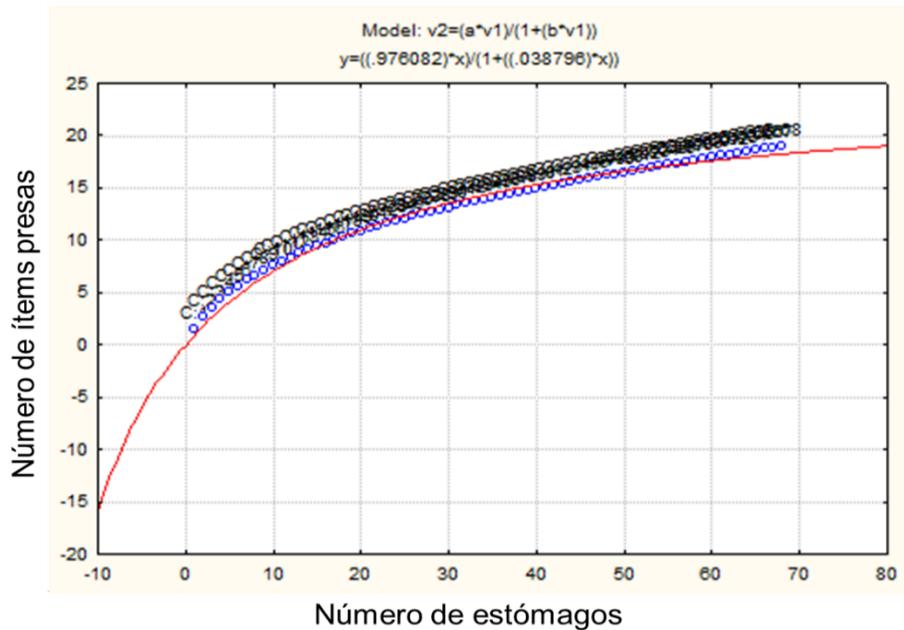


Figura 14. Curva acumulativa para la dieta de *M. californica* durante años anómalos.

Durante los años normales *M. californica* se alimentó de 15 ítems presas (Anexo 5), de las cuales *Dynomene* spp. aportó el 29.3%, seguido de *H. californiensis* con 9.8%, *Synodus* spp. con 4.9% y la familia Engraulidae con 3.5% (Fig. 15). En cuanto a su estrategia alimentaria durante esta temporada la raya fue caracterizada como depredador especialista ($Bi = 0.12$) con un nivel trófico (NT) de 3.6.

M. californica durante los años anómalos se alimentó de 19 ítems presas (Anexo 6), siendo *Pleuroncodes planipes* la más importante con 28.5%, seguido de *Sipunculus* spp. con 7.9% y la familia Nematodae con 4.5% (Fig. 15). Durante esta temporada se comportó como especialista ($Bi = 0.26$) con un nivel trófico (NT) de 3.5.

Durante ambos periodos se registraron los ítems restos de gasterópodos, crustáceos, conchas y MONI en proporciones muy parecidas (Fig. 15).

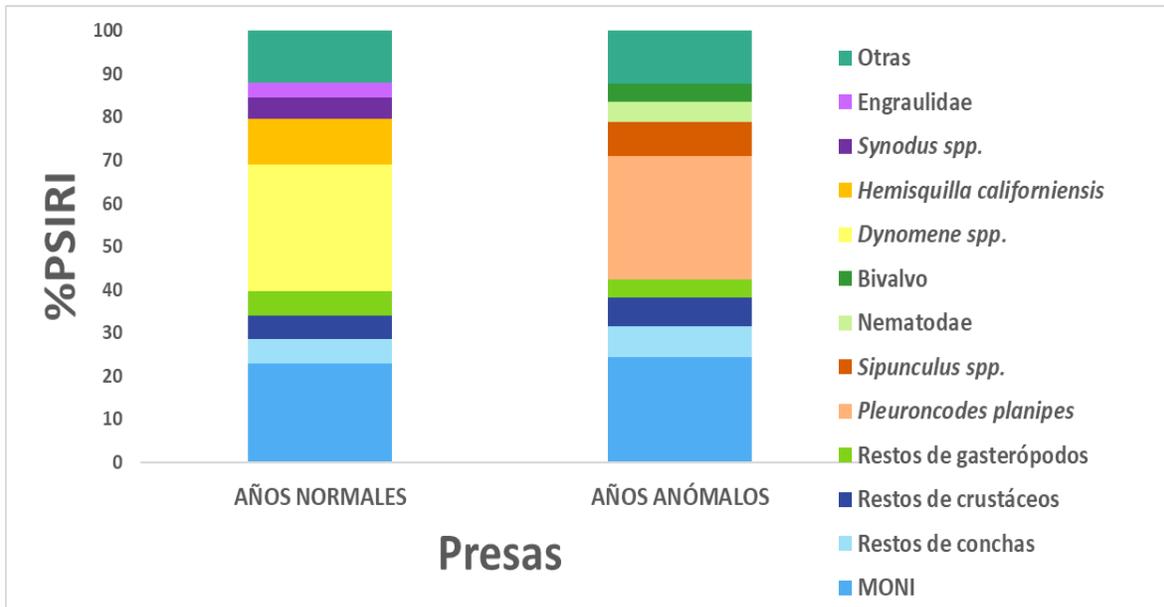


Figura 15. Gráfico acumulado de %PSIRI mostrando la importancia de las presas principales en la dieta de *M. californica* durante años normales y años anómalos.

Se compararon las dietas entre ambas temporadas encontrando diferencias significativas (R ANOSIM = 0.155, p = 0.001). El análisis SIMPER mostró una disimilitud de 89%.

6.2. Análisis métodos isotópicos

6.2.1 Análisis general de los valores isotópicos de *M. californica*.

Se analizó un total de 143 muestras de músculos ($n=143$). La relación carbono/nitrógeno (C/N) presentó un valor promedio de 3.2 que se encuentra entre 2.9 y 3.5, intervalo de valores recomendados para organismos acuáticos (Post *et al.*, 2007). Debido a lo anterior no fue necesario realizar un ajuste aritmético para corregir el efecto de los lípidos sobre el $\delta^{13}\text{C}$.

Debido a que el tejido muscular tiene aproximadamente una tasa de recambio de 400 días (MacNeil, 2005) las muestras para años normales se tomaron de organismos capturados durante 2013 y 2014, en el caso de los años anómalos, las muestras que se tienen corresponden a 2015 y 2016.

El valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -16.2‰ con un mínimo de -17.7‰ y un máximo de -14.8‰ . Por parte del $\delta^{15}\text{N}$ se obtuvo un valor medio de 15‰ con un mínimo de 9.7‰ y un máximo de 18.3‰ . El cálculo de la posición trófica (PT) mediante el $\delta^{15}\text{N}$ fue de 3.3.

6.2.2 Análisis de los valores isotópicos de *M. californica* entre sexos.

Con respecto al análisis de isótopos estables, las hembras ($n=94$) presentaron un valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ de -16.2‰ con un mínimo de -17.5‰ y un máximo de -14.8‰ . El $\delta^{15}\text{N}$ mostró una media de 15‰ , con un mínimo de 10.4‰ y un máximo de 18.3‰ .

Para los machos ($n=49$) se obtuvo un valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ de -16.2‰ con un mínimo de -17.7‰ y un máximo de -14.8‰ . En el caso del $\delta^{15}\text{N}$ se presentó una media de 15‰ , un mínimo de 9.7‰ y un máximo de 18.3‰ . El cálculo de posición trófica (PT) a partir del $\delta^{15}\text{N}$ fue de 3.3 para ambos sexos.

Se realizó la comparación entre los valores isotópicos entre hembras y machos tanto en el $\delta^{13}\text{C}$ ($U=2139$, $p=0.48$) como en el $\delta^{15}\text{N}$ ($U=1611$, $p=0.003$). Según los estadísticos de la prueba U de Man Whitney los valores isotópicos de carbono no mostraron diferencias significativas entre los sexos, no ocurriendo así para el nitrógeno, donde sí existieron diferencias en estos valores entre los sexos.

El análisis de nicho isotópico SIBER determinó que entre ambos sexos se registró una pequeña diferencia en el nicho isotópico, con respecto a los valores del $\delta^{15}\text{N}$. La elipse de los machos se encontró por encima de la elipse de las hembras.

En el caso de las hembras el área corregida de la elipse ($SEAc$) fue de 3.57‰^2 mientras que para los machos fue de 2.90‰^2 . Se estimó la probabilidad de traslape de los nichos mediante iteraciones bayesianas obteniéndose una probabilidad (p) de traslape de 0.65 (Fig. 16).

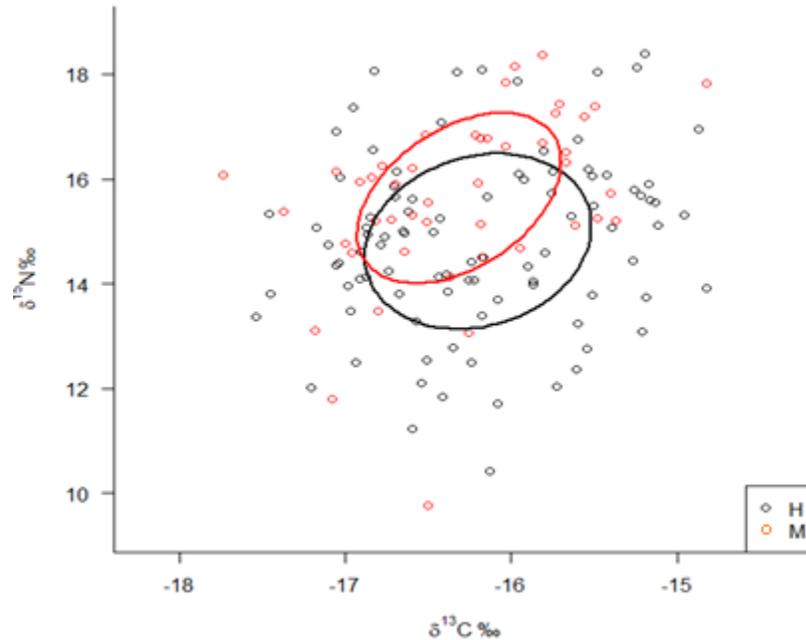


Figura 16. Análisis de nicho isotópico SIBER entre sexos de *M. californica*

6.2.3 Análisis de los valores isotópicos de *M. californica* entre juveniles y adultos.

En el análisis de isótopos estables se encontró que los juveniles ($n=87$) presentaron un valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ de -16.2‰ , con un mínimo de -17.4‰ y un máximo de -14.8‰ . El $\delta^{15}\text{N}$ presentó un valor medio de 15‰ , con mínimo de 9.7‰ y máximo de 18.3‰ .

Los adultos ($n = 32$) presentaron un valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ de -16.2‰ , con un mínimo de -17.3‰ y un máximo de -14.9‰ . Con respecto al $\delta^{15}\text{N}$ se registró un valor medio de 15.1‰ con un mínimo de 11.8‰ y máximo de 18.3‰ . La posición trófica (PT) calculada por medio del $\delta^{15}\text{N}$ fue de 3.3 para ambos estadios de madurez.

Se realizó la comparación estadística entre juveniles y adultos encontrando diferencias significativas en el $\delta^{15}\text{N}$ ($U=936$, $p=0.006$), pero no en el $\delta^{13}\text{C}$ ($U=1261$, $p=0.43$). El SIBER mostró pequeñas diferencias entre los nichos isotópicos de ambos grupos, el ($SEAc$) de los juveniles fue de 3.45‰^2 y el ($SEAc$) de los adultos fue de 2.75‰^2 . La probabilidad de traslapo (p) fue media con un 0.54 lo que sugirió que se alimentan en común de algunas presas y que comparten el hábitat (Fig. 17).

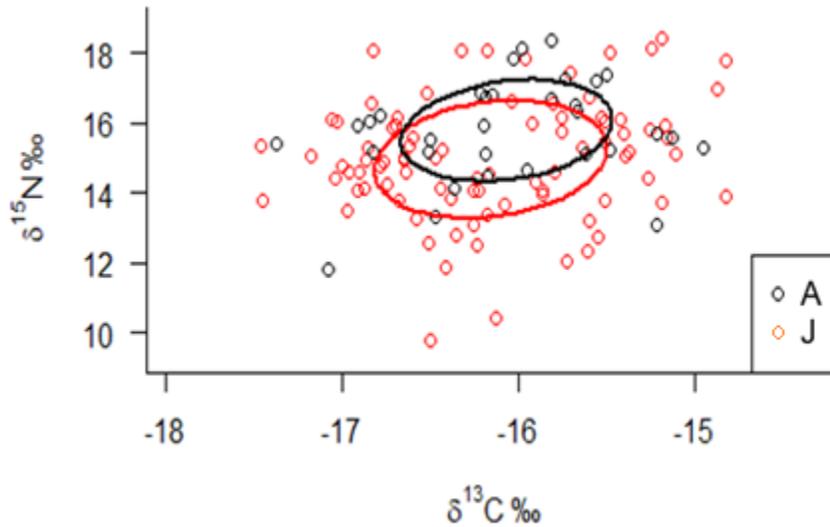


Figura 17. Análisis de nicho isotópico SIBER entre juveniles y adultos de *M. californica*.

6.2.4 Análisis de los valores isotópicos de *M. californica* entre temporadas.

Las muestras isotópicas analizadas para los años normales ($n=63$) presentaron un valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ de -16.2‰ , con un mínimo de -17‰ y un máximo de -14.8‰ . Para el $\delta^{15}\text{N}$ se obtuvo un valor medio de 15‰ con un mínimo de 9.7‰ y un máximo de 18.3‰ .

La temporada anómala ($n=80$) tuvo un valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ de -16.2‰ en un intervalo de -17.7‰ a -14.8‰ . El $\delta^{15}\text{N}$ tuvo un valor medio de 15.2‰ en un intervalo de 11.2‰ a 17.8‰ .

El nivel trófico isotópico calculado para ambas temporadas fue de 3.3. Con respecto a los valores isotópicos entre temporadas se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ ($U=868$, $p=0.000$), no ocurriendo en el $\delta^{15}\text{N}$ ($U=2085$, $p=0.07$).

Con el análisis SIBER se registraron nichos isotópicos diferentes. La temporada normal presentó un área de elipse ($SEAc$) de 3.27‰^2 ; mientras que la temporada anómala mostró un ($SEAc$) de 2.42‰^2 . La probabilidad (p) de traslapo

fue baja, de 0.36, indicativo de que no se alimentaron de las mismas presas (Fig. 18).

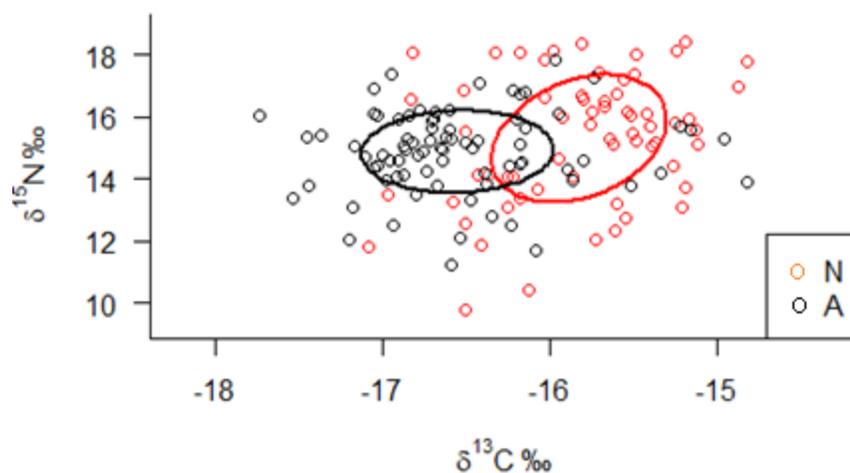


Figura 18. Análisis de nicho isotópico SIBER de *M. californica* entre años normales y años anómalos.

6.3 Modelo de mezcla

Se realizó el modelo de mezcla para conocer las proporciones de valores isotópicos en *M. californica* provenientes de tres especies presa. Debido al alto grado de digestión y el desgaste en que se encontraron las presas identificadas mediante el análisis de contenido estomacal, no fue posible someterlas al procedimiento para los análisis isotópicos, por lo que se tomó información de literatura de valores isotópicos determinados para estas presas en la misma zona y durante el mismo periodo de estudio (Anexo 7).

Para generar el modelo de mezcla en el paquete MixSiar en el programa R, se incorporaron todos los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos para *M. californica*, así como los promedios y desviaciones estándar de las presas y utilizando un factor trófico de discriminación de 2.4 (Hussey *et al.*, 2010). Debido a que se obtuvo que las categorías de sexo y estadios de madurez compartieron el mismo tipo de presas y a la dificultad para obtener muestras de presas en los contenidos estomacales en condición que permitiera el procesamiento isotópico de las mismas, se optó por solo incluir el modelo de mezcla de manera general.

En el caso de la dieta entre años hubiera sido interesante realizar el modelo de mezcla para esta categoría, ya que se presentó la sustitución de unas presas por otras. Debido a que no se contó con datos isotópicos de una de las presas importantes (*Dynomene* spp.) durante los años normales, no fue posible realizar el modelo de mezcla para las diferentes temporadas.

El modelo mostró que *Sipunculus* spp. aportó un 69% a la dieta, seguido por *Pleuroncodes planipes* con 19% y *Hemisquilla californiensis* con 12% (Tabla 2; Fig. 19 y 20).

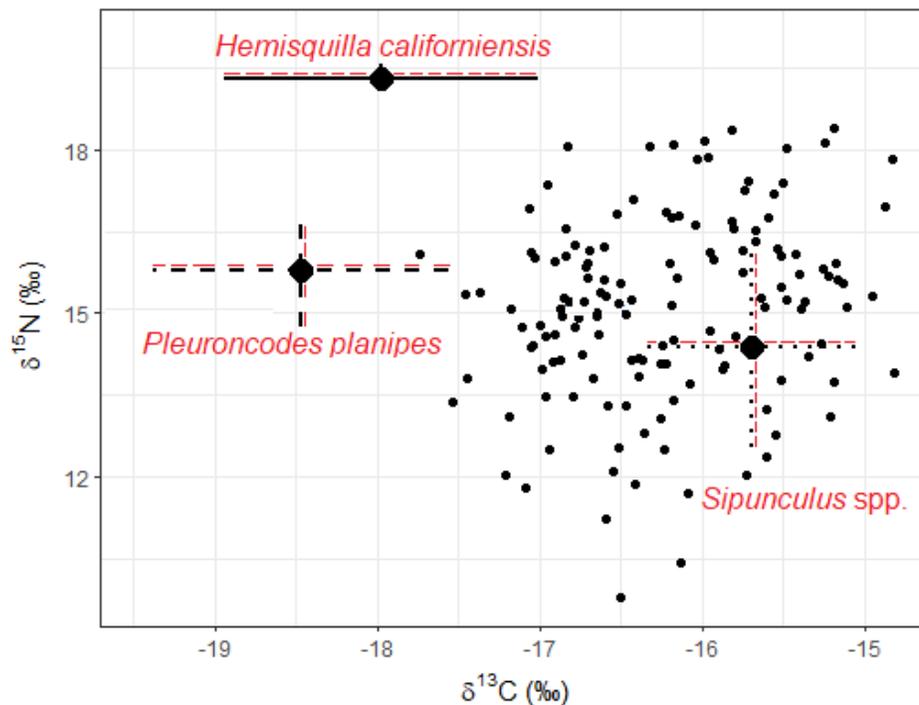


Figura 19. Gráfico de isoespacio de *M. californica*, donde se muestra la relación de los valores isotópicos de las presas principales con respecto a los valores isotópicos del depredador.

Tabla 2. Proporción de aporte de las presas principales a la dieta de *M. californica*.

Presas	Media \pm DS	25%	50%	75%	95%
<i>Sipunculus</i> spp.	0.69 \pm 0.08	0.63	0.69	0.75	0.83
<i>Pleuroncodes planipes</i>	0.19 \pm 0.09	0.11	0.18	0.25	0.36
<i>Hemisquilla californiensis</i>	0.12 \pm 0.08	0.05	0.10	0.16	0.26

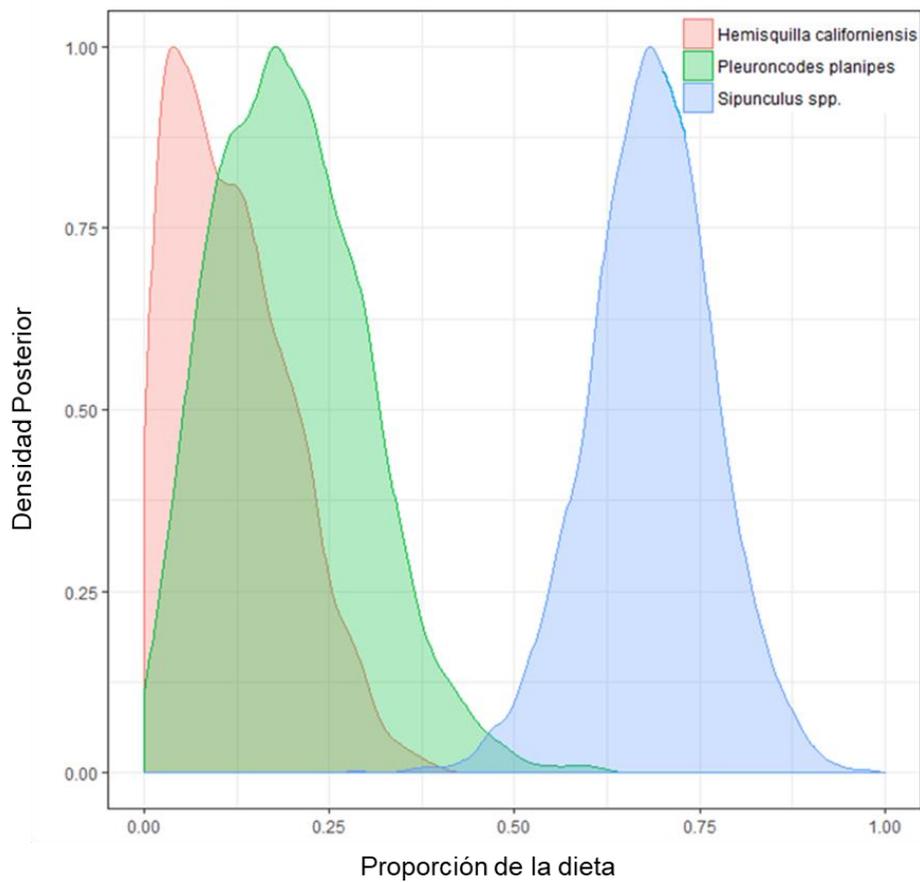


Figura 20. Proporción de aporte de las presas principales a la dieta de *M. californica* a través del modelo de mezcla.

7. DISCUSIÓN

La alimentación es una de las actividades que logra explicar con detalle el rol de los organismos en el ecosistema, al igual que las interacciones y los cambios en las preferencias tróficas con relación a los procesos biológicos y físicos en las zonas que habitan (Greene, 2013; Rombouts *et al.*, 2013).

Durante la temporada de estudio se encontró un número elevado de estómagos sin contenido alimentario, en correspondencia con el estado de digestión, las presas encontradas y el hábitat de la especie se puede inferir que las rayas murciélago muestran una preferencia marcada por alimentarse durante la noche. Similar ocurre en el caso de *Zapteryx xyster* donde las muestras de varios períodos diurnos y nocturnos permitieron probar la hipótesis de que *Z. xyster* es más activa durante la noche, por lo que aumenta la cantidad de ingesta de alimentos durante este horario (Espinoza *et al.*, 2013). Teniendo en cuenta que *M. californica* se alimenta durante la noche, podría ocurrir que cuando los pescadores levantan las redes en la mañana las rayas han digerido el alimento consumido, razón por la cual gran parte de los estómagos se encontraron sin alimento.

El 80% de los estómagos presentaron un porcentaje de llenado bajo (categoría 1 y 2). Existen varios estudios que indican que el porcentaje de llenado depende de los métodos de captura utilizados (Navarro-González, 2012), quizás en este caso no esté tan orientado al método de captura y si más al horario en que se realiza el muestreo. El método de captura empleado son redes de enmalle, se considera un método pasivo y en muy pocas ocasiones el organismo regurgita el alimento.

Considerando que la especie se alimenta durante la noche, un muestreo en horas de la madrugada podría ser más eficiente en cuanto al número de estómagos con alimento encontrados y al porcentaje de llenado de los mismos. Esta propuesta está enfocada a un muestreo dirigido a especies de hábitos nocturnos específicamente, no siendo el caso de este estudio donde se tienen muestras obtenidas a partir de la pesca artesanal en la zona.

El definir estados de digestión es importante para determinar el periodo en el cual los organismos consumen a sus presas (Cabrera-Chávez-Costa, 2003). La mayoría de las presas se encontraron muy degradadas (estado de digestión 3 y 4) por lo que podría sugerirse que *M. californica* tiene horarios de alimentación durante el anochecer. El grado de digestión de las presas dificultó la identificación precisa, esto se debe a las características morfológicas del aparato mandibular de la especie en conjunto con la estrategia de alimentación.

Myliobatis californica, como la mayoría de los batoideos, tiene la capacidad de proyectar la mandíbula para alimentarse, lo que le permite reducir la distancia hacia las presas y emplear mecanismos de succión para capturarlas. 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 los que generan flujos de agua dentro y fuera de la cavidad bucal, que les permite separar las presas de la arena (Muto *et al.*, 2001; Navarro, 2009).

La dentición de la raya murciélago consiste en una única lima media alargada y tres limas laterales de dientes hexagonales en cada lado (Fig. 21). La placa dental inferior es plana, mientras que la placa superior es de forma convexa, ambas se usan para triturar y moler las presas con estructuras duras, como las conchas de los moluscos y los caparazones en los crustáceos (Florida Museum of Natural History: Bat Ray [FLMNH], 2005). Al igual que el resto de los elasmobranchios, 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).

De acuerdo con los resultados de las curvas acumulativas, se determinó que el tamaño de muestra fue adecuado para la descripción de la dieta de todas las categorías, excepto durante los años normales. Para la temporada normal el tamaño de muestra fue bajo, por lo que se sugiere aumentar el número de organismos para ampliar la descripción de la dieta.



Figura 21. Fotografía del aparato mandibular de *Myliobatis californica* tomado de www.floridamuseum.ufl.edu, foto de Cathleen Bester.

El espectro trófico de *M. californica* se conformó por 24 ítems presas, entre estos se registraron ocho grupos taxonómicos: crustáceos, bivalvos, peces, gasterópodos, cefalópodos, poliquetos, nematodos y sipuncúlidos. El patrón alimentario de *M. californica* fue similar a lo reportado para otras especies de batoideos alrededor del mundo (Navia *et al.*, 2007; Barbini *et al.*, 2011; Payan *et al.*, 2011).

Debido a la forma y posición de la boca, los batoideos tienen la preferencia por consumir presas bentónicas que se encuentran en los sedimentos marinos como poliquetos, crustáceos, moluscos y peces (Kobelkowsky, 2013). En un elevado número de estudios se ha descrito a las especies de batoideos como consumidores de pequeños invertebrados como camarones, cangrejos, poliquetos y peces de pequeño tamaño, sin importar zonas geográficas ni intervalos batimétricos de distribución.

Asimismo Downton-Hoffman (2007) encontró que la raya guitarra *Rhinobatos productus* consumió principalmente crustáceos, en la zona de Bahía Almejas,

B.C.S., México; donde las presas principales fueron el camarón *Farfantepenaeus californiensis*, y las jaibas *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus*.

De la Rosa-Meza *et al.*, (2013) estudió los hábitos alimentarios de la guitarra punteada *Rhinobatos glaucostigma* en el sureste del Golfo de California, México. Encontró que la dieta general estuvo dominada por crustáceos, principalmente decápodos, braquiuros y cumáceos. Sobre el género *Rhinobatos*, existen varios trabajos a nivel mundial en los que se destaca a los crustáceos decápodos como las presas dominantes (Capape y Zaouali, 1981; Talent, 1982; White *et al.*, 2004; Navia *et al.*, 2007).

También se ha reportado que la mayoría de las especies del género *Rhinoptera* se alimentan principalmente de moluscos, crustáceos y poliquetos (Smith y Merriner, 1985; Bizzarro y Cailliet, 2005).

Estudios realizados en el Pacífico colombiano, reportan como presas principales de *Dasyatis longa* a los estomatópodos del género *Squilla* (Bohórquez-Herrera, 2006; Navia *et al.*, 2007).

Barbini *et al.*, (2010) reportó que la dieta general que *Bathyraja magellanica* en el Atlántico suroccidental de Argentina consistió principalmente en teleósteos, seguidos de anfípodos, isópodos y decápodos.

Flores-Ortega *et al.*, (2011) analizó las dietas de tres especies de rayas: *Urobotis halleri*, *Urotrygon munda* y *Urotrygon rogersi* capturadas en la costa del Pacífico central de México. Encontró que las dietas se componían principalmente de microcrustáceos bentónicos (camarones carídeos), peces, poliquetos y moluscos.

Espinoza *et al.*, (2013) reportó que la dieta del pez guitarra anillado *Zapteryx xyster* a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica estuvo dominada por camarones y teleósteos; en particular los organismos juveniles se alimentaron de camarones pequeños (*Solenocera* spp.).

Szczepanski (2014) realizó un estudio de hábitos alimenticios de la raya *Myliobatis freminivilli* en Bahía Delaware, E.U.A. Encontró que las presas principales de esta especie fueron cangrejos ermitaños, gasterópodos y algunos bivalvos.

En el caso de estudios realizados en zonas de la península de Baja California Sur, Curiel Godoy (2017) reportó para el área de Bahía Tortugas que la especie *Pseudobatus productus* se alimentó principalmente de crustáceos, siendo el cangrejo topo *B. occidentalis* la presa más representativa.

La dieta de *M. californica* en el presente trabajo fue dominada ampliamente por crustáceos, grupo en el cual destacaron las especies *Pleuroncodes planipes*, *H. californiensis* y *Dynomene* spp. El hecho de que esta raya tenga preferencia por los crustáceos da indicios de que se alimenta durante la noche, por lo general, los crustáceos son organismos de hábitos nocturnos. También *Sipunculus* spp. fue de las presas importantes en la dieta. Además de las presas dominantes, se encontraron grupos de presas frecuentes pero con poca abundancia en los contenidos estomacales; esto aporta indicios sobre la flexibilidad en la alimentación.

La preferencia de *M. californica* hacia crustáceos, bivalvos, gasterópodos, sipunculidos y algunos peces demersales con hábitos de enterrarse se debe a la habilidad de esta raya para consumirlos. La preferencia de cada especie por un tipo particular de presa está relacionada a la morfología del depredador, a la conducta y al tipo de hábitat de la presa (Navarro-González, 2011).

La composición de la dieta de varias especies de rayas indica tanto estrategias de alimentación especialistas como generalistas (Payán *et al.*, 2011; Espinoza *et al.*, 2013). De acuerdo a los valores obtenidos por el índice de Levin, de manera general ($B_i=0.29$), *M. californica* se caracterizó como un depredador especialista, consumiendo preferentemente crustáceos.

El índice de Levin en las diferentes categorías analizadas muestra valores con tendencia hacia una dieta especializada. Sin embargo, durante las comparaciones de la dieta entre años normales y años anómalos se observó la sustitución de unas presas por otras, en su mayoría se mantienen los crustáceos

acentuando la especialización a este grupo de presas, pero este comportamiento esta asociado con estrategias generalistas y/o oportunistas.

Los depredadores que desarrollan este tipo de estrategias tienen la capacidad de cambiar el tipo de alimento en respuesta a la disponibilidad y abundancia de recursos alimentarios en el medio (Rinewalt *et al.*, 2007). Durante los años anómalos a causa del aumento de la temperatura ocurre una proliferación de las larvas de langostilla roja *Pleuroncodes planipes*, lo que hace que este recurso este disponible en abundancia y sea la presa principal consumida por varios depredadores en la zona, entre ellos *M. californica*.

En la gran mayoría de estudios tróficos realizados a las especies de batoideos se les ha categorizado como depredadores generalistas, aunque es importante mencionar que esta conducta alimentaria esta estrechamente relacionada con el oportunismo de consumir y aprovechar los recursos disponibles y de mayor abundancia a lo largo del año (Flores-Ortega *et al.*, 2011).

En cuanto al nivel trófico calculado mediante el contenido estomacal ($NT=3.6$), la raya murciélago fue categorizada como un consumidor secundario que se alimenta principalmente de especies bentónicas, lo que coincide con el valor propuesto por Cortés (1999) para peces cartilaginosos. Con respecto a las categorías analizadas el valor del nivel trófico se mantuvo entre 3.5 y 3.6. Esto difiere de lo reportado en otros trabajos para batoideos donde el nivel trófico varió en correspondencia con la ontogenia y el sexo de la especie (Valenzuela-Quiñonez, 2009).

Con base a los resultados de isótopos estables, los valores de nivel trófico obtenidos para *M. californica* ($PT=3.3$), la posicionaron como consumidor secundario, con un valor menor al obtenido por el análisis de contenido estomacal. Entre las categorías analizadas la posición trófica no varió, lo que indicó que las presas consumidas pertenecieron al mismo nivel trófico y sus valores isotópicos fueron muy similares.

Se presentaron ligeras diferencias entre los valores estimados del nivel trófico, entre el cálculo por medio del contenido estomacal e isótopos estables. Estas diferencias pueden deberse al factor trófico de discriminación utilizado en la fórmula de Post (2002), el cual fue de 2.4‰ obtenido de Hussey *et al.*, 2010. El valor de fraccionamiento isotópico puede variar en función de la clase y especie de consumidor (Minagawa y Wada, 1984), el tejido y órgano examinado (Hobson y Clarck, 1992), el estrés fisiológico (Adams y Sterner, 2000), la forma de excreción de nitrógeno (Vanderklift y Ponsard, 2003) y el tipo de alimento (Post, 2002).

A pesar de las limitaciones de los métodos para la estimación del nivel trófico, ambas metodologías posicionan a *M. californica* como consumidor secundario en la red trófica. Los valores del nivel trófico obtenidos para *M. californica* son comparables a los de otros elasmobranquios depredadores secundarios, tales como, el orden Rajiformes: familias Anacanthobatidae, Arhynchobatidae y Rajidae (Ebert y Bizarro, 2007); así como algunas familias de tiburones del orden Heterodontiformes (Cortés, 1999).

7.1 Dieta entre sexos de *M. californica*.

La segregación por sexos es común en los elasmobranquios, ya que existe una tendencia a separarse cuando se alcanza la madurez sexual, excepto en la época reproductiva (Downton-Hoffmann, 2007). *M. californica* no registró una segregación por sexo en la zona de Bahía Tortugas. Los resultados de la dieta entre hembras y machos mostraron que comparten las especies principales, con algunas diferencias en cuanto a las proporciones que consumieron.

Las hembras presentaron un espectro trófico más variado que los machos, consumieron presas en común con los machos pero en menor proporción. Quizás esto tenga relación con que alcanzan mayores tamaños, tienen la boca más grande y esto les permite acceder a mayor variedad de presas o simplemente a presas más grandes. Algunos estudios relacionan el mayor tamaño de las hembras con la necesidad de consumir presas de mayor contenido energético y de niveles tróficos superiores (Downton-Hoffmann, 2001; Márquez-Farías, 2007).

Se encontraron diferencias significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre hembras y machos, esto es intuitivo de que los machos se alimentaron en mayor proporción de alguna presa, lo que provocó que su firma isotópica no estuviese tan mezclada entre varias fuentes de alimento. Esto coincide con lo descrito en los análisis de contenido estomacal, donde se evidenció que los machos en un 40% se alimentaron de *Pleuroncodes planipes*. Se encontró un valor alto de traslapo entre los nichos isotópicos de hembras y machos (65%), ya que ambos sexos se alimentaron en la misma zona y/o durante el mismo horario. Colwell y Futuyma (1971), mencionaron que al existir un traslapo alto podría existir competencia; sin embargo, si las especies presa son abundantes esta competencia disminuye.

7.2 Dieta entre juveniles y adultos de *M. californica*.

En varias especies de depredadores se ha determinado que el patrón de alimentación cambia dependiendo de la talla. La variación en tipos de presas puede deberse a que el depredador aumenta su tamaño y tiene acceso a otras áreas de alimentación así como a presas más rápidas y más grandes (Cortés y Gruber, 1990; Navia *et al.*, 2007).

En cuanto a estadios de madurez para *M. californica* en la zona de Bahía Tortugas no se registraron diferencias significativas en la dieta, al igual que sucedió entre sexos, se mantuvieron las presas principales solo variando la proporción en la que fueron consumidas. A pesar de que la curva acumulativa para los adultos indicó que el número de muestras fue el adecuado para describir la dieta, las muestras para esta categoría fueron pocas ($n=15$), lo que pudo sesgar la caracterización del espectro trófico.

Ridge (1963) en un estudio realizado en Bahía Tomales encontró diferencias en la alimentación entre juveniles y adultos de *M. californica*. Documentó que las rayas murciélago pequeñas entre 75 y 90 cm de AD se alimentaron principalmente de poliquetos, mientras que las rayas más grandes, mayores a 90 cm de AD consumieron almejas, gusanos echiuros y camarones.

Muy similar a lo que ocurrió entre sexos, se encontraron diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre juveniles y adultos. Para adultos se registraron solamente cinco ítems presas, de las cuales *Pleuroncodes planipes* aportó el 62.1% a la dieta. El elevado porcentaje en el que los adultos consumieron esta presa podría acentuar su firma isotópica, impidiendo que esta estuviera promediada entre los valores de varias fuentes de alimento.

Según los resultados de la prueba SIBER, los juveniles presentaron un espectro isotópico más amplio que los adultos, esto coincidió con lo encontrado en los análisis de contenido estomacal independientemente del número de muestras analizadas, las cuales fueron diferentes para ambos análisis. El valor de traslapo de las elipses entre los nichos isotópicos de juveniles y adultos fue del 54%, ambos estadios compartieron los recursos en la misma zona, denotando la inexistencia de segregación por estadio de madurez.

7.3 Dieta de *M. californica* entre temporadas.

Se detectó un cambio total en la dieta de *M. californica* durante los años anómalos, las presas *Hemisquilla californiensis* y *Dynomene* spp., fueron sustituidas en el espectro trófico por *Pleuroncodes planipes* y *Sipunculus* spp. La comparación de las dietas entre ambas temporadas reveló diferencias significativas y el análisis SIMPER mostró una disimilitud de 89%.

Durante los años anómalos ocurrió una reducción en la disponibilidad del fitoplancton y temperaturas elevadas de la superficie del mar causaron cambios significativos en el zooplancton y en las poblaciones de invertebrados marinos a lo largo de la costa oeste de América del Norte. Las poblaciones experimentaron fluctuaciones en abundancia, y las comunidades mostraron cambios en la composición de las especies. Muchas especies parecían cambiar sus distribuciones hacia el norte como respuesta a forzamientos de la WWA (Cavole *et al.*, 2016).

Entre las especie que se vieron afectadas por esta anomalía se encontró *Pleuroncodes planipes*. Agregaciones masivas de esta langostilla fueron observadas frente a las costas de Baja California y se extendió hacia el norte en las

playas de Bahía Monterey (Izadi, 2015; McDermott, 2015). Durante el verano de 2015, muchas especies locales, incluyendo peces, aves y lobos marinos, se observaron alimentarse de estos crustáceos (Samenow, 2015).

M. californica se comportó de la misma manera, comenzó a alimentarse de la presa disponible en abundancia y de fácil acceso, sustituyendo a las especies de las que se alimentaba anteriormente.

Las comparaciones de los valores isotópicos entre las temporadas señalaron diferencias en cuanto al $\delta^{13}\text{C}$. Estas diferencias pudieran obedecer a que durante los años anómalos hubo más ^{13}C disponible en el ecosistema debido al aumento de la temperatura, esto hizo que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ durante la temporada anómala fueran más negativos. La prueba SIBER mostró una clara separación de las elipses causada por los diferentes valores de carbono. El valor de traslape de las elipses entre los nichos isotópicos fue de 36%, lo que indicó que no compartieron las especies presa entre estos años.

Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ permiten hacer un seguimiento de la productividad de las áreas de alimentación, obteniéndose valores más altos en zonas cercanas a la costa, en comparación con las regiones menos productivas en alta mar, debido a que la zona costera está dominada por macroalgas y pastos marinos (Clementz y Koch, 2001); además del carbono disuelto reciclado que presenta valores elevados del ^{13}C (Walker *et al.*, 1999).

Las señales isotópicas de carbono tienen variaciones en el océano que están asociadas a diferentes fenómenos, tales como la distribución del fitoplancton o su tasa de crecimiento (Pop *et al.*, 1998). Valores de carbono elevados se asocian a tasas elevadas de crecimiento (ambientes costeros y zonas de surgencia), mientras que valores más bajos se relacionan con bajas tasas de crecimiento (zonas oceánicas estratificadas).

Existe también una variación latitudinal o gradiente en las señales de $\delta^{13}\text{C}$ en los productores primarios, presentando valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$ en latitudes altas en comparación a latitudes menores, debido principalmente al aumento de la

solubilidad del CO₂ con el descenso de la temperatura del agua en latitudes mayores, donde el proceso de fraccionamiento isotópico provoca que el CO₂ tienda a tener valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$ (Trull y Armand, 2001); sin embargo procesos de productividad y tasas elevadas de crecimiento del fitoplancton asociados a frentes oceánicos podrían elevar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Kukert y Riebesell, 1998). Todas estas variaciones pueden ser detectadas a través de la cadena trófica hasta los depredadores tope lo que permite identificar áreas de alimentación (Cherel y Hobson, 2007).

La causa determinante por la que se presentaron cambios en la dieta de *M. californica* y por ende diferencias en los valores de carbono entre los años normales y los años anómalos fue el aumento de la temperatura del mar. Las altas temperaturas que se registraron durante los años anómalos provocaron la disminución de la solubilidad de los gases en el agua de mar, entre estos el CO₂, el cual está enriquecido en ¹²C. Al ocurrir un reducido intercambio de gases entre la atmósfera y la superficie del agua disminuye la disponibilidad de ¹²C en el medio y aumentan las concentraciones de ¹³C, esto hace valores más negativos durante esta temporada (Burton y Koch, 1999; Aurióles *et al.*, 2006).

7.4 Contribución a la dieta

El modelo de mezcla mostró que la presa que más aportó al metabolismo en cuanto a la formación de tejido de *M. californica* fue el gusano cacahuete (*Sipunculus* spp.) con el 69% de aporte a la dieta seguido de la langostilla roja (*P. planipes*), con el 19%, y el estomatópodo (*Hemisquilla californiensis*) con el 12%.

La langostilla roja resultó ser la presa principal encontrada dentro de los contenidos estomacales; sin embargo, el modelo mostró que esta especie no fue la principal contribución al metabolismo del depredador en cuanto a la formación de tejido muscular. El aporte al crecimiento somático en el depredador es bajo en comparación a la alta biomasa consumida. Podría ocurrir que energéticamente *P. planipes* no satisfaga las necesidades metabólicas del depredador y sólo este contribuyendo al mantenimiento del metabolismo basal.

En este estudio, el consumo de *P. planipes* está asociado a su alta disponibilidad ante cambios ambientales en el ecosistema, siendo una presa ausente en los estómagos mientras no es abundante en el ambiente.

Por otra parte, los valores isotópicos de las presas incorporados al modelo no fueron extraídos directamente del contenido estomacal, sino de literatura donde se han determinado valores isotópicos para estas presas en la misma zona y período de estudio. Los valores isotópicos fueron tomados de la literatura debido al alto grado de digestión y desgaste que presentaban las presas en los contenidos estomacales, por tanto, no podemos asumir que son los valores de la señal isotópica de las presas incorporados por los organismos en su tejido muscular. Siendo el caso se desconoce cuál podría ser la real contribución de las presas a la dieta y el enrutamiento metabólico que seguirían en el tejido muscular de *M. californica*.

En general, los valores isotópicos tomados de la literatura para cada presa son diferentes entre sí y permiten discernir entre las presas en el modelo. El modelo realizado constituye una aproximación de lo que podría estar ocurriendo en cuanto a la contribución de las presas a la dieta.

Diversos estudios han indicado que el estado de digestión de las especies presa está relacionado con el aumento en la cantidad de lípidos en los tejidos; siendo las presas de mayor importancia en la dieta las que presentan un alto contenido energético, así como las que son evacuadas más lentamente que las presas que aportan un menor valor energético (Cabrera-Chávez *et al.*, 2010; Escobar-Sánchez, 2004). Sin embargo, no necesariamente las presas que constituyen el alimento principal de un depredador, en términos energéticos (de manera individual) son las que aportan la mayor cantidad de Kcal/g de peso fresco consumido. Por ejemplo, los crustáceos son alimentos de menor calidad energética que los peces y cefalópodos, no obstante, su disponibilidad y abundancia hacen que en términos de biomasa total consumida se consideren una fuente energética valiosa.

En este estudio el estado de digestión de las presas está relacionado con la capacidad del depredador para triturarlas mientras se alimenta. En el mayor de los

casos sólo se encontraron restos de exoesqueleto de *P. planipes* en los estómagos y muy poco tejido, estos restos de exoesqueleto en los estómagos son partes no nutritivas y difíciles de digerir para el depredador. Tomando en cuenta que gran proporción de la langostilla roja consumida por el depredador corresponde a exoesqueleto, podría considerarse de manera individual un alimento de bajo contenido energético. Por otro lado, podría ocurrir que el período de tiempo que *M. californica* consumió la langostilla roja no fue suficiente para que su firma isotópica se reflejara en el tejido, y por ende, el modelo de mezcla no registró su contribución a la dieta.

Según el modelo de mezcla el gusano cacahuete es la presa que aporta la mayor contribución a la dieta (69%), su señal isotópica está relacionada con la firma isotópica del tejido del depredador. Esto podría ser indicativo de que es una presa con alto contenido energético y que existe un enrutamiento hacia la formación de tejido muscular en el depredador. Conjuntamente podríamos asociar una subestimación del análisis de contenido estomacal en cuanto al *Sipunculus* spp. como presa principal, ya que el contenido estomacal sólo provee una fotografía de la dieta de las especies. Diferentes tasas de digestión de presas, cambios temporales y presas poco comunes podrían confundir las conclusiones basadas en contenido estomacal, particularmente en poco número de muestras (Fisk *et al.*, 2002).

Por otro lado el uso de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$, el cual generalmente se incrementa con la posición trófica (Minagawa y Wada, 1984; Vander-Zanden, 2001; Post, 2002; Vanderklift y Ponsard, 2003) reduce muchas de las incertidumbres del análisis de contenido estomacal. En ecosistemas marinos, por lo general, existen diversas fuentes de variabilidad isotópica y los organismos tienden a desplazarse incorporando diferentes valores isotópicos de nitrógeno y carbono desde la base de la cadena trófica, con relación a diversos factores biológicos y oceanográficos (Graham *et al.*, 2010).

8. CONCLUSIONES

La dieta de *M. californica* se constituyó por *Pleuroncodes planipes*, *Dynomene* spp., *Sipunculus* spp., y *Hemisquilla californiensis* como presas principales. Se categorizó como consumidor secundario en la cadena trófica y depredador especialista, siendo los crustáceos las presas más importantes.

Las hembras, machos, juveniles y adultos de esta especie compartieron el mayor espectro de sus presas; mientras que, durante los años anómalos, las presas *Hemisquilla californiensis* y *Dynomene* spp., fueron sustituidas de la dieta por *Pleuroncodes planipes* y *Sipunculus* spp.

Isotópicamente hubo traslapeo entre sexos y estadios de madurez, y no entre años. Las diferencias en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ sugieren que los machos y los adultos consumieron las presas principales en mayor proporción; sin embargo, las diferencias en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ entre años se debe a una mayor proporción de ^{13}C disponible en el ecosistema a consecuencia del aumento de la temperatura del mar.

La presa que más aportó al metabolismo en cuanto a la formación de tejido de *M. californica* fue el gusano cacahuete *Sipunculus* spp., seguido de la langostilla roja *P. planipes* y el estomatópodo *Hemisquilla californiensis*.

Como respuesta y adaptación a los efectos del aumento de la temperatura se percibe un cambio total en la dieta de *M. californica* durante los años anómalos. A causa de las altas temperaturas *P. planipes* sufre una excesiva proliferación en la zona de estudio, por lo que pasa a ser alimento altamente disponible para *M. californica* durante este periodo de tiempo.

9. RECOMENDACIONES

Debido a la sustitución que ocurre en la dieta entre las temporadas analizadas sería recomendable continuar analizando cómo se comporta la alimentación del depredador una vez que la temperatura retoma su condición normal en el ecosistema. Podría evaluarse cuánto demoran en aparecer otras presas en los estómagos y esto sería indicativo de la recuperación del ecosistema en su conjunto, y la resiliencia que muestran las especies ante condiciones adversas del hábitat donde se desarrollan.

Tomando en cuenta las diferencias entre los eventos climáticos atmosféricos “El Niño” y “La Mancha” sería interesante poder discernir en cuanto a la llegada de uno y la desaparición del otro. Quizás con ayuda de los isótopos estables sería posible inferir bajo qué influencia se encuentra el ambiente.

En este estudio fue imposible analizar isotópicamente las presas principales encontradas en los contenidos estomacales por el alto grado de digestión y desgaste en que se encontraban. Lo recomendable en este tipo de estudios, es poder analizar la mayor cantidad de presas que consume el depredador independientemente de que estas no sean las más representativas en los estómagos, siempre que exista la posibilidad de someterlas al procedimiento isotópico.

10. LITERATURA CITADA

- Adams, T. S. y R. W. Sterner. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level N-15 enrichment. *Limnology and Oceanography*, 45: p. 601-607.
- Aurioles, D., P. L. Koch, B. J. Le Boeuf. 2006. Differences in foraging location of Mexican and California elephant seals: evidence from stable isotopes in pups. *Mar Mamm Sci*, 22: p. 326–338.
- Barbini, S. A., L. B. Scenna, D. E. Figueroa, M. B. Cousseau & J. M. Díaz de Astarloa. 2010. Feeding habits of the Magellan skate: effects of sex, maturity stage, and body size on diet. *Hydrobiologia*, 641(1): p. 275-286.
- Barbini, S. A., L. O. Lucifora & N. M. Hozbor. 2011. Feeding ecology and habitat selectivity of the *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae) off north Argentina and Uruguay. *Marine Biology Research*, 7: p. 365-377.
- Barnard, J. L. 1963. Los anfípodos bentónicos marinos de la costa occidental de Baja California. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 24: p. 205-274.
- Bizarro, J. J., W. D. Smith, R. E. Hueter, J. Tyminski, J. F. Márquez-Farías, J. L. Castillo-Géniz, G. M. Cailliet y J. Villavicencio-Garayzar. 2007. *The Status of Shark and Ray Fishery Resources in the Gulf of California: Applied Research to Improve Management and Conservation. A Report to the David and Lucile Packard Foundation*. 237 p.
- 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, p. 6-11.
- 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. 125 p.
- Bond, C. E. 1979. *Biology of fishes*. Saunders College Publishing. E. U. A. 514 p.

- Bond, N. A., M. F. Cronin, H. Freeland y N. Mantua. 2015. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophysical Research Letters*, 42(9): p. 3414-3420.
- Boutton, T. W., W. W. Wong, D. L. Hachey, I. S. Lee, M. P. Cabrera y P. D. Klein. 1983. Comparison of quartz and pyrex tubes for combustion of organic samples for stable carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry*, 55: p.1832-1833.
- Boyko, C. B. 2002. A Worldwide Revision of the Recent and Fossil Sand Crabs of the Albuneidae Stimpson and Blepharipodidae, New Family (Crustacea: Decapoda: Anomura: Hipoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 272: p. 1–396.
- Brown, S. C., J. J. Bizzarro, G. M. Cailliet y D. A. Ebert. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes*,95(1): p. 3-20.
- Burton, R. K. y P. L. Koch. 1999. Isotopic tracking of foraging and long-distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. *Oecologia*,119: p. 578–585.
- Cabrera-Chávez-Costa, A. A. 2003. *Hábitos alimenticios del tiburón piloto Carcharhinus falciformis (Bibron 1839) en la costa occidental de Baja California Sur*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). La Paz, B.C.S., México. 110 p.
- Cabrera-Chávez-Costa, A. A., F. Galván-Magaña y O. Escobar-Sánchez. 2010. Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 26(4): p. 499–503.
- Cailliet, G. M., R. L. Radtke y B. A. Welden 1986. Elasmobranch age determination and verification: a review. Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. *Ichthyological Society of Japan*, Tokyo, Japan, p. 345–360.

- 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: p. 285–306.
- Carlisle, A. B., S. L. Kim, B. X. Semmens, D. J. Madigan, S. J. Jorgensen, C. R. Perle, S. D. Anderson, T. K. Chaple, P. W. Kanive y B. A. Block. 2012. Using stable isotope analysis to understand the migration and trophic ecology of northeastern Pacific white sharks (*Carcharodon carcharias*). *PloS one*, 7(2), e30492.
- Cavole, L.M., A. M. Demko, R. E. Diner, A. Giddings, I. Koester, C. M. L. S. Pagniello, M. L. Paulsen, A. Ramirez-Valdez, S. M. Schwenck, N. K. Yen, M. E. Zill y P. J. S. Franks. 2016. Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: Winners, losers, and the future. *Oceanography* 29 (2): p. 273-285.
- Cherel, Y. & K. A. Hobson. 2007. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 329: p. 281–287.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61: p. 169-185.
- Clarke, K. R., Richard M. (Richard Martyn) Warwick, Plymouth Marine Laboratory. 2001. Change in marine communities : an approach to statistical analysis and interpretation (2nd ed). Primer-E Ltd, Plymouth, U.K.
- Clementz, M. T. & P. L. Koch. 2001. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*, 129: p. 641-471.
- Clothier, C. R. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. *Calif. Dep. Fish and Game. Fish Bulletin*, 79: p. 1-83.

- Colwell, R. K. & D. J. Futuyma. 1971. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 52: p. 567–576.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Biodiversity Estimation Software. Version 8.2.
- Cortés, E. & S. Gruber. 1990. Diet, Feeding Habits and Estimates of daily Ration of Young Lemon Sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). *American Society of Ichthyologist and Herpetologist*, 1990 (1), p. 204–218.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56: p. 726-738.
- Criss, R. E. 1999. *Principles of stable isotope distribution*. Oxford University Press: New York. 254 p.
- Curiel-Godoy, P. 2017. *Ecología trófica de la raya guitarra Pseudobatos productus (Ayres, 1854) en Bahía Tortugas, Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). La Paz, Baja California Sur, México. 114 p.
- Day, J. W. Jr., C. A. S. Hall, W. M. Kemp y A. Yañez-Arancibia. 1989. *Estuarine ecology*. John-Wiley & Sons. E. U. A. 558 p.
- De la Rosa-Meza, K., O. Sosa-Nishizaki & H. De la Cueva- Salcedo. 2013. Feeding habits of the speckled guitarfish *Rhinobatos glaucostigma* (Elasmobranchii, Batoidea) in the southeastern Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(3): p. 277-290.
- Downton-Hoffmann, C. A. 2001. *Edad y crecimiento del pez guitarra Rhinobatos productus (Ayres, 1856), en la costa de Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 72 p.
- Downton-Hoffmann, C. A. 2007. *Biología del pez guitarra Rhinobatos productus (Ayres, 1856), en Baja California Sur, México*. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). La Paz, Baja California Sur, México. 194 p.

- Durazo, R. 2015. Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *Journal of Geophysical Research, C. Oceans*, p. 120: 1173–1196.
- Ebert, D. A. 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*). *Marine and Freshwater Research*, 53(2): p. 517-523.
- Ebert, D. A., J. J. Bizzarro. 2007. Standardized diet compositions and trophic level of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes*, 80: p. 221-237.
- Eschmeyer, W. N., E. S. Herald y H. Hammann. 1983. *A field guide to Pacific coast fishes of North America*. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin Co., Boston, E.U.A. 336 p.
- Escobar-Sánchez, O. 2004. *Hábitos alimenticios del tiburón ángel Squatina californica (Ayres, 1859) En El Suroeste Del Golfo De California, México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). La Paz, Baja California Sur, México. 99 p.
- Espinoza, M., T. M. Clarke, F. Villalobos-Rojas & I. S. Wehrtmann. 2013. Diet composition and diet feeding behaviour of the banded guitarfish *Zapteryx xyster* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Journal of Fish Biology*, 82(1): p. 286-305.
- Fischer, W., F. Krup, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem. 1995. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental*. Roma FAO. Vol. I, II, III. 1813 p.
- Fisk, A. T., S. A. Tittlemier, J. L. Pranschke, R. J. Norstrom. 2002. Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of greeland sharks. *Ecology*, 83: p. 2162-2172.
- Flores-Ortega, J. R., E. Godínez-Domínguez, G. González-Sansón, J. A. Rojo-Vázquez, A. Corgos y M. Y. Morales-Jáuregui. 2011. Feeding habits of three

round stingrays (Rajiformes: Urotrygonidae) in the central Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 37(3): p. 279-292.

Florida Museum of Natural History Biological profiles: bat ray, from www.flmnh.ufl.edu/fish/Gallery/Descript/BatRay/BatRay.html. Ichthyology at the Florida Museum of Natural History: Education-Biological Profiles. FLMNH, University of Florida. (Ref. 55258). Retrieved on 26 August 2005.

Froese, R. y D. Pauly. Editors. 2017. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Consulta:10/2017.

Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer-Verlag, New York. 308 p.

Fry, B., S. Saupé, M. Hullary, B.J. Peterson. 1993. Platinum-catalyzed combustion of doc in sealed tubes for stable isotopic analysis. *Marine Chemistry*, 41: p. 187-193.

Galván-Magaña, F. 1999. Relaciones tróficas interespecíficas de la comunidad de depredadores epipelágicos del Océano Pacífico Oriental. Tesis de Doctorado. CICESE. Ensenada, Baja California, México. 212 p.

Gaxiola-Castro, G., J. Cepeda-Morales, S. Nájera Martínez, M. E. De-LaCruz-Orozco, T. L. Espinosa-Carreón, R. Sosa-Avalos, E. Aguirre Hernández & J. P. Cantú-Ontiveros. 2010. Phytoplankton biomass and production. In: Gaxiola-Castro G. & R. Durazo (Eds.). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007: Diez años de investigaciones Mexicanas de la Corriente de California*. p. 25-57.

Gerking, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press. E. U. A. 416 p.

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. 238 p.

Graham, B. S., P. L. Koch, S. D. Newsome, K. W. McMahon y D. Aurioles. 2010. Using Isoscapes to trace movements and foraging behavior of top predators in oceanic

- ecosystems. In: West J., Bowen G., Dawson T. y Tu K. (eds) *Isoscapes*, Springer, Dordrecht. p. 299-318.
- Gray, E. A., T. J. Mulligan y R. W. Hannah. 1997. Food habits, occurrence, and population structure of the bat ray, *Myliobatis californica*, in Humboldt Bay, California. *Environmental Biology of Fishes*, 49: p. 227-238.
- Greene, C. H. 2013. Towards a more balanced view of marine ecosystems. *Fisheries Oceanography*, 22: p. 140-142.
- Grove, J. S. y R. J. Lavenberg. 1997. The fishes of the Galápagos islands. Stanford University Press. E. U. A. 912 p.
- Hansen, J., R. Ruedy, M. Sato y K. Lo. 2005. GISS surface temperature analysis global temperature trends: 2005 summation. NASA Goddard Institute for Space Studies, New York, NY. See <http://data.giss.nasa.gov/gistemp>.
- Hobson, K. A. y R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of $\delta^{13}\text{C}$ in tissues. *Condor*, 94: p. 181-188.
- Hussey, N. E., J. Brush, I. D. McCarthy, T. Aaron. 2010. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions *Fisk/Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 155 (2010): p. 445-453.
- Izadi, E. 2015. Why these bright, tiny crabs are blanketing Southern California beaches. The Washington Post, June 16, 2015, <https://www.washingtonpost.com/news/speaking-of-science/wp/2015/06/16/why-these-bright-tiny-crabs-are-blanketing-southern-california-beaches>.
- Jackson, A. L., A. C. Parnell, R. Inger y S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80: p. 595-602.
- Jefrey, S. S., E. S. Jr. William y C. S. Wayne. 1994. Variations in the chemical and stable isotope composition of carbon and sulfur species during organic-rich sediment alteration: An experimental and theoretical study of hydrothermal

- activity at Guaymas Basin, Gulf of California. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58: p. 5065-5082.
- Jiménez-Muñoz, J. C. y J. A. Sobrino. 2008. Split-window coefficients for land surface temperature retrieval from low-resolution thermal infrared sensors. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters*, 5(4): p. 806-809.
- Jiménez-Valverde, A. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar los inventarios biológicos. *Rev Iber Aracnol*, 8: p. 151-161.
- Kim, S. L., C. M. Del Rio, D. Casper y P. L. Koch. 2012b. Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study. *J. Exp. Biol.*, 215(14): p. 249–500.
- Kobelkowsky, A. 2013. Morfología del sistema digestivo de la raya mariposa *Gymnuramicrura* (Batoidea: Gymnuridae). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 42(1): p. 57-71.
- Kukert, H. y U. Riebesell. 1998. Phytoplankton carbon isotope fractionation during diatom spring bloom in a Norwegian fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 173: p. 123–137.
- Labropoulou, M. y A. Eleftheriou. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, 50: p. 324 –340.
- Lankford, 1976. Coastal lagoons of Mexico- their origin and classification, in Willey, M.L.,ed., *Estuarine processes*: New York, Academic Press, t. 2, p.182-215.
- MacNeil, M. A., G. B. Skomal y A. T. Fisk. 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 302: p. 199-206.
- Márquez-Farías, J. F. 2007. *Demografía del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres 1854), del Golfo de California*. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, Baja California Sur, México. 147 p.

- Martínez del Río, C., N. Wolf, S. A. Carleton y L. Z. Gannes. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84: p. 91–111.
- McDermott, A. 2015. Red crab tide: Tuna crabs washing up on local beaches. *Monterey Herald*, October 7, 2015, <http://www.montereyherald.com/article/NF/20151007/NEWS/151009807>.
- Minagawa, M. y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45: p. 431-451.
- Moss, S. A. 1972. Tooth replacement and body growth rates in the smooth dogfish, *Mustelus canis* (Mitchill). *Copeia*, p. 808-811.
- 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: p. 217-238.
- Navarro-González, J. 2009. *Espectro alimentario de los peces batoideos de la plataforma continental de Nayarit*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, Baja California Sur, México. 67 p.
- Navarro-González, J. 2011. *Ecomorfología del aparato mandibular de peces batoideos*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). La Paz, Baja California Sur, México. 149 p.
- Navarro-González, J. 2012. Diet composition of batoids on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, México, 38, p. 347–362.
- Navia, A. F., P. A. Mejía-Falla y A. Giraldo. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology*, 7: 8 p.
- Newsome, S. D., C. Martínez del Río, S. Bearhop y D. L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(8): p. 429 – 436.

- NOAA ESRL (National Oceanic and Atmospheric Administration Earth System Research Laboratory). 2016. What happens in the atmosphere during ENSO? <http://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/enso.description.html>.
- Odum, E. 1985. *Fundamentos de ecología*. Interamericana. E. U. A. 422 p.
- Payán, L. F., A. F. Navia, E. A. Rubio y P. A. Mejía-Falla. 2011. Biología de *Rhinobatos leucorhynchus* en el Pacífico central de Colombia. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 39: p. 286–296.
- Pelamatti, T. 2015. *Reproductive biology of the bat ray Myliobatis californica off the West coast of Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. Universita Politecnica Delle Marche. Italia. 101 p.
- Pop, B. N., E. A. Laws, R. R. Bidigare, J. E. Dore, K. L. Hanson y S. G. Wakeham. 1998. Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 62(1): p. 69–77.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods and assumptions. *Ecology*, 83 (3): p. 703-718.
- Post, D. M., C. A. Layman, D. A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi y C. G. Montaña. 2007. Getting the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152: p. 179–189.
- Rasmusson, E. M. y J. M. Wallace. 1983. Meteorological aspects of the El Niño/southern oscillation. *Science* 222(4629): p. 1195-1202.
- Ridge, R. M. 1963. *Food habits of the bat ray, Myliobatis californica, from Tomales Bay, California*. M. A. Thesis, University of California, Berkeley. 56 p.
- Rinewalt, C. S., D. A. Ebert y G. Cailliet. 2007. Food habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman 1908), off central California: Seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. *Environ. Biol. Fishes*, 80: p. 147–163.
- Rombouts, I., G. Beaugrand, X. Fizzala, F. Gaill, S. P. R. Greenstreet, S. Lamare, F. Le Loc'h, A. McQuatters- Gollop, B. Mialet, N. Niquil, J. Percelay, F. Renaud, A. G. Rossberg & J. P. Féral. 2013. Food web indicators under the Marine Strategy

- Framework Directive: From complexity to simplicity? *Ecological Indicators*, 29: p. 246-254.
- Samenow, J. 2015. Red crabs swarm Southern California, linked to 'warm blob' in Pacific. *The Washington Post*, June 17, 2015, <https://www.washingtonpost.com/news/capital-weather-gang/wp/2015/06/17/red-crabs-swarm-southerncalifornia-linked-to-warm-blob-in-pacific>.
- Sánchez-Cota, J. B. 2013. *Catálogo de esqueletos de peces óseos marinos de importancia comercial de Baja California Sur, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S. 272 p.
- 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: p. 305–310.
- Soto-Segoviano, J. 2014. *Colección Osteológica De Peces Teleósteos Marinos De Baja California Sur*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, Baja California Sur, México. 319 p.
- Stock, B. C. y B. X. Semmens. 2016a. MixSIAR GUI User Manual. Version 3.1, <https://github.com/brianstock/MixSIAR>. doi:10.5281/zenodo.56159.
- Stock, B. C. y B. X. Semmens. 2016b. Unifying error structures in commonly used biotracer mixing models. *Ecology*, 97(10): p. 2562 – 2569.
- Szczepanski, J. A. y D. A. Bengston. 2014. Quantitative food habits of the bullnose ray, *Myliobatis freminvillii*, in Delaware Bay. *Environmental Biology of Fishes*, 97: p. 981-997.
- Talent, L. G. 1982. Food habits of the gray smoothhound, *Mustelus californicus*, the brown smoothhound, *Mustelus henlei*, the shovelnose guitarfish, *Rhinobatos productus*, and the bat ray, *Myliobatis californica*, in Elkhorn Slough, California. *California Fish and Game*, 68: p. 224-234.

- Torres-García, R. Q. 2015. *Hábitos alimenticios de la raya murciélago Myliobatis californica en Bahía Tortugas, B.C.S., México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 82 p.
- Trull, T. W. y L. Armand. 2001. Insights into Southern ocean carbon export from $\delta^{13}\text{C}$ of particles and dissolved inorganic carbon during the SOIREE iron release experiment. *Deep Sea Research II*, 48: p. 2655–2680.
- Valenzuela-Quiñonez, F. 2009. *Hábitos alimenticios del pez guitarra Rhinobatos productus en el alto Golfo de California*. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, Baja California Sur, México. 82 p.
- Vanderklift, M. A. y S. Ponsard. 2003. Sources of variation in consumer-diet delta N-15 enrichment: a meta-analysis. *Oecología*, 136: p. 169-182.
- Vander-Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen. 2001. Variation in d^{15}N and d^{13}C trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46: p. 2061–2066.
- Walker, J. L., C. W. Potter y S. A. Macko. 1999. The diets of modern and historic bottlenose dolphin populations reflected through stable isotopes. *Mar. Mamm. Sci.*, 15(2): p. 335-350.
- White, W. T., M. E. Platell y I. C. Potter. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranch in a subtropical embayment. Implications for resource partitioning. *Mar. Biol.*, 144: p. 439–448.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman y Hall. E. U. A. 404 p.
- Yulsman, T. 2015. Godzilla, La Mancha, and Son of Blob: An El Niño reality check. *Discover*, October 14, 2015, <http://blogs.discovermagazine.com/imageo/2015/10/14/godzilla-the-blob-son-of-blob-el-ninoreality-check/#.VunAkclcnU>.
- Zaba, K., y D. L. Rudnick. 2016. The 2014–2015 warming anomaly in the Southern California Current System observed by underwater gliders. *Geophysical Research Letters*, 43: p. 241–248, <http://dx.doi.org/10.1002/2015GL067550>.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th edition. Pearson Prentice-Hall, New Jersey, E. U. A. 960 p.

ANEXOS

Anexo 1. Composición de la dieta de hembras de *M. californica* por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.

PRESAS	NECP	NECI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
MONI	50	22	0.44	54.24465	58.77211	24.86
<i>Pleuroncodes planipes</i>	50	9	0.18	63.42593	54.27776	10.59
Restos de crustáceos	50	7	0.14	63.58543	68.34019	9.23
Restos de conchas	50	9	0.18	55.55556	40.9322	8.68
<i>Sipunculus</i> spp.	50	4	0.08	95.83333	99.4898	7.81
Restos de gasterópodo	50	6	0.12	59.31373	67.88933	7.63
Dynomene	50	4	0.08	81.25	95	7.05
Bivalvo	50	5	0.1	47.84314	66.27347	5.71
<i>Hemisquilla californiensis</i>	50	4	0.08	33.21429	62.15939	3.81
Poliqueto	50	2	0.04	75	55	2.6
<i>Tellina subtrigona</i>	50	2	0.04	58.33333	66.66667	2.5
Nematodae	50	2	0.04	58.33333	51.02041	2.19
<i>Mytella</i> spp.	50	2	0.04	65.29412	8.439898	1.47
Engraulidae	50	1	0.02	50	77.25118	1.27
<i>Synodus</i> spp.	50	1	0.02	33.33333	62.19512	0.96
<i>Loligo</i> spp.	50	1	0.02	85.71429	7.954545	0.94
<i>Blepharipoda occidentalis</i>	50	1	0.02	33.33333	60	0.93
Restos de peces	50	2	0.04	27.38095	3.168706	0.61
Euphylax	50	1	0.02	25	19.23077	0.44
Lumbrineridae	50	1	0.02	25	10	0.35
<i>Loligo opalescens</i>	50	1	0.02	33.33333	1.219512	0.35

Anexo 2. Composición de la dieta de machos de *M. californica* por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.

PRESAS	NECP	NECI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
<i>Pleuroncodes planipes</i>	36	15	0.416667	91.111111	96.70339	39.13
MONI	36	13	0.361111	66.66667	60.41012	22.94
Nematodae	36	2	0.055556	100	100	5.56
Dynomene	36	4	0.111111	54.16667	42.33193	5.36
<i>Hemisquilla californiensis</i>	36	2	0.055556	87.5	88.88889	4.9
<i>Sipunculus</i> spp.	36	2	0.055556	66.66667	83.82353	4.18
Restos de conchas	36	2	0.055556	75	75	4.17
<i>Donax californicus</i>	36	1	0.027778	100	100	2.78
Restos de crustáceos	36	1	0.027778	100	100	2.78
<i>Solenosteira capitanea</i>	36	1	0.027778	100	100	2.78
<i>Lepidopa mexicanus</i>	36	1	0.027778	50	70	1.67
Lumbrineridae	36	1	0.027778	50	50	1.39
Restos de peces	36	2	0.055556	29.16667	14.68254	1.22
<i>Synodus</i> spp.	36	1	0.027778	33.33333	50	1.16

Anexo 3. Composición de la dieta de juveniles de *M. californica* por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.

PRESAS	NECP	NECI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
MONI	71	29	0.408451	57.24307	59.90451	23.92
<i>Pleuroncodes planipes</i>	71	14	0.197183	74.10714	69.54766	14.16
Restos de conchas	71	11	0.15493	59.09091	47.12635	8.23
Restos de crustáceos	71	8	0.112676	68.13725	72.29767	7.91
<i>Sipunculus</i> spp.	71	6	0.084507	86.11111	94.26771	7.62
Dynomene	71	7	0.098592	70.2381	75.11405	7.17
Restos de gasterópodo	71	6	0.084507	59.31373	67.88933	5.37
Nematodae	71	4	0.056338	79.16667	75.5102	4.36
Bivalvo	71	5	0.070423	47.84314	66.27347	4.02
<i>Hemisquilla californiensis</i>	71	5	0.070423	41.57143	65.28306	3.76
Poliqueto	71	2	0.028169	75	55	1.83
<i>Tellina subtrigona</i>	71	2	0.028169	58.33333	66.66667	1.76
<i>Donax californicus</i>	71	1	0.014085	100	100	1.41
<i>Solenosteira capitanea</i>	71	1	0.014085	100	100	1.41
<i>Synodus</i> spp.	71	2	0.028169	33.33333	56.09756	1.26
Restos de peces	71	4	0.056338	28.27381	8.925623	1.05
<i>Mytella</i> spp.	71	2	0.028169	65.29412	8.439898	1.04
Lumbrineridae	71	2	0.028169	37.5	30	0.95
Engraulidae	71	1	0.014085	50	77.25118	0.9
<i>Loligo</i> spp.	71	1	0.014085	85.71429	7.954545	0.66
<i>Blepharipoda occidentalis</i>	71	1	0.014085	33.33333	60	0.66
Euphylax	71	1	0.014085	25	19.23077	0.31
<i>Loligo opalescens</i>	71	1	0.014085	33.33333	1.219512	0.24

Anexo 4. Composición de la dieta de adultos de *M. californica* por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de

estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.

PRESAS	NECP	NECI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
<i>Pleuroncodes planipes</i>	15	10	0.666667	90	96.53833	62.18
MONI	15	6	0.4	66.66667	56.84788	24.7
<i>Hemisquilla californiensis</i>	15	1	0.066667	100	100	6.67
<i>Lepidopa mexicanus</i>	15	1	0.066667	50	70	4
Dynomene	15	1	0.066667	50	23.52941	2.45

Anexo 5. Composición de la dieta de *M. californica* durante años normales, por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.

PRESAS	NECP	NECI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Dynomene	18	7	0.388889	72.61905	78.05522	29.3
MONI	18	6	0.333333	62.5	75.2451	22.96
<i>Hemisquilla californiensis</i>	18	4	0.222222	33.21429	62.15939	10.6
Restos de conchas	18	2	0.111111	50	50	5.56
Restos de crustáceos	18	1	0.055556	100	100	5.56
Restos de gasterópodo	18	1	0.055556	100	100	5.56
<i>Synodus</i> spp.	18	2	0.111111	33.33333	56.09756	4.97
Engraulidae	18	1	0.055556	50	77.25118	3.53
Restos de peces	18	3	0.166667	29.36508	4.493423	2.82
<i>Loligo</i> spp.	18	1	0.055556	85.71429	7.954545	2.6
<i>Mytella</i> spp.	18	1	0.055556	60	2.173913	1.73
Poliqueto	18	1	0.055556	50	10	1.67
Euphylax	18	1	0.055556	25	19.23077	1.23
Lumbrineridae	18	1	0.055556	25	10	0.97

<i>Loligo opalescens</i>	18	1	0.055556	33.33333	1.219512	0.96
--------------------------	----	---	----------	----------	----------	------

Anexo 6. Composición de la dieta de *M. californica* durante años anómalos, por porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje del número presa-específico (%PN), porcentaje de peso presa-específico (%PW) y porcentaje del índice de importancia relativa presa-específico (%PSIRI). NECP y NECI corresponden al total de estómagos y al número de veces que aparece registrada cada presa en el total de estómagos.

PRESAS	NECP	NECI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
<i>Pleuroncodes planipes</i>	68	24	0.352941	80.72917	80.79378	28.5
MONI	68	29	0.426471	58.10514	56.09819	24.35
<i>Sipunculus</i> spp.	68	6	0.088235	86.11111	94.26771	7.96
Restos de conchas	68	9	0.132353	61.11111	46.48776	7.12
Restos de crustáceos	68	7	0.102941	63.58543	68.34019	6.79
Nematodae	68	4	0.058824	79.16667	75.5102	4.55
Bivalvo	68	5	0.073529	47.84314	66.27347	4.2
Restos de gasterópodo	68	5	0.073529	51.17647	61.4672	4.14
<i>Hemisquilla californiensis</i>	68	2	0.029412	87.5	88.88889	2.59
<i>Tellina subtrigona</i>	68	2	0.029412	58.33333	66.66667	1.84
<i>Donax californicus</i>	68	1	0.014706	100	100	1.47
Poliqueto	68	1	0.014706	100	100	1.47
<i>Solenosteira capitanea</i>	68	1	0.014706	100	100	1.47
<i>Lepidopa mexicanus</i>	68	1	0.014706	50	70	0.88
Lumbrineridae	68	1	0.014706	50	50	0.74
<i>Blepharipoda occidentalis</i>	68	1	0.014706	33.33333	60	0.69
<i>Mytella</i> spp.	68	1	0.014706	70.58824	14.70588	0.63
Restos de peces	68	1	0.014706	25	22.22222	0.35
Dynomene	68	1	0.014706	33.33333	2.941176	0.27

Anexo 7. Valores isotópicos utilizados para el modelo de mezcla por especie, promedio y desviación estándar para cada isótopo.

Especie	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	DE $\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	DE $\delta^{13}\text{C}$	n
<i>Pleuroncodes planipes</i>	13.33	1.01	-19.31	0.88	3
<i>Hemisquilla californiensis</i>	16.88	0.1	-18.81	0.93	5
<i>Sipunculus</i> spp.	11.95	1.85	-16.53	0.59	3