



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ESTRATEGIAS ALIMENTICIAS Y COEXISTENCIA
DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE
BATOIDEOS EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S.,
MÉXICO**

TESIS

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

PRESENTA

JOSÉ ROBERTO VÉLEZ TACURI

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 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 21 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:

"ESTRATEGIAS ALIMENTICIAS Y COEXISTENCIA DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE BATOIDEOS EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO"

Presentada por el alumno:

VÉLEZ Apellido paterno	TACURI materno	JOSÉ ROBERTO nombre(s)							
		Con registro: <table border="1"> <tr> <td>A</td> <td>1</td> <td>7</td> <td>0</td> <td>6</td> <td>3</td> <td>4</td> </tr> </table>	A	1	7	0	6	3	4
A	1	7	0	6	3	4			

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. XCHEL GABRIEL MORENO SÁNCHEZ
Director de Tesis

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA
2º. Director de Tesis

DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA

M en C. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

DR. ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO





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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 27 del mes de Noviembre del año 2018

El (la) que suscribe BIÓL. PESQ. JOSÉ ROBERTO VÉLEZ TACURI Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A170634 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. XCHEL GABRIEL MORENO SÁNCHEZ Y DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ESTRATEGIAS ALIMENTICIAS Y COEXISTENCIA DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE BATOIDEOS

EN LA BAHÍA DE LA PAZ, 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: veleztacuri@gmail.com - xchel.moreno@gmail.com - vicreshu@gmail.com

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

BIÓL. PESQ. JOSÉ ROBERTO VÉLEZ TACURI

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

A ti mi ser de luz,
mi ángel y mi mayor tesoro;
mi hijo, Thiago Jesús Vélez Garzón,
por darme las fuerzas para seguir adelante
a pesar de estar alejado de ti durante estos dos años.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Programa Integral de Fortalecimiento Institucional (PIFI) por el apoyo económico otorgado durante mis estudios de posgrado.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), perteneciente al Instituto Politécnico Nacional (IPN) por abrirme las puertas para continuar con mi desarrollo personal y profesional y por permitirme ser parte de esta gran familia académica.

A mis directores de tesis, Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona por haberme recibido con los brazos abiertos en el proyecto de batoideos, por su apoyo incondicional, por la confianza y por la guía constante durante estos años de estudio y Dr. Xchel Moreno Sánchez por aceptarme como su estudiante, por sus consejos y por haberme dado el voto de confianza y la libertad suficiente para realizar esta tesis.

Al Dr. Andrés Navia López por sus consejos, su constante guía y sus acertados comentarios en la elaboración de este trabajo. Así como al Dr. Emigdio Marín Enríquez, Dr. Rodrigo Moncayo Estrada y al M.C. Gustavo de La Cruz Agüero por su continua ayuda, a través de sesiones de enseñanza y correcciones del manuscrito.

Al Dr. José Carriquiry Beltrán y al Dr. Julio Villaescusa Celaya por permitirme realizar una pasantía de investigación en el Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y transmitirme sus enseñanzas sobre el uso de isótopos estables en el estudio de la ecología trófica de comunidades marinas.

Al Dr. Marco Medina López, Dr. José Borges Souza, Ing. Pes. Harold Castillo Navarro, Blgo. Pesq. Hugo Ramírez Villalobos, Blgo. Mar. Jaime Acosta Cetina, Lic. Arturo del Pino Machado, al Blgo. Jesús Flores Acosta, Don Juan, Doña Tere y Manuel Zamarrón por su ayuda en mi tesis con el trabajo de campo, laboratorio y análisis de datos.

A mi familia, en especial a mis padres, porque esto no habría sido posible sin su apoyo, sus palabras, sus acciones y su amor diario que me permite conquistar cada meta en la vida. A mi gordito hermoso, mi “mini mi”, Thiago, porque a pesar de la distancia siempre estuviste presente en mis pensamientos, en mi corazón y en cada llamada que con tanta alegría me realizabas diariamente. A María José Garzón Bedoya, sin ti difícilmente hubiera podido seguir creciendo profesionalmente, gracias por cuidar de mi gordito, por tus palabras de aliento y por tu cariño incondicional, siempre nos unirá un lazo familiar.

A todos los buenos amigos que conseguí durante mi estancia en México, ustedes hicieron que mi estadía fuera de mucha alegría y de momentos memorables.

Por último, a una persona de gran importancia, que no solo contribuyó de manera significativa con su ayuda desinteresada en cada aspecto de mi tesis, sino que más allá de aquello, marcó mi vida, me mostró un mundo de posibilidades y me enseñó a sentir y expresar sentimientos inexplorados. Esto es por ti, Olivia Echazabal Salazar, mi logro no solo fue académico, sin saberlo el verdadero logro se completó cuando te encontré.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS.....	v
LISTA DE TABLAS.....	vii
GLOSARIO.....	ix
RESUMEN.....	xi
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	5
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	8
4. HIPÓTESIS	9
5. OBJETIVOS	10
5.1. Objetivo general	10
5.2. Objetivos específicos	10
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
6.1. Área de estudio	11
6.2. Captura de los organismos.....	12
6.3. Captura de presas potenciales para análisis isotópicos.....	13
6.4. Distribución batimétrica	14
6.5. Análisis de contenidos estomacales (ACE)	15
6.5.1. Base de datos	15
6.5.2. Análisis cuantitativo de la dieta	16
6.5.3. Análisis multivariados	16
6.6. Análisis de isótopos estables (AIE)	17
6.6.1. Procesamiento de las muestras.....	17
6.6.2. Análisis estadísticos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$	19
6.6.3. Amplitud y sobreposición del nicho isotópico	20

6.6.4. Nivel trófico	21
6.6.5. Contribución de las principales presas.....	22
7. RESULTADOS	23
7.1. Distribución batimétrica	23
7.2. Análisis de contenido estomacal (ACE).....	24
7.2.1. Estrategia alimentaria	24
7.2.2. Similitudes tróficas interespecíficas	25
7.3. Análisis de isótopos estables (AIE)	27
7.3.1. Efectos de la extracción de lípidos y urea	27
7.3.2. Relaciones intraespecíficas	28
7.3.3. Relaciones interespecíficas	38
8. DISCUSIÓN.....	45
8.1. Distribución batimétrica	45
8.2. Análisis de contenidos estomacales (ACE)	45
8.3. Análisis de isótopos estables (AIE)	48
8.3.1. Relaciones intraespecíficas	51
8.3.1.1. Composición isotópica de <i>H. dipterurus</i>	51
8.3.1.2. Composición isotópica de <i>N. entemedor</i>	55
8.3.1.3. Composición isotópica de <i>R. steindachneri</i>	60
8.3.2. Relaciones interespecíficas	65
9. CONCLUSIONES	70
10. RECOMENDACIONES.....	72
11. BIBLIOGRAFÍA.....	73
12. ANEXOS.....	95

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio. Los puntos rojos representan los sitios de captura de los especímenes.....	11
Figura 2. Especies de batoideos en estudio. De izquierda a derecha se presenta <i>N. entemedor</i> del orden de los Torpediniformes, seguido de <i>R. steindachneri</i> e <i>H. dipterurus</i> ambas del orden de los Myliobatiformes.	13
Figura 3. Ubicación geográfica del área de estudio. Los puntos rojos indican las trece estaciones de recolección de las potenciales presas.....	14
Figura 4. Distribución batimétrica de las tres especies en estudio.	23
Figura 5. Análisis gráfico nMDS entre a) dietas generales, b-c) temporadas, d-e) sexos, f) estados de madurez sexual, g-h) edades. Las figuras de color rojo representan a <i>H. dipterurus</i> y las de color azul a <i>N. entemedor</i>	25
Figura 6. Variación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de cada subgrupo de <i>H. dipterurus</i> , <i>N. entemedor</i> y <i>R. steindachneri</i> con su respectiva prueba estadística. —= promedio, $\square = \pm$ desviación estándar, = mínimos y máximos.....	29
Figura 7. Variación isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ de cada subgrupo de <i>H. dipterurus</i> , <i>N. entemedor</i> y <i>R. steindachneri</i> con su respectiva prueba estadística. —= promedio, $\square = \pm$ desviación estándar, = mínimos y máximos.....	30
Figura 8. Representación del nicho isotópico de cada categoría de <i>H. dipterurus</i> . En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del AEE con su respectiva media (▪) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y la media correspondiente del AEEc (▪).	31
Figura 9. Representación del nicho isotópico de cada categoría de <i>N. entemedor</i> . En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del AEE con su respectiva media (▪) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y la media correspondiente del AEEc (▪).	32
Figura 10. Representación del nicho isotópico de cada categoría de <i>R. steindachneri</i> . En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del AEE con su respectiva	

media (▪) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y la media correspondiente del AEEc (▪).	32
Figura 11. Contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de <i>H. dipterurus</i> , mediante el modelo mixto bayesiano. Las áreas de las cajas representan el 95% (caja central), 75% y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.....	35
Figura 12. Contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de <i>N. entemedor</i> , mediante el modelo mixto bayesiano. Las áreas de las cajas representan el 95% (caja central), 75% y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.....	36
Figura 13. Contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de <i>R. steindachneri</i> , mediante el modelo mixto bayesiano. Las áreas de las cajas representan el 95% (caja central), 75% y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.	37
Figura 14. Variación isotópica de cada subgrupo de las tres especies, con su respectiva prueba estadística. —= promedio, □= ± desviación estándar, I= mínimos y máximos....	39
Figura 15. Representación del nicho isotópico de cada categoría de las tres especies de batoideos. Azul= <i>H. dipterurus</i> , rojo= <i>N. entemedor</i> y verde= <i>R. steindachneri</i> . En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del SEA con su respectiva media (▪) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y media correspondiente del AEEc (▪).....	42

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Base de datos con aspectos biológicos de los batoideos en estudio.	15
Tabla 2. Modelos lineales generalizados implementados para explicar las variaciones interespecíficas del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, según las diferentes categorías evaluadas.....	20
Tabla 3. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas en <i>H. dipterurus</i> y <i>N. entemedor</i> . %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW = porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.	24
Tabla 4. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de <i>H. dipterurus</i> y <i>N. entemedor</i> en Bahía de La Paz. DP= Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de <i>H. dipterurus</i> y MN= Media de <i>N. entemedor</i>	26
Tabla 5. Resultados de los valores de los cuatro tratamientos evaluados. C= control, EL= Extracción de lípidos, EU= Extracción de urea, ELU= Extracción de lípidos y urea, * =diferencia significativa versus tratamiento de control.	27
Tabla 6. Valores de la composición isotópica intraespecífica de carbono y nitrógeno de <i>H. dipterurus</i> , <i>N. entemedor</i> y <i>R. steindachneri</i> por categorías. Los valores corresponden al promedio y desviación estándar del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, así como la varianza del $\delta^{15}\text{N}$	28
Tabla 7. Estimación de la región del nicho isotópico para cada especie con su respectivo subgrupo. Presentando el n por cada subgrupo, AEE = Área estándar de la elipse, AEEc= área estándar de la elipse corregida, AEEb= Área estándar de la elipse bayesiana, IC= intervalos de confianza del 95% del AEEb y los parámetros de AEEc: E = excentricidad y Θ = ángulo en radianes.	33
Tabla 8. Estimaciones de los valores medios e intervalos de confianza al 95% para cuantificar la probabilidad de superposición del nicho isotópico entre cada subgrupo de las tres especies.....	34
Tabla 9. Proporción media de la contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de <i>H. dipterurus</i> por categorías. Los valores resaltados representan al grupo de presas de mayor aporte a la dieta de la especie.	35

Tabla 10. Proporción media de la contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de <i>N. entemedor</i> por categorías. Los valores resaltados representan al grupo de presas de mayor aporte a la dieta de la especie.	36
Tabla 11. Proporción media de la contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de <i>R. steindachneri</i> por categorías. Los valores resaltados representan al grupo de presas de mayor aporte a la dieta de la especie.	37
Tabla 12. Nivel trófico estimado para las tres especies de batoideos, mediante ACE y AIE. Los valores de ACE para <i>H. dipterurus</i> y <i>N. entemedor</i> fueron obtenidos de Restrepo-Gómez, 2016 y Cabrera-Meléndez, 2017, respectivamente. El símbolo (*) indica diferencias significativas entre subgrupos ($p < 0.05$).	38
Tabla 13. Resultados de los MLGs, evaluando las diferencias interespecíficas en los valores de la composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Est= estimado, E. E= error estándar y p= valor de la probabilidad.	41
Tabla 14. Estimaciones de los valores medios e intervalos de confianza al 95% para cuantificar la probabilidad de superposición del nicho isotópico interespecífico en cada categoría. H.dip= <i>H. dipterurus</i> , N. ent = <i>N. entemedor</i> y R. ste= <i>R. steindachneri</i>	44

GLOSARIO

Bentónico: Organismos que viven en el fondo (Navia *et al.*, 2007).

Bentopelágico: Especies que viven cerca del fondo, pero no vinculado a él (Gerking, 1994).

Coexistencia: Dos o más especies que viven juntas en el mismo hábitat, habitualmente con algún tipo de interacción competitiva (Jaksic, 2007).

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

Competencia biunívoca: Competencia por un recurso que se da entre dos especies (Jaksic, 2007).

Competencia difusa: Competencia en la cual una especie experimenta pequeñas pero numerosas fracciones de competencia por parte de especies simpátricas (Jaksic, 2007).

Competencia por explotación: Competencia indirecta que se da por diferencias en la eficiencia de extracción de recursos limitados (Chase & Leibold, 2003).

Competencia por interferencia: Competencia directa entre individuos que se manifiesta generalmente en forma de agresividad y territorialidad (Chase & Leibold, 2003).

Depredador especialista: Especie que utiliza un número bajo de recursos y presenta mayor preferencia por uno o pocos componentes alimenticios en particular (Gerking, 1994).

Depredador generalista: Especie que utiliza una gran variedad de recursos alimenticios (Gerking, 1994).

Depredador oportunista: Especie que incluye en su dieta una variedad de recursos que se encuentran disponibles en su hábitat trófico (Gerking, 1994).

Endobentónico: Especies que viven dentro del sedimento (Mees & Jones, 1997).

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

Epibentónico: Especies que viven sobre el sustrato o sedimento (Navia *et al.*, 2007).

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

Estrategia: Es una regla o conjunto de reglas de decisión basadas genéticamente que resultan en el uso de tácticas particulares (Heithaus, 2004)

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

Fraccionamiento isotópico: Aumento en la concentración de un isótopo estable que se presenta en un consumidor con respecto a la de su presa (Martínez del Río *et al.*, 2009).

Grupo funcional: Agrupación de las especies en conjuntos discretos de acuerdo con la similitud de sus rasgos funcionales (Tilman *et al.*, 1997).

Isótopo: Átomos (estables o inestables) del mismo elemento con el mismo número de protones y electrones, pero diferente número de neutrones; es decir, elementos que tienen las mismas propiedades químicas pero diferentes masas (Fry, 2006).

Mecanismos de partición de recursos: Comprenden las diversas estrategias y tácticas que emplean las especies simpátricas para reducir la competencia y facilitar la coexistencia (Marshall *et al.*, 2008).

Mesodepredador. Depredadores de niveles tróficos intermedios, que proporcionan un vínculo crucial entre los niveles tróficos superiores e inferiores (Ritchie & Johnson, 2009).

Posición trófica: Posición en la que se encuentra un organismo en la cadena trófica, clasificada mediante la forma por la cual obtiene su energía (Gerking, 1994).

Redundancia ecológica: Propiedad por el cual diferentes especies pueden desempeñar la misma función ecológica en un ecosistema determinado (Sarmiento, 2000).

Relación interespecífica: Son las relaciones establecidas entre diferentes especies en un mismo ecosistema (Begon *et al.*, 2006).

Relación intraespecífica: Son las relaciones establecidas entre diferentes organismos de una misma especie de un determinado ecosistema (Begon *et al.*, 2006).

Simpatría: Especies o poblaciones que habitan en una misma área geográfica o hábitat (Sarmiento, 2000).

Sobreposición de dieta: Uso compartido de un mismo recurso alimenticio por dos o más especies como parte de su dieta (Krebs, 1999).

Tácticas: Los animales utilizan tácticas (que incluyen comportamientos) para seguir una estrategia. Las tácticas pueden ser fijas o flexibles y pueden depender de las condiciones del individuo o del ambiente (incluyendo depredador y presa; Heithaus, 2004).

Vermiforme: Organismos con forma parecida a un gusano (Morris, 1992).

RESUMEN

Los estudios sobre interacciones tróficas han sido fundamentales para comprender la coexistencia entre especies dentro de una comunidad. Por esta razón, la presente investigación tiene como objetivo identificar las posibles estrategias alimenticias que facilitan la coexistencia entre las rayas *Hypanus dipterurus*, *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri*, a partir de estudios de contenidos estomacales previamente realizados y análisis de isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en Bahía de La Paz (2013-2017). Se detectó diferencias entre los principales grupos de presas consumidos por estos depredadores, dominando los sipuncúlidos en *N. entemedor* (%PSIRI=52), los bivalvos en *H. dipterurus* (%PSIRI=45) y los misidáceos en *R. steindachneri* (%PSIRI=78). No se evidenció sobreposición trófica interespecífica en ninguno de los factores evaluados (temporadas, sexos, estados de madurez sexual y grupos de edades), en donde los grupos alimenticios ya descritos son los responsables de la disimilitud trófica. La composición isotópica mostró que *H. dipterurus* es una especie generalista de niveles tróficos que varían con la ontogenia y con el uso de hábitat más extenso en la zona. Contrario a *N. entemedor*, que es un depredador especialista de sipuncúlidos y poliquetos, y con un estrecho uso de hábitat, mientras que *R. steindachneri* es un depredador especialista probablemente de presas de bajo nivel trófico (pequeños crustáceos malacostráceos), con movimientos entre zonas costeras y oceánicas. El acceso diferencial a los grupos de presas, la especialización trófica y el uso preferencial por diversas zonas de alimentación fueron las principales estrategias usadas por los batoideos para facilitar la coexistencia en la zona.

Palabras clave: Relaciones interespecíficas – Composición de dietas – Isótopos estables – Batoideos – Coexistencia

ABSTRACT

Studies on trophic interactions have been fundamental to understanding the coexistence of species within a community. For this reason, the present investigation aims to identify the possible strategies and partition of the trophic niche between the rays *Hypanus dipterurus*, *Narcine entemedor* and *Rhinoptera steindachneri*, from previously developed studies of stomach contents and analysis of stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in Bahía de La Paz (2013-2017). It was determined there are differences between the main groups of prey consumed by these specialized predators, dominating the sipunculides in *N. entemedor* (% PSIRI = 52), the bivalves in *H. dipterurus* (% PSIRI = 45) and the misidaceans in *R. steindachneri* (% PSIRI = 78). There was no evidence of trophic overlap in any of the evaluated factors (seasons, sexes, stages of sexual maturity and age groups), where the food groups already described are responsible for trophic dissimilarity. The isotopic composition showed that *H. dipterurus* is a generalist species of trophic levels that vary with ontogeny and with the use of more extensive habitat in the area. Contrary to *N. entemedor*, which is a specialized predator of sipunculides and polychaetes, and with a narrow use of habitat, while *R. steindachneri* is a predator specialist probably of low-level trophic prey (small crustacean malacostracan), with movements between zones coastal and oceanic. Differential access to prey groups, trophic specialization and preferential use of various feeding areas were the main strategies used by the batoids to facilitate coexistence in the area.

Keywords: Interspecific relationships – Diets composition - Stable isotopes - Batoids - Coexistence

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de las interacciones interespecíficas permite comprender la estructura de las comunidades biológicas, al ser factores cuya variabilidad resultan favorables o desfavorables a la supervivencia de las especies. En este sentido, el nivel de competencia es un factor determinante, que puede modificar características de vida de las especies, tales como: distribución, comportamiento o evolución (MacArthur, 1958; Hardin, 1969; Ross, 1986, Peterson, 2011; Heithaus *et al.*, 2012).

Hutchinson (1957) definió el concepto del nicho, como el espacio hipervolumétrico compuesto por n dimensiones, representadas por factores ambientales o biológicos que afectan el rendimiento y la supervivencia de una especie. Por lo tanto, para entender la competencia, primero se debe conocer el rango de estos factores en los que cada especie puede sobrevivir y reproducirse (Kneitel & Chase, 2004; Pianka, 2011). Esto se conoce como nicho fundamental, que es el rango completo de condiciones en el que una especie puede vivir; sin embargo, este nicho no puede ser ocupado totalmente debido a las limitaciones de factores extrínsecos (e.g. clima, nutrientes, hábitat) e intrínsecos (social, fisiológicos y genéticos), dando paso al nicho realizado, que es la fracción del nicho fundamental en la que una especie subsiste como consecuencia de tales limitantes (Hutchinson, 1957; McNaughton y Wolf, 1984; Kneitel & Chase, 2004; Holt, 2009; Pianka, 2011).

Una especie que utiliza los recursos disponibles, limita el alcance de otras especies al aprovechamiento de los mismos debido a la competencia por efectos directos o indirectos (Schoener, 1993; Menge, 1995). Además, el nivel de competencia interespecífico varía (difusa o biunívoca), lo cual determina que las especies simpátricas se sobrepongan en el uso de los recursos (Connell, 1961; MacArthur, 1958; Schoener, 1974, 1989; Schluter & McPhail, 1992; Pianka, 2000; Chase & Leibold, 2003; Jaksic, 2007). No obstante, a partir de la utilización diferencial de los recursos, las especies pueden evitar o reducir esta competencia por recursos comunes, especializándose en determinadas dimensiones del nicho. Schoener (1974) lo llamó partición de recursos, que es un proceso fundamental para entender como persiste una comunidad de especies a lo largo del tiempo (MacArthur, 1958; Ross, 1986; Begon *et al.*, 1996; Pianka, 2000). En la naturaleza,

se ha observado que las especies simpátricas tienden a diferenciarse en tres ejes del nicho: los recursos tróficos, el uso del hábitat y su variabilidad temporal para poder coexistir, y es la dimensión trófica el principal factor que se segregan ante niveles altos de superposición (Schoener, 1974, 1983; Ross, 1986; Krebs, 1999; Chase & Leibold, 2003).

La partición del recurso trófico en especies simpátricas puede estar condicionada a variables como diferencias en la diversidad y abundancia de las presas, estrategia de alimentación y cambios poblacionales de los depredadores (diferenciación sexual, ontogénica y especialización trófica individual). Además, estas características y el nivel de segregación trófica pueden modificarse en función de variaciones espacio-temporales (MacArthur & Pianka, 1966; Schoener, 1974; Stephens & Krebs, 1986; Putman, 1994; Silva *et al.*, 2014; Amariles *et al.*, 2017; Matich *et al.*, 2017, da Silva *et al.*, 2017). Por lo tanto, el análisis de estos componentes es determinante para comprender el uso diferencial de los recursos tróficos entre especies simpátricas, como medio para reducir la sobreposición y promover la coexistencia, identificando mecanismos y patrones que permitan comprender la organización y estructuración de las comunidades biológicas (Pianka, 1974; Ward *et al.*, 2006; Amariles *et al.*, 2017; Matich *et al.*, 2017).

Las especies de batoideos, comúnmente conocidos como rayas son un grupo de depredadores con una amplia gama de formas y tamaños, que han colonizado diversos ambientes (marinos y dulceacuícolas) y presentan gran variedad de estrategias de historia de vida (Frisk, 2010; Last *et al.*, 2016). Estos organismos ocupan los niveles intermedios de las cadenas tróficas marinas y son catalogadas como mesodepredadores, un vínculo crucial en la transferencia de la energía de los niveles tróficos inferiores a los superiores, demostrando que ejercen un efecto directo e indirecto en todos los niveles de la red, a través de las funciones que desempeñan, tanto de depredadores como presas (Ritchie & Johnson, 2009; Heithaus *et al.*, 2010; Barría *et al.*, 2015; Navia *et al.*, 2017). El comportamiento trófico está estrechamente relacionado con las características ecomorfológicas del grupo de rayas en cuestión, presentando una gran diversidad de estrategias tróficas que le permiten adaptarse a varios tipos de hábitats y zonas geográficas (Robertson & Allen, 2015; Last *et al.*, 2016). La creciente literatura en este

grupo, identifica a las rayas como especies carnívoras con un espectro amplio de presas, principalmente integrado por crustáceos, moluscos, poliquetos, peces y otras especies de invertebrados bentónicos o pelágicos (Wetherbee *et al.*, 2012, Bucking, 2015; Last *et al.*, 2016; Navia *et al.*, 2017; Barbini *et al.*, 2018).

Tradicionalmente, la ecología trófica en batoideos se ha estudiado a través del análisis del contenido estomacal (**ACE**), el cual permite tener una definición taxonómica relativamente precisa, pero que posee desventajas debido a que las características de identificación de las presas pueden verse afectadas por la tasa de digestión diferencial y una ventana temporal corta al proveer información acerca de la alimentación inmediata antes de la captura, identificando solo presas recientemente consumidas. De esta manera estas características ocasionarían sesgos de información en la evaluación de la ecología trófica de las especies marinas (Hyslop, 1980; Cortés, 1997; Ebert & Bizarro, 2007; Wetherbee *et al.*, 2012; Bucking, 2015). Por otro lado, el análisis de isótopos estables (**AIE**) de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) se ha convertido en una técnica ampliamente utilizada en combinación con el análisis del contenido estomacal, porque pueden revelar las fuentes dietéticas a corto y largo plazo, convirtiéndose en un excelente complemento del panorama instantáneo del ACE (Fry, 2006; Martínez del Río *et al.*, 2009; Hussey *et al.*, 2012; Bucking, 2015; Yemissen *et al.*, 2017). A través del isótopo de $\delta^{13}\text{C}$, se pueden observar variaciones relacionadas a distintos ambientes o fuentes de energía de los consumidores (marino-dulceacuícola, costero-oceánico, pelágico-bentónico; DeNiro & Epstein, 1978; Hobson *et al.*, 1997; Post, 2002). Por su parte, con el isótopo de $\delta^{15}\text{N}$ se puede estimar la posición trófica, debido a que los consumidores presentan un enriquecimiento del isótopo de $\delta^{15}\text{N}$ de un 3 a 4‰ con relación a su dieta (DeNiro & Epstein 1981; Post, 2002).

Para contribuir a la comprensión de los mecanismos que permiten la coexistencia e incrementar el conocimiento biológico de este particular grupo de especies de condricios, se analizaron las estrategias alimenticias y la partición del nicho trófico de tres especies de batoideos de mayor dominancia en Bahía de La Paz (González-González, 2018): *Hypanus dipterurus* (raya látigo; Jordan & Gilbert 1880), *Narcine entemedor* (raya eléctrica; Jordan & Starks, 1895) y *Rhinoptera steindachneri* (raya tecolote; Jordan &

Gilbert, 1880). Las tres especies tienen características biológicas y ecológicas diferentes entre sí, destacando que *H. dipterurus* es una especie bento-pelágica, que vive sobre fondos de arena y lodo o cerca de arrecifes rocosos y lechos de algas marinas; su diseño mandibular le confiere gran capacidad de trituración de presas, por lo que es una especie durófaga, con una alimentación especializada por organismos de la infauna como moluscos, estomatópodos y poliquetos (Robertson y Allen, 2015; Last *et al.*, 2016; González-González, 2018). En el caso de *N. entemedor* se trata de una especie bentónica asociada a fondos arenosos y lodosos, con una boca protráctil y tubular con la capacidad de capturar presas especialmente poliquetos y sipuncúlidos (Bizarro, 2005; Robertson y Allen, 2015; Valadez-González, 2007; Flores-Ortega *et al.*, 2015; Last *et al.*, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017). Finalmente, *R. steindachneri* es una especie bento-pelágica que forma agregaciones y migraciones. Están asociados a fondos arenosos y lagunas costeras, su mandíbula presenta dientes molariformes dispuestos en placas aplanadas que le permite ser una especie durófaga altamente especializada en el consumo de bivalvos y en menor grado por equinodermos y misidáceos (Díaz-Carballido, 2011; Simental-Anguiano, 2011; Navarro-González, 2011; Navarro-González *et al.*, 2012; Ramírez-Rodríguez, 2014; Robertson y Allen, 2015; Last *et al.*, 2016; Ehemann, 2017).

2. ANTECEDENTES

En los últimos años se ha incrementado el conocimiento acerca de los mecanismos de coexistencia entre especies simpátricas de batoideos (Ebert *et al.*, 1991; Smale & Cowley, 1992; Ellis *et al.*, 1996; Plattell *et al.*, 1998; Brickle *et al.*, 2003; White *et al.*, 2004; Bizarro *et al.*, 2007; Mabragaña & Giberto, 2007; Navia *et al.*, 2007; Treolar *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2007; Marshall *et al.*, 2008; Yick *et al.*, 2011; Barbini & Lucifora, 2012; Jacobsen & Bennett, 2012; Navarro-González *et al.*, 2012; O'Shea *et al.*, 2013; Grijalba-Bendeck *et al.*, 2012; Bornatowski *et al.*, 2014; Yemiskén *et al.*, 2017; Barbini *et al.*, 2018; Rastgoo *et al.*, 2018), así como de las interacciones de este grupo con otros grupos como: tiburones (Dale *et al.*, 2011; Sommerville *et al.*, 2011; Vaudo & Heithaus, 2011; Tilley *et al.*, 2013; Barría *et al.*, 2015; Espinoza *et al.*, 2015; Shaw *et al.*, 2016; Bangley *et al.*, 2017; Poulakis *et al.*, 2017; Shipley *et al.*, 2018; Silva-Garay *et al.*, 2018), quimeras (Silva-Garay *et al.*, 2018), teleósteos (Platell & Potter, 2001; Shaw *et al.*, 2016) y cefalópodos (Valls *et al.*, 2017).

En este contexto, se ha identificado que las rayas en un mismo ecosistema pueden coexistir gracias al uso diferencial de los recursos, reduciendo la competencia a través de la segregación del nicho, inclusive en especies ecológicamente similares que se sobreponen en alguna o varias dimensiones del nicho (Barbini & Lucifora, 2012; O'Shea *et al.*, 2013; Flores-Ortega *et al.*, 2015; Yemiskén *et al.*, 2017). Entre los principales ejes del nicho ecológico en los que más frecuentemente se han reportado divergencia entre rayas simpátricas son: el espacio, particularmente en la distribución batimétrica (Navia *et al.*, 2007; Marshall *et al.*, 2008; Navia *et al.*, 2017; Barbini *et al.*, 2018) y el uso diferencial del hábitat o microhábitats (Platell *et al.*, 1998; Plattell & Potter, 2001; White *et al.*, 2004; Marshall *et al.*, 2008; Bangley & Rulifson, 2017; Navia *et al.*, 2017; Rastgoo *et al.*, 2018) y el tiempo (Barbini & Lucifora, 2012; Flores-Ortega *et al.*, 2015).

Sin embargo, el eje del nicho que más aporta a la coexistencia de los batoideos es el fraccionamiento en los recursos tróficos (Brickle *et al.*, 2003; Barbini & Lucifora, 2012; Navarro-González *et al.*, 2012; Viana *et al.*, 2017; Yemiskén *et al.*, 2017; Rastgoo *et al.*, 2018), el cual puede estar condicionado por factores tales como: consumo preferencial de presas específicas (Treolar *et al.*, 2007; Barbini & Lucifora, 2012; Bornatowski *et al.*,

2014; Rastgoo *et al.*, 2018; Silva-Garay *et al.*, 2018), estrategia de alimentación especialista o generalista (Brickle *et al.*, 2003; Marshall *et al.*, 2008; Barría *et al.*, 2015; Espinoza *et al.*, 2015), diferencias en el comportamiento, mecanismo y estructura de alimentación (Ellis *et al.*, 1996; Treolar *et al.*, 2007; Marshall *et al.*, 2008; Barbini & Lucifora, 2012; Navarro-González *et al.*, 2012; Jacobsen & Bennett, 2013; Bornatowski *et al.*, 2014; Valls *et al.*, 2017; Yemiskén *et al.*, 2017; Rastgoo *et al.*, 2018), tamaño del depredador (Vaudo & Heithaus, 2009; Sommerville *et al.*, 2011; Viana *et al.*, 2017; Yemiskén *et al.*, 2017; Barbini *et al.*, 2018, Navarro-González *et al.*, 2018), periodos de actividad alimentaria (Navia *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2017), variaciones sexuales (Espinoza *et al.*, 2015; Viana *et al.*, 2017) y ontogénicas, definidas por cambios en los principales grupos de presas (Braccini & Pérez, 2005; Treolar *et al.*, 2007) y tasas de consumo (Marshall *et al.*, 2008; Vaudo & Heithaus *et al.*, 2011; Viana *et al.*, 2017).

Si bien son diversas las causas potenciales para el fraccionamiento del nicho entre batoideos que coexisten en un área determinada, hasta la presente fecha no hay un estudio que aborde las relaciones alimenticias interespecíficas entre *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri* en la Bahía de La Paz como medio para conocer cuáles son los mecanismos de coexistencia y el papel de estos depredadores en dicho ecosistema. Al respecto, Bizarro & Cailliet (2004) reportaron como resultado preliminar, que las dietas de estas especies no muestran un alto grado de similitud, lo que les facilita la coexistencia en Bahía Almejas. Por otro lado, Navarro-González *et al.* (2012), en un estudio sobre la composición trófica de seis batoideos frente a Nayarit y Sinaloa, determinaron que *H. dipterurus* se alimentó de anélidos y crustáceos, mientras que *R. steindachneri* lo hace de ofiúridos, siendo las especies de mayor diferencia trófica, lo que les permite coexistir en esta zona. Bizarro (2005) encontró que *H. dipterurus* tenía un consumo preferente por cangrejos de la familia Pinnotheridae, bivalvos de la especie *Solemya valvulus* y una amplia diversidad de poliquetos, mientras que *N. entemedor* se alimentaba principalmente de varias familias de poliquetos, con dominancia de *Dasybranchus* spp.

A pesar de la información obtenida en los estudios mencionados anteriormente, el limitado conocimiento de la historia de vida de estas tres especies, ha resultado en una

comprensión restringida sobre cuáles son las estrategias alimenticias que les permiten coexistir en un lugar determinado. Así como ha contribuido a que se desconozca el efecto de la temporalidad y los factores biológicos, tales como: sexos, estados de madurez sexual y grupos de edades en la evaluación de las variaciones tróficas interespecíficas, que pueden ser componentes determinantes que promueven el fraccionamiento y el uso diferencial del nicho trófico entre estos depredadores. De esta manera, gracias a estudios previos que abordaron los aspectos tróficos (Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017; Ehemann, 2017), reproductivos (Burgos-Vásquez, 2017, 2018) y de edad y crecimiento (Pabón-Aldana, 2016; Carmona-Sánchez, 2017; Mora-Zamacona, 2017) de cada uno de los individuos de estos tres depredadores en Bahía de La Paz, se pretenden abordar estos aspectos de las relaciones alimenticias interespecíficas.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los batoideos han sido catalogados como especies mesodepredadoras con un papel ecológico relevante dentro de la estructura comunitaria, ya que participan en el flujo de materia y energía de los ecosistemas, al ser una función de enlace entre los niveles inferiores y superiores de las redes tróficas marinas.

En Bahía de La Paz, estas especies son capturadas en pesquerías artesanales desarrolladas en zonas cercanas a la costa, por lo tanto, el impacto pesquero podría estar condicionado a especies específicas y probablemente hacia determinados grupos de edad o desarrollo (madurez sexual). Esta relativa selectividad por determinados componentes de la población, además de afectar la estructura de la misma, podría alterar las interacciones interespecíficas tróficas directas e indirectas, derivando en posibles cambios de las abundancias de los depredadores y sus presas, lo que a largo plazo podría generar un cambio de estado en la trama trófica.

Es por esto que el aporte científico sobre las relaciones interespecíficas de batoideos en Bahía de La Paz puede ser esencial para predecir cómo las perturbaciones ambientales e impactos antropogénicos afectan las estrategias alimentarias de cada depredador, alterando la función ecológica que desempeñan en esta comunidad. Estos aspectos ecológicos son la base para modelos ecosistémicos y análisis topológicos, que podrían evaluar el efecto de la disminución o pérdida de una de estas especies en la comunidad y así contribuir a la gestión basada en ecosistemas. Finalmente, las preguntas a resolver con este estudio fueron: ¿Cuáles son las dimensiones del nicho en las que estas rayas presentan sobreposición?, ¿Los cambios tróficos intraespecíficos (variaciones por sexos, por estados de madurez sexual y por edades) evaluados en el tiempo y el espacio serán los factores que condicionan la división de recursos para la coexistencia entre *Hypanus dipterurus*, *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri* en Bahía de La Paz?, según la evaluación de cada uno de los factores ¿Se observará redundancia o funciones ecológicas diferentes entre las especies de estudio?

4. HIPÓTESIS

- Con base en las diferencias en las estrategias alimentarias y en la especialización trófica de *Hypanus dipterurus* y *Rhinoptera steindachneri* por los moluscos, y de *N. entemedor* por los poliquetos y peces, se espera confirmar dos grupos funcionales, el primero conformado por *H. dipterurus* y *R. steindachneri* y el segundo solo por *N. entemedor*.
- Considerando que los batoideos pueden presentar variaciones tróficas, espaciales y temporales intraespecíficos, al comparar los factores biológicos entre especies (variaciones sexuales y ontogénicas) se espera determinar que estos son los factores que promueven el fraccionamiento y uso diferencial del nicho *entre H. dipterurus, N. entemedor y R. steindachneri* y que les permiten coexistir en Bahía de La Paz.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Evaluar las estrategias alimenticias y la partición del nicho trófico entre *Hypanus dipterurus*, *Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri* en Bahía de La Paz, combinando información obtenida a través del análisis de contenidos estomacales e isótopos estables.

5.2. Objetivos específicos

- Evaluar la superposición trófica entre las especies estudiadas y cómo esta puede verse afectada por el sexo, estados de madurez sexual, la edad y la estacionalidad.
- Describir las variaciones isotópicas intraespecíficas, evaluar la sobreposición del nicho isotópico y estimar el nivel trófico isotópico en cada subgrupo de cada especie de batoideo.
- Evaluar la partición de recursos y describir las estrategias tróficas que permiten la coexistencia de estos depredadores.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

La Bahía de La Paz está ubicada en la costa suroriental de la península de Baja California, aproximadamente a 180 km al noroeste de la desembocadura del Golfo de California, entre las coordenadas 24° 45' y 24° 15' latitud norte, y los meridianos 110° 15' y 110° 45' longitud oeste (Fig. 1), con una extensión aproximada de 80 km de largo y 35 km de ancho. Está semiprotegida por las Islas Espíritu Santo y La Partida y una pequeña península en la parte sur; intercambia agua con el Golfo de California a través del Canal de San Lorenzo y la Boca Grande, localizados al este y norte de la bahía, respectivamente. La Bahía presenta un gradiente batimétrico de 10 m en la sección sur hasta 450 m en su sección norte, donde se ubica la Cuenca Alfonso (Nava-Sánchez *et al.*, 2001; Obeso-Nieblas *et al.*, 2004; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008).

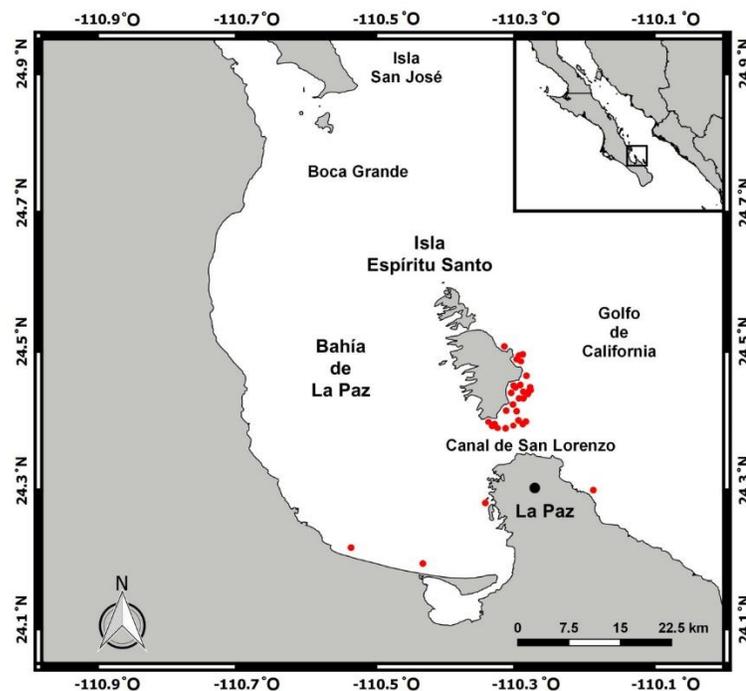


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio. Los puntos rojos representan los sitios de captura de los especímenes.

Para la bahía se han definido dos estaciones climáticas, con temperaturas que no varían significativamente hasta los 100 metros, estas son: una estación fría (invierno), asociada a los vientos del Noroeste durante los meses de diciembre a mayo, con temperaturas de 20.5 °C a 26.0 °C y una estación cálida (verano), con influencia de los vientos del Sureste

durante los meses de junio a noviembre con temperaturas de 26.0 °C a 31 °C (Guevara-Guillén *et al.*, 2015). La salinidad en la zona presenta variaciones mínimas, que son determinadas por la evaporación y el escaso aporte de agua dulce por escorrentías, con un rango promedio de 34.5‰ en invierno y de 39‰ en verano (Chávez-Sánchez, 2012). También se ha reportado a la bahía como una zona de elevada productividad fitoplanctónica (Reyes-Salinas *et al.*, 2003).

Los procesos oceánicos que rigen a la bahía, están determinados en gran medida por las condiciones de la parte sur del Golfo de California, que a su vez está influenciada por los procesos oceanográficos y atmosféricos que ocurren en el océano Pacífico oriental (Lavín *et al.*, 1997; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). En Bahía de La Paz se pueden identificar tres masas de agua: Agua del Golfo de California, Agua Superficial Ecuatorial y Agua Subsuperficial Subtropical. El umbral batimétrico a lo largo de Boca Norte evita la entrada de Agua Intermedia del Pacífico y también la salida de las aguas profundas de la bahía hacia el golfo (Monreal-Gómez *et al.*, 2001). La variabilidad de las masas de agua de Bahía de La Paz está influenciada por los fenómenos de gran escala del Océano Pacífico, que son: el patrón de América del Norte, el patrón del Pacífico Norte, la Oscilación del Norte, la Oscilación Decadal del Pacífico y la Oscilación del Sur-El Niño (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008; Guevara-Guillén *et al.*, 2015).

6.2. Captura de los organismos

Para el estudio se seleccionaron tres de las especies de batoideos más abundantes en las pesquerías de Bahía de La Paz: *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri* (Fig. 2; González-González, 2018). Estos individuos se obtuvieron a través de un muestreo de campo de cuatro días por mes, desarrollado desde octubre de 2013 a noviembre de 2016. La captura fue realizada a bordo de una embarcación artesanal de fibra de vidrio tipo panga, con un motor fuera de borda de 75 HP. Se utilizaron redes de enmalle de tipo agallera de fondo, con dimensiones entre 100 a 300 m de largo, 1 m de alto y apertura de malla 25 cm. Los artes de pesca se calaron durante la noche (~19:00 h) y se recuperaron en la mañana siguiente (~07:00 h) a profundidades de 5 a 65 m aproximadamente. Las faenas de pesca se concentraron en su mayoría en la parte sur y sureste de la isla Espíritu Santo (Fig. 1). Los organismos capturados fueron trasladados

al campo pesquero “El Morrito”, donde de cada ejemplar se obtuvieron los siguientes datos biométricos: sexo (ausencia y presencia de gonopterigios), peso total (precisión a 0.1 g) ancho de disco (AD en cm), largo del disco (LD en cm), longitud total (LT en cm).

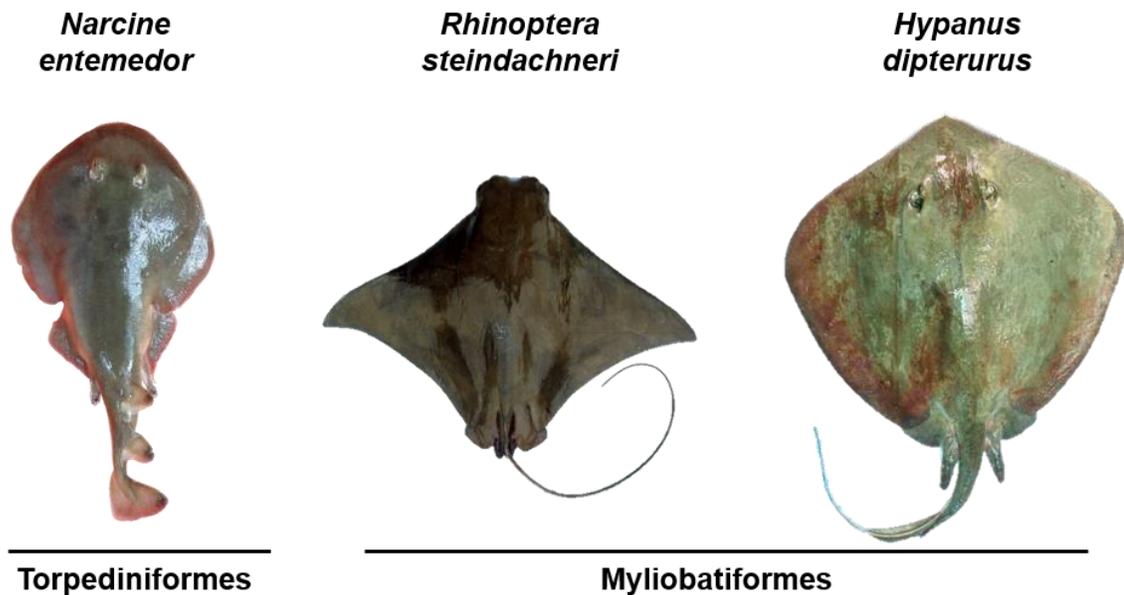


Figura 2. Especies de batoideos en estudio. De izquierda a derecha se presenta *N. entemedor* del orden de los Torpediniformes, seguido de *R. steindachneri* e *H. dipterurus* ambas del orden de los Myliobatiformes.

6.3. Captura de presas potenciales para análisis isotópicos

Dentro de la Bahía de La Paz el 25 de abril del 2018 se realizó una salida de campo, en donde se seleccionaron 13 estaciones para la obtención de las potenciales presas de los depredadores en estudio, diez se realizaron frente a la isla Espíritu Santo y tres frente a las playas de Balandra, que son los sitios de mayor captura de las tres especies de batoideos (Fig. 3). Para esto, se recolectaron por estación tres muestras de la parte superior del sedimento (<20 cm), mediante buceo autónomo en un rango de profundidad que varió de los 7 a 18 metros. En la embarcación estas muestras se tamizaron y se colocaron en agua marina para finalmente ser conservadas en hielo para su traslado al laboratorio, donde se procedió a la separación de los organismos existentes dentro de las muestras de sedimento para su posterior identificación al nivel taxonómico más bajo

posible, con la ayuda del Dr. Marco Antonio Medina López de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS).

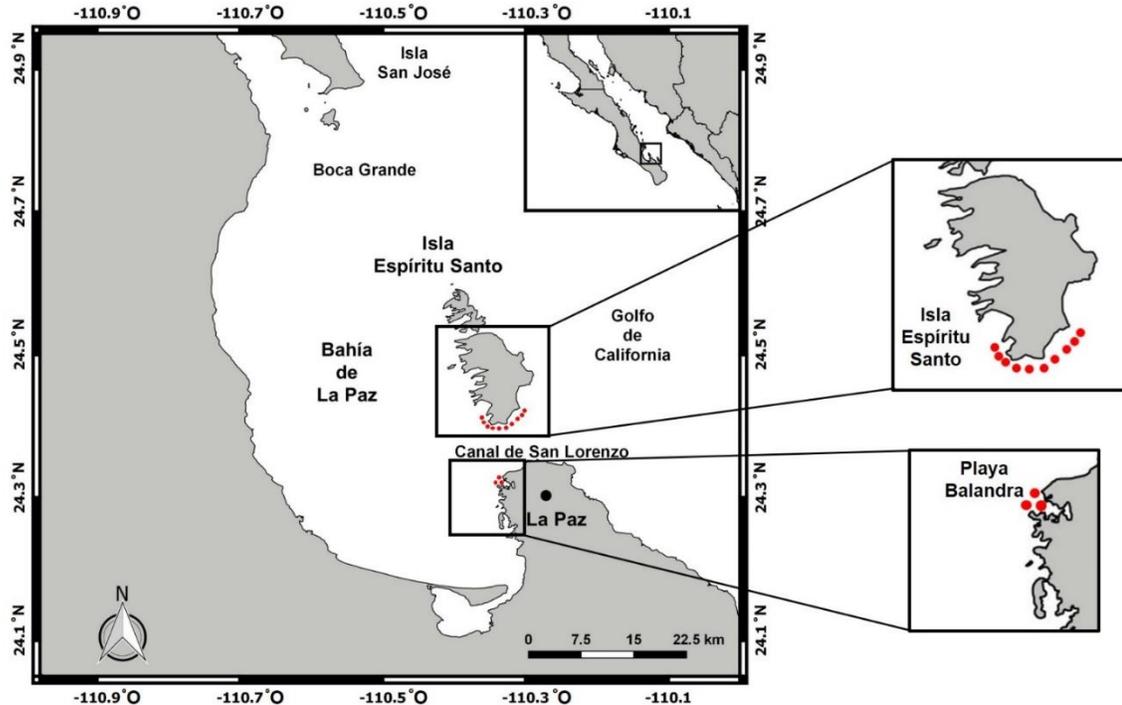


Figura 3. Ubicación geográfica del área de estudio. Los puntos rojos indican las trece estaciones de recolección de las potenciales presas.

6.4. Distribución batimétrica

Para determinar cuál es la profundidad promedio de mayor abundancia para cada especie, se realizó un análisis utilizando los rangos de profundidad en que cada organismo fue capturado (5 a 65 m). Para esto se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov con corrección de Lillieforts y la prueba de Levene, para probar normalidad y homocedasticidad de los datos de las tres especies. Una vez comprobado que los datos presentaban una distribución no paramétrica, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis para detectar diferencias significativas de la distribución batimétrica entre las tres especies y una prueba *post-hoc* de Nemenyi para evidenciar si esta diferencia es constante en la combinación entre cada una de las especies.

6.5. Análisis de contenidos estomacales (ACE)

6.5.1. Base de datos

En el presente estudio se utilizó una base de datos que contenía aspectos de la dieta, edad, crecimiento y reproducción de las tres especies. Esta información fue recopilada y procesada en los proyectos: “Demografía de los batoideos costeros más abundantes en el Pacífico Mexicano Centro – Norte”, Clave: CB2012/180894, “Parámetros poblacionales de la raya tecolote *Rhinoptera steindachneri* en el Golfo de California”, Clave: IPN-SIP/20171069 y “Composición de la dieta y relaciones tróficas de los batoideos más abundantes de la Bahía de La Paz, BCS, México” Clave: IPN-SIP/20181403. A la fecha, los aspectos biológicos de estas tres especies se recopilan en ocho estudios desarrollados en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR; Tabla 1).

Tabla 1. Base de datos con aspectos biológicos de los batoideos en estudio.

Especie	Dieta	Edad y crecimiento	Reproducción
<i>H. dipterurus</i>	Restrepo-Gómez (2016)	Carmona-Sánchez (2017)	¹ Cruz-Escalona (<i>com pers.</i>)
<i>N. entemedor</i>	Cabrera-Meléndez (2017)	Mora-Zamacona (2017)	Burgos-Vázquez <i>et al.</i> , (2017)
<i>R. steindachneri</i>	Ehemann (2017)	Pabón-Aldana (2016)	Burgos-Vázquez <i>et al.</i> , (2018)

¹Datos obtenidos del proyecto: “Demografía de los batoideos costeros más abundantes en el Pacífico Mexicano Centro – Norte”.

De esta manera, de cada estudio mencionado se obtuvieron los criterios para cada factor utilizado, siendo estos, temporada: consolidando los datos de las especies en dos estaciones, invierno (diciembre a mayo) y verano (junio a noviembre), sexos: hembras y machos, estados de madurez sexual: juvenil y adulto y grupos de edades: agrupados en tres categorías: grupo de edad 1 (G.E.1; 0-3 años en *H. dipterurus*; 0-4 años en *N. entemedor* y 0-3 años en *R. steindachneri*), grupo de edad 2 (G.E.2; 4-7 años en *H. dipterurus*; 5-9 años en *N. entemedor* y 4-7 años en *R. steindachneri*) y grupo de edad 3 (G.E.3; 8-15 años en *H. dipterurus*; 10-13 años en *N. entemedor* y 8-10 años en *R. steindachneri*).

En el análisis de contenidos estomacales (ACE) se utilizaron los datos previamente reportados sobre los aspectos tróficos, principalmente la dieta y efectos intraespecíficos de variables temporales, sexuales y ontogénicas. Por el bajo número de individuos con presas en los estómagos, los datos de *R. steindachneri* (Ehemann, 2017) fueron excluidos de esta parte del análisis. De esta manera, se analizaron las relaciones tróficas interespecíficas entre *H. dipterurus* y *N. entemedor*, con especial énfasis en la evaluación fraccionada de características de temporalidad y de biología entre las especies. Estas categorías fueron: temporada (época cálida y época fría), sexo (hembras y machos), estados de madurez sexual (juveniles y adultos) y grupos de edades (1, 2 y 3).

6.5.2. Análisis cuantitativo de la dieta

Dado que estos depredadores consumen diferentes especies de presa, para realizar la evaluación trófica interespecífica, las presas descritas en cada especie fueron reorganizadas en diez grupos de menor resolución taxonómica: anfípodos, bivalvos, camarones, cangrejos, crustáceos, equinodermos, estomatópodos, peces, poliquetos y sipuncúlidos, por lo tanto, nuevamente se estimó el índice de importancia relativa específica de las presas (%PSIRI), el cual utiliza los valores relativos de frecuencia de ocurrencia (%FO), número (%N) y peso (%P) ajustados a abundancia específica de las presas, con transformación a %PN y %PP (Brown *et al.*, 2012). La ecuación utilizada es:

$$\%PSIRI = \frac{\%FO_i \times (\%PN_i + \%PP_i)}{2}$$

Donde: %FO= Proporción de la frecuencia de ocurrencia de la presa *i*, %PN_{*i*}= Proporción del número de presa específica de la presa *i*, %PP_{*i*}= Proporción del peso de presa específica de la presa *i*.

6.5.3. Análisis multivariados

Se empleó estadística multivariada para evaluar la sobreposición de las dietas de *H. dipterurus* y *N. entemedor*, así como del efecto trófico interespecífico por la división en categorías temporales, sexuales, estados de madurez sexual y grupos de edades. Para ello, de acuerdo con el número de muestras disponibles por especie, se procedió a

organizar los estómagos de forma aleatoria en grupos de 5 a 11, obteniendo grupos de tamaño semejante entre las dos especies, dependiendo de las categorías analizadas (Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017). Se utilizaron los datos del porcentaje de peso (%P) de las presas identificadas en cada categoría para calcular la contribución promedio porcentual de peso. De este modo se reduce el número de categorías de presas con valores de cero (i.e. estómagos individuales que contienen sólo una de varias categorías de presa), y así incrementar la efectividad de los análisis multivariados (White *et al.*, 2004; Marshall *et al.*, 2008). Por último, estos datos fueron transformados a raíz cuadrada (apropiado para las proporciones) y se usaron para construir una matriz de similitud con el coeficiente de Bray-Curtis (Platell & Potter, 2001; Amariles *et al.*, 2017).

Posteriormente se aplicó un análisis de ordenación multidimensional no métrico (nMDS), el cual permitió identificar posibles grupos tróficos a partir de la similitud de la dieta de cada individuo, los cuales son visualizados en gráficos de ordenación (Clarke, 1993). Se probaron estadísticamente las diferencias entre las dietas de los depredadores, mediante pruebas de permutación también denominadas análisis de similitudes (ANOSIM). El valor estadístico de R del ANOSIM, determina el grado de similitud entre grupos, representado en un rango de valores que varía de -1 a 1. Donde valores cercanos a 0 no expresan diferencia significativa y valores de -1 a 1 expresan diferencia significativa entre los grupos analizados ($p > 0.05$; Clarke, 1993). El análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) se utilizó para conocer la contribución de los grupos de presas e identificar cuáles de estos contribuyeron más a las diferencias entre la dieta de las especies, evidenciadas en el ANOSIM (Clarke, 1993). Los análisis multivariados fueron aplicados en todas las categorías y en sus respectivos subgrupos, con excepción de los subgrupos de juveniles y de grupo de edad 3 por su reducido tamaño de muestra. Los análisis multivariados se realizaron en el software R con el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2017).

6.6. Análisis de isótopos estables (AIE)

6.6.1. Procesamiento de las muestras

Las muestras de tejido muscular de *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri* se obtuvieron de la región ventral de los organismos, y fueron conservadas en bolsas

plásticas que fueron etiquetadas y mantenidas a temperatura de -20°C . Se liofilizaron las muestras a una temperatura de 60°C , durante 48 horas, para eliminar la humedad. Con la finalidad de determinar el tratamiento óptimo que no altere las señales isotópicas de carbono y nitrógeno, se realizó un diseño experimental con tres organismos de cada especie. De cada organismo se obtuvieron cuatro muestras de tejido muscular, utilizados para probar cuatro tratamientos: 1) Control (sin ningún tipo de extracción), 2) con extracción de lípidos, 3) con extracción de urea y 4) extracción combinada de lípidos y urea. Para determinar las diferencias estadísticas entre el tratamiento control y los demás tratamientos se aplicó pruebas t de Student (Carlisle *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2016; Burgess & Bennett, 2017).

La extracción lipídica en las muestras fue realizada a través de la inmersión de los tejidos musculares en una solución de cloroformo metanol (1:1) por 24 horas, posteriormente fueron secadas en un horno a 60°C por 36 horas (Post *et al.*, 2007; Carlisle *et al.*, 2016). Para la extracción de urea se utilizó agua desionizada en las muestras, previamente colocadas en tubos de ensayo, en donde fueron procesadas en un sonicador por un tiempo de 15 minutos. Este ciclo fue realizado 3 veces y nuevamente se liofilizaron las muestras (Kim & Koch, 2012, Li *et al.*, 2016).

En tanto, por el contenido de carbono inorgánico que presentan los crustáceos y que altera la señal isotópica del $\delta^{13}\text{C}$, estos organismos fueron sometidos a un tratamiento previo, el cual consistió en la inmersión de las muestras en 1N de HCl y luego en agua desionizada para remover el ácido (Beaudoin *et al.*, 2001). Este procedimiento altera la composición isotópica del $\delta^{15}\text{N}$, por lo que solo para este grupo, de cada individuo se analizaron dos muestras para obtener por separado la composición isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Bunn *et al.*, 1995). Todas las muestras de los depredadores y las potenciales presas se liofilizaron por 24 horas, después fueron maceradas, pesadas a 0.5 ± 0.02 mg y almacenadas en cápsulas de estaño. Las muestras se quemaron y se separaron cromatográficamente en un analizador elemental orgánico Thermo Scientific – Flash 2000, enlazado a un espectrómetro de masas con relación isotópica Thermo Scientific – Delta V Advantage, perteneciente al Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) en Ensenada, Baja California, con lo

cual se contó con la supervisión del Dr. José Domingo Carriquiry Beltrán y el Dr. Julio Alberto Villaescusa Celaya. Los valores de los isótopos estables se reportan en notación delta, calculada por la siguiente ecuación:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} = \left[\frac{R_{muestra}}{R_{estandar}} - 1 \right] \times 1000$$

Donde R es $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Al multiplicarse por 1000 los valores son expresados en partes por mil (‰). El estándar para el $\delta^{13}\text{C}$ es el PDB (PeeDee Belemnite) y para el $\delta^{15}\text{N}$ es nitrógeno atmosférico (Fry, 2006).

No se analizaron muestras de tejidos de neonatos, debido al bajo tamaño de muestra y al posible sesgo por la contribución materna a la composición isotópica de estos organismos (Shiffman *et al.*, 2012).

6.6.2. Análisis estadísticos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$

Se evaluó la normalidad y homogeneidad de varianza en los datos de las señales isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ a nivel intra e interespecífico. De esta manera para los datos paramétricos se utilizaron pruebas t de Student, ANOVA y *post-hoc* de Tuckey y para los datos no paramétricos pruebas U de Mann-Whitney, Kruskal-Wallis y *post-hoc* de Nemenyi. Estas pruebas fueron aplicadas para determinar si existen diferencias en las señales isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) con respecto a los factores evaluados anteriormente (temporalidad, sexo, edad y talla) para cada especie y entre especies. Adicionalmente para evaluar las diferencias interespecíficas en la composición isotópica $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, con respecto a la temporada, el sexo, el estado de madurez sexual y los grupos de edades se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG). Los MLGs asumen una relación lineal entre la variable respuesta (señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ o $\delta^{13}\text{C}$) y las variables explicativas (especie, temporada, sexo, estado de madurez sexual y grupos de edades), constituyendo una herramienta más adecuada para los tamaños de muestra desiguales de todas las variables evaluadas, con respecto a los análisis de ANOVA o Kruskal-Wallis (Wood, 2006) Para comprobar cuál fue el mejor modelo explicativo de las variables de respuesta se ajustaron 16 modelos con todas las combinaciones posibles entre las variables predictivas (Tabla 2). La selección del mejor modelo se basó en el mayor valor

del peso ponderado del Criterio de Información de Akaike (AIC; Wood, 2006). Este análisis se realizó en el software estadístico R con el paquete Stats y con la colaboración del Dr. Emigdio Marín Enríquez.

Tabla 2. Modelos lineales generalizados implementados para explicar las variaciones interespecificas del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, según las diferentes categorías evaluadas.

Modelos ajustados	
MLG1	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Especie
MLG2	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Temporada + Especie
MLG3	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Sexo + Especie
MLG4	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Estadio + Especie
MLG5	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Especie
MLG6	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Sexo + Temporada + Especie
MLG7	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Estadio + Temporada + Especie
MLG8	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Temporada + Especie
MLG9	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Estadio + Sexo + Especie
MLG10	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Sexo + Especie
MLG11	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Estadio + Especie
MLG12	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Estadio + Sexo + Temporada + Especie
MLG13	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Sexo + Temporada + Especie
MLG14	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Estadio + Temporada + Especie
MLG15	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Estadio + Sexo + Especie
MLG16	$\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ ~ Grupos de edades + Estadio + Sexo + Temporada + Especie

6.6.3. Amplitud y sobreposición del nicho isotópico

La amplitud del nicho poblacional fue estimada mediante las varianzas de $\delta^{15}\text{N}$, en donde valores inferiores a 1 caracterizan a poblaciones especialistas, mientras que valores superiores a 1 corresponden a poblaciones generalistas (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007).

Para calcular la amplitud del nicho isotópico promedio de las especies y sus respectivos subgrupos se estimó el área estándar de la elipse (AEE), el área estándar de la elipse corregida (AEEc) que anula el sesgo por subestimación a causa de tamaños de muestras pequeñas y el área estándar de la elipse bayesiana (AEEb) que representa una métrica imparcial que exhibe la incertidumbre asociada con la variación de los datos de cada subgrupo. Estas métricas se representan en un gráfico bidimensional que presenta una

región de probabilidad delimitada por un intervalo de confianza del 95% (Jackson *et al.*, 2011). Para explicar la variedad isotópica de los subgrupos se estimó los parámetros del AEEc de excentricidad (E) y Θ (Reid *et al.*, 2016). Donde E muestra la varianza en los ejes x, y, que determina la forma de la elipse, este parámetro varía de 0 a 1, donde valores cercanos a 0 corresponden a datos con una variación similar en ambos ejes y valores cercanos muestran una mayor variación en uno de los ejes. De la misma manera Θ representa el ángulo en radianes comprendida entre el eje de la elipse que contiene la mayor variación y el eje x, con una escala de 0 - 90, donde valores cercanos a 0 tienen mayor dispersión en el eje $\delta^{13}\text{C}$ y valores cercanos a 90= datos con valores cercanos en el eje $\delta^{15}\text{N}$. Todos estos análisis fueron desarrollados en el software estadístico de R con el paquete SIBER (Jackson *et al.*, 2011).

Se utilizó la propuesta de Swanson *et al.* (2015) para determinar la sobreposición de nichos entre los subgrupos $[\Theta\left(\frac{A}{B}\right)]$. En este método se define la región del nicho como una región de probabilidad del 95% en un espacio multivariado. La sobreposición se calcula como la probabilidad de que un individuo de la especie A se encuentre en la región del nicho de la especie B. La distribución y sus respectivos estimativos fueron obtenidos usando el paquete nicheROVER de R (Swanson *et al.*, 2015).

6.6.4. Nivel trófico

El nivel trófico de cada especie y los subgrupos fue estimado mediante la ecuación propuesta por Post (2002):

$$NT = \frac{\lambda + (\delta^{15}N_{depredador} - \delta^{15}N_{base})}{\Delta n}$$

Donde: λ = nivel trófico de la presa (1), $\delta^{15}N_{depredador}$ = promedio de la determinación de $\delta^{15}\text{N}$ para el depredador, $\delta^{15}N_{base}$ = promedio de determinación de $\delta^{15}\text{N}$ para la presa y Δn = valor de enriquecimiento en ^{15}N por nivel trófico. En el presente estudio se utilizó como $\delta^{15}N_{base}$, el valor del material orgánico particulado (MOP), estimado en 9.09 para el Golfo de California (Aurioles *et al.*, 2017). El valor de referencia usado fue de Δn = 3.11‰ (Vanderklift & Ponsard, 2003).

Se utilizaron pruebas no paramétricas de U de Mann-Whitney, Kruskal-Wallis y *post-hoc* de Nemenyi con el fin de conocer si existían diferencias significativas entre los niveles tróficos de las diferentes categorías en cada especie.

6.6.5. Contribución de las principales presas

Las firmas isotópicas obtenidas fueron utilizadas para la construcción de modelos mixtos bayesianos que permitieron estimar la contribución relativa de cada presa en la dieta de los batoideos, relacionando el valor promedio y la desviación estándar de las señales isotópicas de presas y depredadores, así como el fraccionamiento isotópico presente entre ambos (Moore & Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2013), esto fue estimado con el paquete MIXSIAR (Stock & Semmens, 2016) en el software R. Para incrementar el rendimiento de los modelos, los ítems de presas se agruparon en categorías de mayor nivel taxonómico que fueron definidos a través de la interpretación de los resultados obtenidos de los modelos mixtos para cada especie (Layman *et al.*, 2012; Brett, 2014). Para evitar errores en la elección del factor de discriminación trófica, a priori se realizaron análisis exploratorios gráficos en cada especie (Galindo-Arana, 2016), utilizando los valores propuestos por Post (2002), Vanderklift & Ponsard (2003), Hussey *et al.* (2010) y Kim *et al.* (2012). Así como se determinó que los valores reportados por Vanderklift & Ponsard (2003): $\Delta^{13}\text{C} = 1 \pm 0.5\text{‰}$ y $\Delta^{15}\text{N} = 3.11 \pm 0.7\text{‰}$ fueron los que mejor ubicaron a los consumidores dentro del polígono de las presas para cada especie. La información previa de la contribución de las presas en los contenidos estomacales se utilizará como una información previa para el desarrollo de los modelos mixtos bayesianos.

7. RESULTADOS

7.1. Distribución batimétrica

Todos los individuos se recolectaron de profundidades desde 5 hasta 50 m, predominando la captura a 21 m (media= 21.55 ± 10.55); sin embargo, el intervalo donde se agruparon la mayoría de los individuos de las tres especies (108) fue el de 10 metros. Los individuos de *H. dipterurus* se registraron desde 5 hasta 47.5 m de profundidad (media= 22.2 ± 13.71), el 60% fueron recolectados en los primeros 20 m de profundidad. En tanto, los especímenes de *N. entemedor* se recolectaron de 6 a 40 m de profundidad (media= 17.52 ± 9.77), concentrando el 64% de 6 a 15 m de profundidad. Los individuos de *R. steindachneri* fueron encontrados de 7 a 50 m de profundidad (media= 22.94 ± 7.85), en donde el 74% se recolectaron entre 21 y 35 m de profundidad (Fig. 4). Se detectó diferencia significativa entre la distribución batimétrica de las tres especies ($H= 29.608$, $df= 2$, $p < 0.01$; $p < 0.01$, Kruskal Wallis; *post-hoc* de Nemenyi).

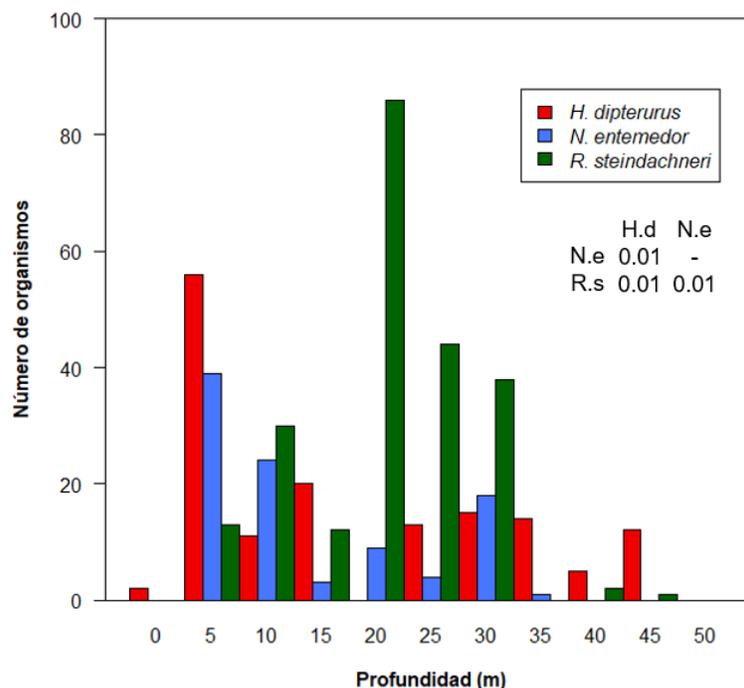


Figura 4. Distribución batimétrica de las tres especies en estudio.

7.2. Análisis de contenido estomacal (ACE)

7.2.1. Estrategia alimentaria

De acuerdo con las categorías alimenticias previamente definidas, *H. dipterurus* mostró el espectro trófico más amplio, consumiendo presas de las diez categorías, siendo dominante la ingesta de bivalvos y estomatópodos (Anexo A). Por su parte, *N. entemedor* consumió ocho de las diez categorías (con excepción de anfípodos y equinodermos), con mayor predominio de sipuncúlidos y poliquetos (Anexo B). Finalmente, *R. steindachneri* se alimenta principalmente de anélidos, crustáceos, moluscos y teleósteos (Anexo C).

La composición de dieta de *H. dipterurus* estuvo conformada principalmente por bivalvos (PSIRI = 44.19%), estomatópodos (PSIRI = 24.65%) y poliquetos (PSIRI = 12.79%) mientras que, para *N. entemedor* la dieta estuvo dominada por sipuncúlidos (PSIRI = 51.45%), poliquetos (PSIRI = 27.88%) y peces (PSIRI = 9.03%; Tabla 3). De la misma manera, se comprobó que estos grupos de presas fueron los de mayor dominancia en los subgrupos evaluados para cada especie (Anexos D-T).

Tabla 3. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas en *H. dipterurus* y *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW = porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	<i>H. dipterurus</i>				<i>N. entemedor</i>			
	%FO	%PN	%PW	%PSIRI	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	60.00	70.34	76.96	44.19	1.60	37.04	32.06	0.55
Estomatópodos	44.39	62.21	48.84	24.65	1.07	75.00	94.72	0.91
Poliquetos	29.27	41.28	46.13	12.79	40.11	71.34	67.67	27.88
Camarones	10.24	89.76	90.25	9.22	14.97	63.26	56.77	8.99
Cangrejos	8.78	79.59	85.69	7.26	2.14	46.03	39.93	0.92
Anfípodos	3.41	22.35	18.13	0.69	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustáceos	1.46	42.56	48.97	0.67	1.07	41.67	9.78	0.28
Sipuncúlidos	0.49	100.00	100.00	0.49	60.96	82.94	85.86	51.45
Peces	0.49	7.14	10.82	0.04	12.83	66.44	74.25	9.03
Equinodermos	0.49	1.34	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

7.2.2. Similitudes tróficas interespecíficas

El análisis general mostró que no existe sobreposición trófica entre las dietas de *H. dipterurus* y *N. entemedor* (Fig. 5a). Esto se corroboró con el ANOSIM, presentando diferencia significativa entre la dieta de las dos especies ($R=0.96$, $p < 0.01$). Los grupos de presa de mayor contribución a la disimilitud de la dieta entre estos depredadores fueron: sipuncúlidos (37.06%), bivalvos (13.32%) y estomatópodos (11.65%) (Tabla 4). Del mismo modo, para casi todas las categorías la tendencia fue similar, evidenciando dos grupos separados con diferencia significativa entre los subgrupos de los factores temporales y biológicos evaluados ($R = > 0.90$); sin embargo, en el subgrupo de los adultos la diferencia significativa se redujo ($R = 0.65$). Los principales grupos causantes de la disimilitud en la dieta de los depredadores entre las categorías fueron: sipuncúlidos, bivalvos, estomatópodos, poliquetos y camarones, los cuales según el subgrupo evaluado presentaron diferentes proporciones de disimilitud trófica (Anexo U – AA).

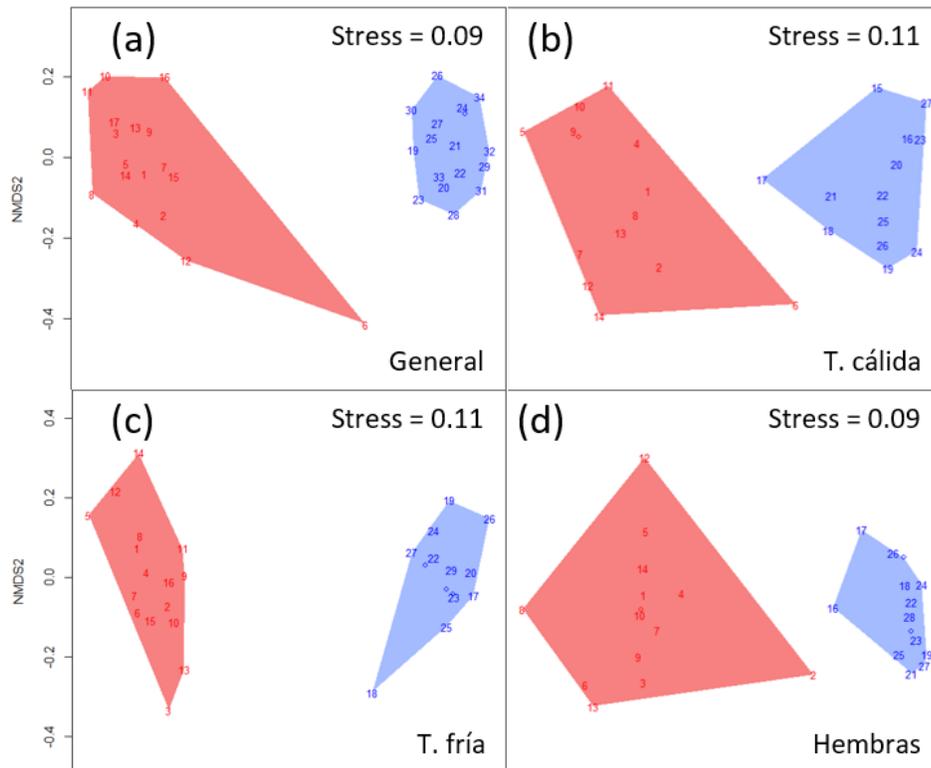


Figura 5. Análisis gráfico nMDS entre a) dietas generales, b-c) temporadas, d-e) sexos, f) estados de madurez sexual, g-h) edades. Las figuras de color rojo representan a *H. dipterurus* y las de color azul a *N. entemedor*.

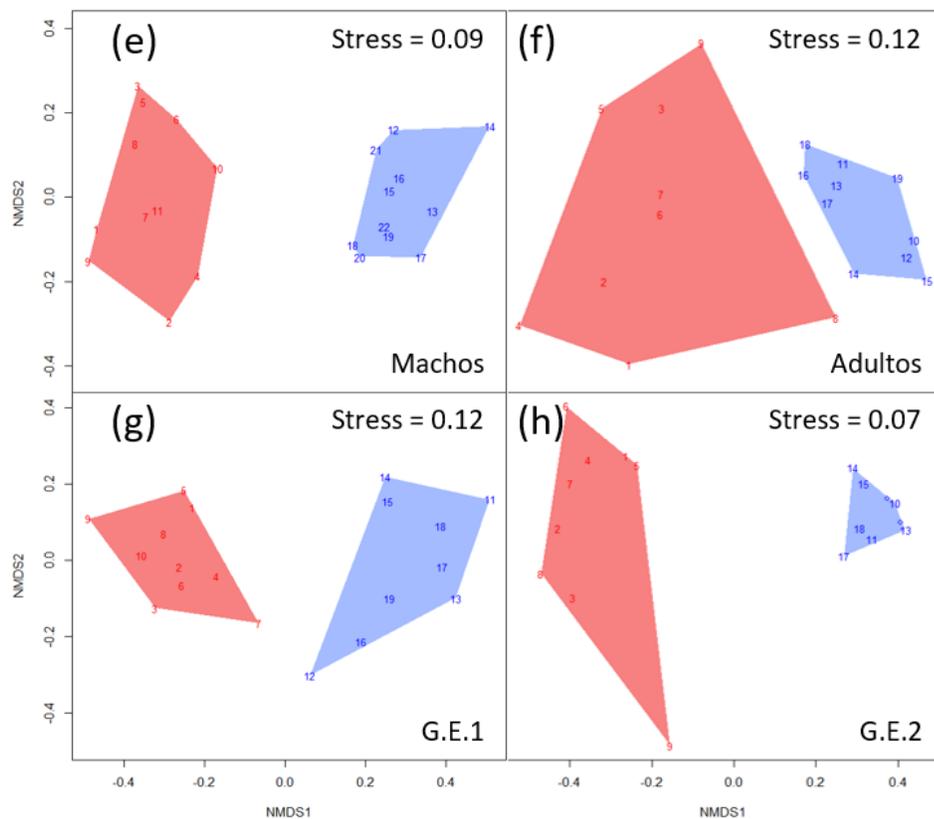


Figura 5. Continuación.

Tabla 4. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz. DP= Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Sipuncúlidos	27.50	37.06	37.06	0.01	0.16
Bivalvos	13.32	17.94	55.00	0.08	0.00
Estomatópodos	8.64	11.65	66.65	0.05	0.00
Poliquetos	7.23	9.75	76.40	0.06	0.07
Peces	6.22	8.37	84.77	0.00	0.03
Camarones	6.03	8.13	92.90	0.04	0.03
Cangrejos	4.18	5.64	98.54	0.03	0.01
Crustáceos	0.81	1.09	99.63	0.00	0.00
Anfípodos	0.26	0.35	99.98	0.00	0.00
Equinodermos	0.02	0.02	100.00	0.00	0.00

7.3. Análisis de isótopos estables (AIE)

7.3.1. Efectos de la extracción de lípidos y urea

En las tres especies se observó que el tratamiento de extracción de lípidos no altera la relación C:N, ni torna más negativo el $\delta^{13}\text{C}$, ya que no se observa diferencia significativa entre este tratamiento y el tratamiento de control de cada especie (t -test, $p > 0.05$). De la misma manera, en la comparación de las muestras de extracción de urea y las de control no se evidencia un cambio significativo en la relación C:N y no cambia positivamente el $\delta^{15}\text{N}$ (t -test, $p > 0.05$). Ni siquiera se observó diferencia significativa en la combinación de las extracciones de lípidos y urea versus el tratamiento de control (t -test, $p > 0.05$) y versus el tratamiento de extracción de urea (t -test, $p > 0.05$). Solo en *H. dipterurus* y *N. entemedor* la relación C:N de los tres tratamientos con extracción si presentó diferencias significativas con respecto al tratamiento de control (t -test, $p < 0.05$), no obstante, la proporción de los isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ no se ve afectada (Tabla 5). En el presente estudio el tratamiento utilizado para la obtención de la composición isotópica de las tres especies fue el de extracción de urea.

Tabla 5. Resultados de los valores de los cuatro tratamientos evaluados. C= control, EL= Extracción de lípidos, EU= Extracción de urea, ELU= Extracción de lípidos y urea, * =diferencia significativa versus tratamiento de control.

Especie	Tratamiento	n	Talla	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C:N
<i>H. dipterurus</i>	C	3	53 - 73 cm LT	-12.43 ± 2.40	16.25 ± 1.80	2.79 ± 0.09
	EL			-12.52 ± 2.32	15.28 ± 1.79	3.02 ± 0.17 *
	EU			-13.06 ± 2.72	16.80 ± 2.27	3.24 ± 0.04 *
	ELU			-12.44 ± 1.93	16.59 ± 1.66	3.10 ± 0.03 *
<i>N. entemedor</i>	C	3	50 - 72 cm AD	-11.09 ± 0.67	16.50 ± 0.85	2.85 ± 0.06
	EL			-10.99 ± 0.90	16.95 ± 0.71	3.02 ± 0.02 *
	EU			-11.62 ± 1.06	17.41 ± 0.65	3.26 ± 0.08 *
	ELU			-11.21 ± 0.89	17.41 ± 0.66	3.09 ± 0.02 *
<i>R. steindachneri</i>	C	3	44 - 70 cm AD	-14.91 ± 1.85	14.90 ± 1.05	2.99 ± 0.17
	EL			-14.80 ± 1.71	14.59 ± 1.05	3.05 ± 0.02
	EU			-15.34 ± 1.96	15.42 ± 1.00	3.19 ± 0.06
	ELU			-16.18 ± 0.37	15.46 ± 0.83	3.09 ± 0.04

7.3.2. Relaciones intraespecíficas

La composición isotópica en $\delta^{13}\text{C}$ mostró que *H. dipterurus* y *N. entemedor* son especies con promedios isotópicos característicos de zonas costeras, contrario a lo observado en *R. steindachneri* con señales isotópicas más enriquecidas propias de ambientes más alejados de la costa. En tanto, la composición isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ identifican a *N. entemedor* y *R. steindachneri* como especies especialistas, mientras que *H. dipterurus* por una varianza isotópica mayor a 1 se identificó como una especie generalista. En las tres especies se observó enriquecimiento del $\delta^{15}\text{N}$ en la temporada cálida, enriquecimiento del $\delta^{13}\text{C}$ en la temporada fría y un cambio de las señales isotópicas similar por efectos del desarrollo ontogénico, evidenciando valores más enriquecidos del $\delta^{15}\text{N}$ en organismos maduros y de mayor edad (con excepción del grupo de edad 3 de *N. entemedor*). Entre los subgrupos de cada especie, los valores promedios de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en su mayoría estuvieron cercanos entre sí (Tabla 6).

Tabla 6. Valores de la composición isotópica intraespecífica de carbono y nitrógeno de *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri* por categorías. Los valores corresponden al promedio y desviación estándar del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, así como la varianza del $\delta^{15}\text{N}$.

Especie/ Subgrupo	<i>H. dipterurus</i>			<i>N. entemedor</i>			<i>R. steindachneri</i>		
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	σ^2	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	σ^2	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	σ^2
General	-13.98 ± 2.06	15.85 ± 1.75	3.06	-12.35 ± 1.09	17.94 ± 0.81	0.66	-15.90 ± 0.94	15.99 ± 0.82	0.67
Cálida	-14.26 ± 2.04	16.25 ± 1.61	2.60	-12.43 ± 1.14	18.05 ± 0.81	0.65	-15.94 ± 0.94	16.02 ± 0.79	0.63
Fría	-12.84 ± 1.44	14.46 ± 1.52	2.30	-12.06 ± 0.85	17.55 ± 0.73	0.53	-15.45 ± 0.24	15.29 ± 0.69	1.60
Hembras	-13.65 ± 2.10	15.61 ± 1.83	3.35	-12.32 ± 1.01	17.95 ± 0.80	0.64	-16.04 ± 0.95	16.06 ± 0.66	0.44
Machos	-14.37 ± 1.62	16.14 ± 1.63	2.66	-12.49 ± 1.41	17.91 ± 0.89	0.79	-15.84 ± 0.93	15.94 ± 0.91	0.85
Juveniles	-13.64 ± 1.95	15.37 ± 1.62	2.61	-12.37 ± 0.98	17.46 ± 0.65	0.66	-16.08 ± 0.97	15.97 ± 0.84	0.71
Adultos	-14.40 ± 2.14	16.45 ± 1.75	3.07	-12.39 ± 1.48	18.07 ± 1.17	0.43	-15.64 ± 0.85	16.03 ± 0.79	0.62
G.E.1	-13.64 ± 1.31	15.15 ± 1.69	2.85	-12.26 ± 0.83	17.85 ± 0.69	0.47	-15.86 ± 0.93	15.90 ± 0.82	0.67
G.E.2	-14.81 ± 1.31	16.53 ± 1.50	2.25	-12.36 ± 1.16	17.98 ± 0.89	0.79	-16.07 ± 1.03	16.50 ± 0.57	0.32
G.E.3	-14.16 ± 2.30	17.07 ± 1.48	2.18	-11.00 ± 0.45	17.63 ± 0.44	0.20	-	-	-

En las especies del presente estudio no se observó diferencias significativas del $\delta^{13}\text{C}$ entre los subgrupos de sexos (Fig. 6b, 6f y 6j) y entre los grupos de edad (Fig. 6d, 6h y 6l), mostrando que estos subgrupos no varían en fuentes de carbono. Por otro lado, los resultados de las temporadas (Fig. 6a, 6e y 6i) y los estados de madurez sexual (Fig. 6c, 6g y 6k) difieren entre las especies, en donde, la única diferencia significativa entre temporadas se observó en *H. dipterurus*, mientras que, *N. entemedor* fue la única especie en donde no se encontró diferencias significativas entre estados de madurez sexual.

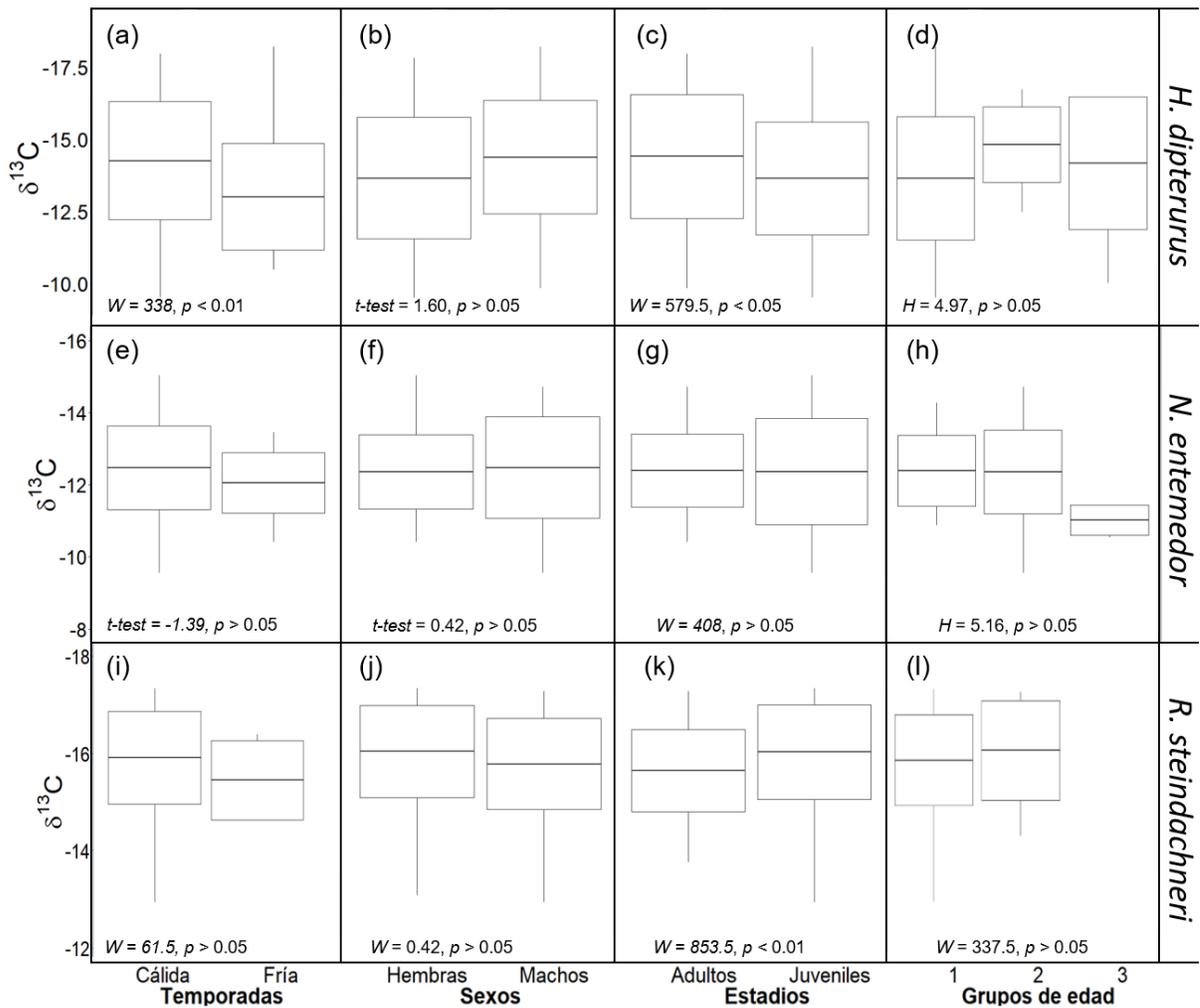


Figura 6. Variación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de cada subgrupo de *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri* con su respectiva prueba estadística. —= promedio, □= \pm desviación estándar, I= mínimos y máximos.

En tanto, en el $\delta^{15}\text{N}$ los resultados de las especies son análogos solo entre hembras y machos (Fig. 7b, 7f y 7j), mostrando el mismo comportamiento del $\delta^{13}\text{C}$, como muestra de que ambos sexos presentan una contribución de fuentes tróficas similares. Con excepción de *R. steindachneri* (Fig. 7i), las temporadas difieren en la composición isotópica del nitrógeno (Fig. 7a y 7e). Los resultados en estados de madurez sexual y grupos de edades muestran un cambio significativo de fuentes alimenticias en *H. dipterurus* (Fig. 7c y 7d), ausente en *N. entemedor* (Fig. 7g y 7h) y presente solo en los grupos de edad de *R. steindachneri* (Fig. 7k y 7l).

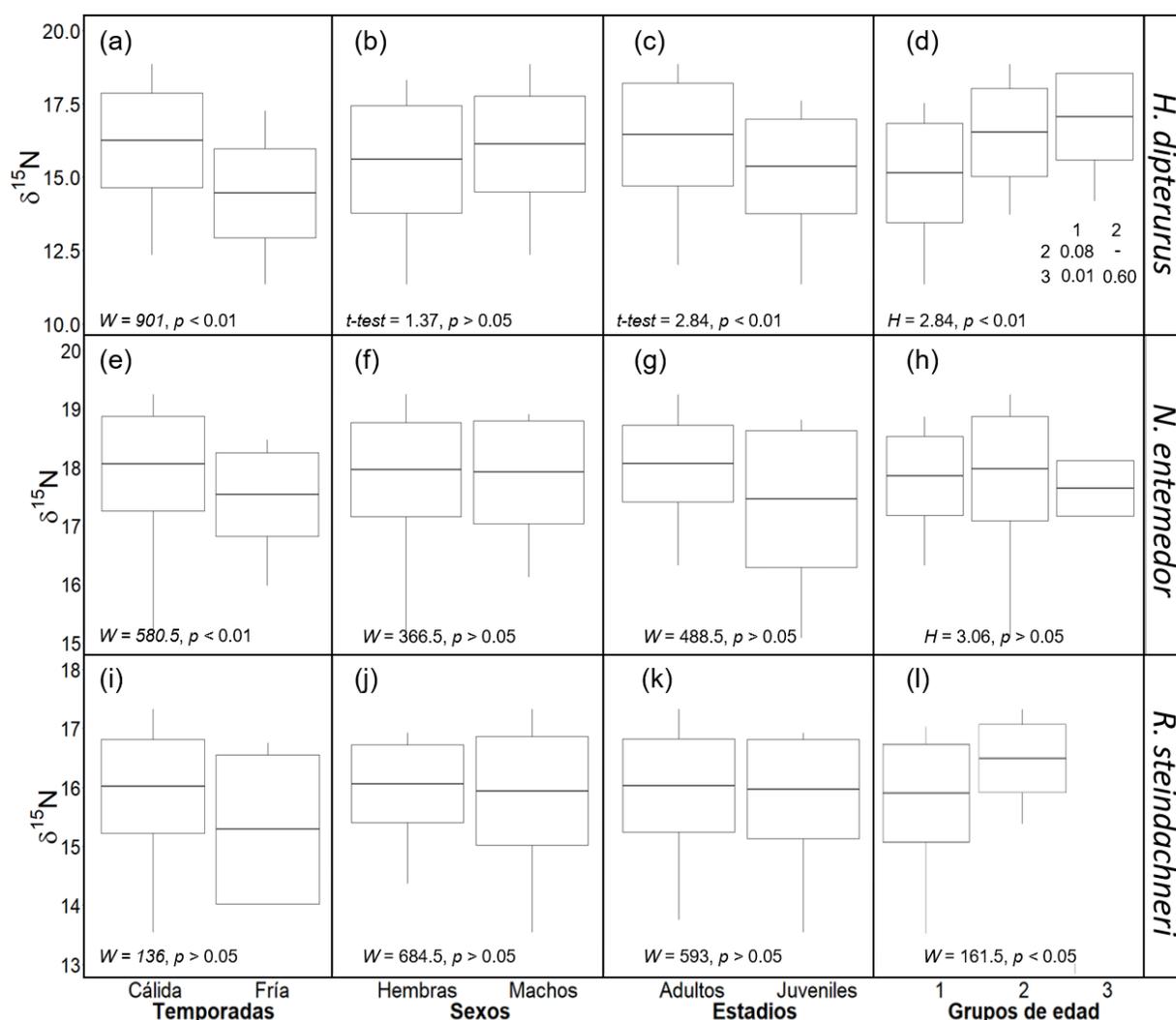


Figura 7. Variación isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ de cada subgrupo de *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri* con su respectiva prueba estadística. —= promedio, □= \pm desviación estándar, | = mínimos y máximos.

El tamaño del nicho isotópico (AEEc) en *H. dipterurus* y en *R. steindachneri* mostró valores similares entre los subgrupos con excepción de la categoría de los grupos de edades, mientras que en *N. entemedor* los valores del tamaño del nicho isotópico (AEEc) entre los subgrupos mostraron resultados heterogéneos (Fig. 8-10; Tabla 7). La variabilidad del nicho isotópico en todos los subgrupos de las tres especies estuvo explicada por una mayor influencia del eje $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 7).

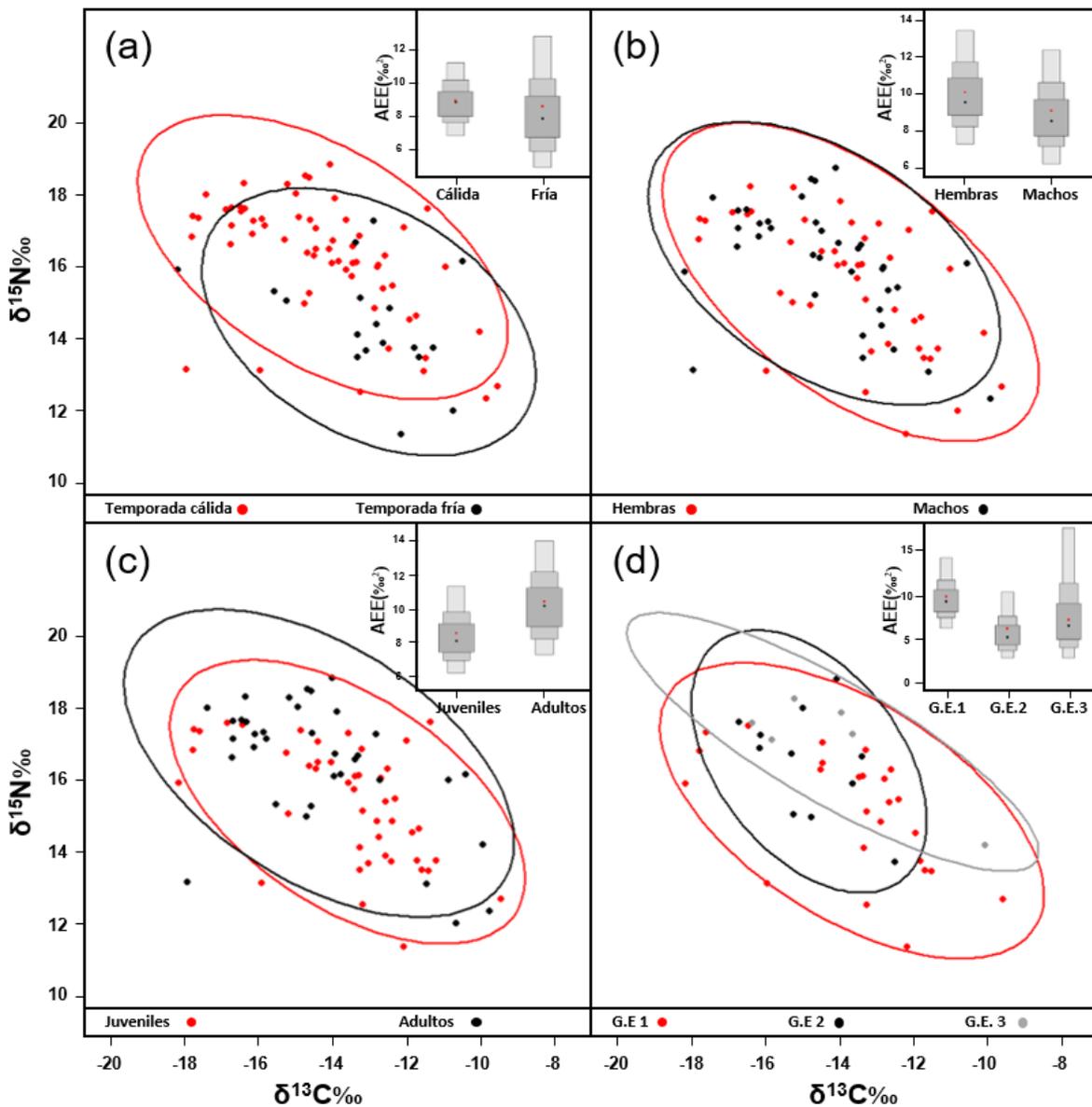


Figura 8. Representación del nicho isotópico de cada categoría de *H. dipterurus*. En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del AEE con su respectiva media (▪) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y la media correspondiente del AEEc (▪).

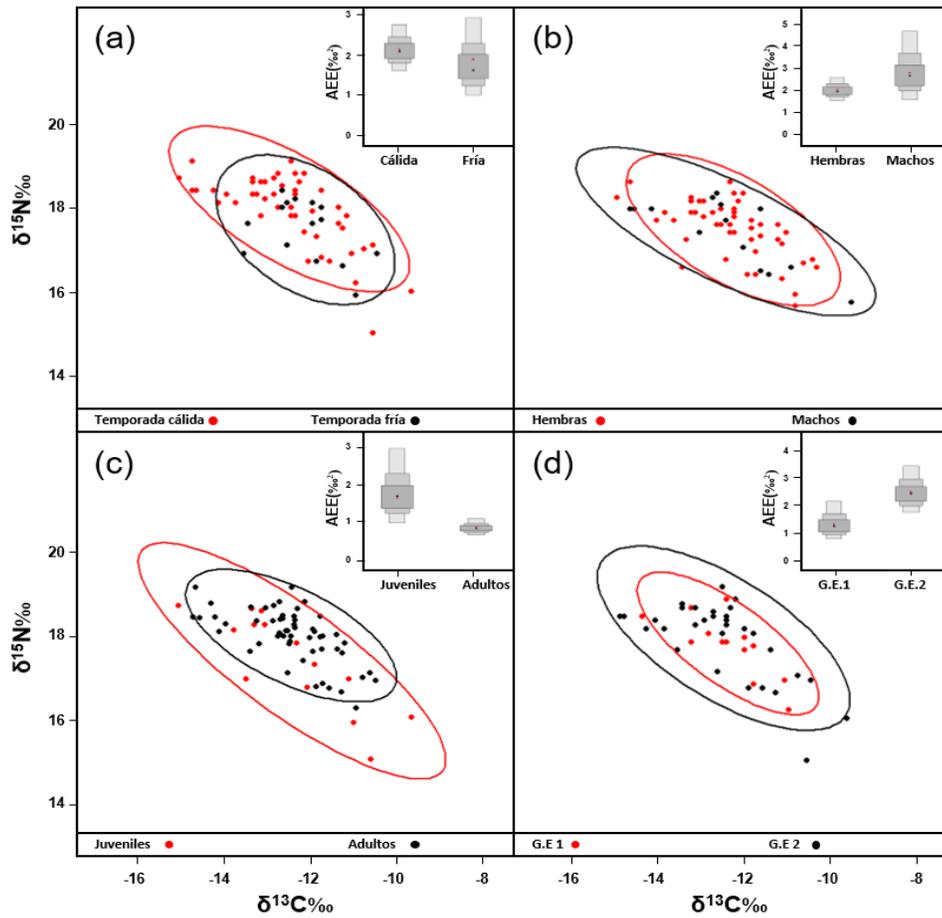


Figura 9. Representación del nicho isotópico de cada categoría de *N. entemedor*. En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del AEE con su respectiva media (■) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y la media correspondiente del AEEc (■).

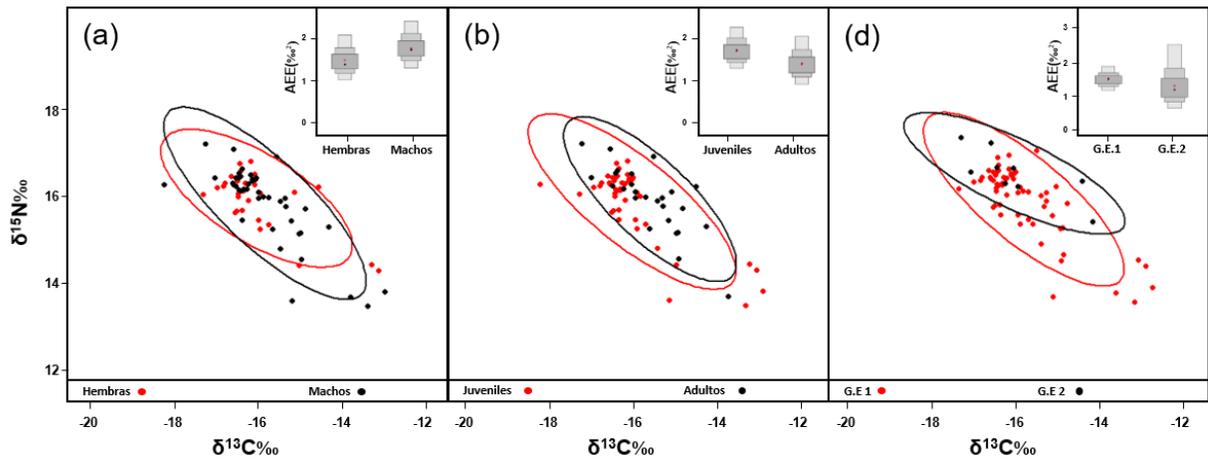


Figura 10. Representación del nicho isotópico de cada categoría de *R. steindachneri*. En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del AEE con su respectiva media (■) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y la media correspondiente del AEEc (■).

Tabla 7. Estimación de la región del nicho isotópico para cada especie con su respectivo subgrupo. Presentando el n por cada subgrupo, AEE = Área estándar de la elipse, AEEc= área estándar de la elipse corregida, AEEb= Área estándar de la elipse bayesiana, IC= intervalos de confianza del 95% del AEEb y los parámetros de AEEc: E = excentricidad y Θ = ángulo en radianes.

Especie/subgrupo	n	AEE	AEEc	AEEb	IC 95%	E	Θ
<i>H. dipterurus</i>	81	9.47	9.59	9.33	7.66-11.79	0.85	-0.64
T. cálida	63	8.79	8.94	8.79	6.82-11.18	0.85	-0.57
T. fría	18	8.09	8.60	7.94	4.76-12.70	0.78	-0.55
Hembras	44	9.86	10.09	9.60	7.27-13.37	0.86	-0.67
Machos	37	8.84	9.09	8.65	6.13-12.35	0.82	-0.60
Juveniles	36	8.34	8.53	8.17	6.17-11.26	0.84	-0.60
Adultos	45	10.11	10.40	10.13	7.14-13.90	0.85	-0.62
G.E.1	25	9.34	9.74	9.24	6.13-14.01	0.87	-0.59
G.E.2	11	5.53	6.14	5.31	2.73-10.19	0.80	-0.94
G.E.3	6	5.70	7.12	7.01	2.03-17.37	0.97	-0.54
<i>N. entemedor</i>	69	2.10	2.13	2.10	1.65-2.70	0.91	-0.57
T. cálida	54	2.09	2.13	2.09	1.61-2.75	0.92	-0.55
T. fría	15	1.75	1.89	1.66	0.99-2.91	0.79	-0.61
Hembras	55	1.97	2.00	1.96	1.51-2.56	0.89	-0.61
Machos	14	2.57	2.78	2.64	1.51-4.68	0.95	-0.50
Juveniles	14	2.98	3.23	3.31	1.78-5.79	0.96	-0.65
Adultos	55	1.62	1.65	1.62	1.23-2.12	0.91	-0.47
G.E.1	15	1.21	1.30	1.21	0.75-2.13	0.93	-0.66
G.E.2	34	2.41	2.49	2.41	1.70-3.42	0.91	-0.59
<i>R. steindachneri</i>	74	1.63	1.65	1.65	1.30-2.60	0.93	-0.67
Hembras	31	1.43	1.48	1.40	1.08-2.07	0.92	-0.54
Machos	43	1.72	1.76	1.74	1.29-2.40	0.95	-0.73
Juveniles	48	1.64	1.68	1.67	1.26-2.23	0.94	-0.67
Adultos	26	1.32	1.37	1.37	0.89-2.01	0.94	-0.74
G.E.1	65	1.46	1.48	1.51	1.16-1.88	0.94	-0.70
G.E.2	9	1.14	1.30	1.19	0.62-2.53	0.96	-0.45

La probabilidad de sobreposición entre los subgrupos de cada especie, excluyendo a los grupos de edad 3 de *H. dipterurus* y *N. entemedor* y a la temporada fría de *R. steindachneri* mostraron estimaciones promedio que oscilaron desde 59.64% hasta 98.29% (Tabla 8).

Tabla 8. Estimaciones de los valores medios e intervalos de confianza al 95% para cuantificar la probabilidad de superposición del nicho isotópico entre cada subgrupo de las tres especies.

Comparación de sobreposición	<i>H. dipterurus</i>			<i>N. entemedor</i>			<i>R. steindachneri</i>		
	2.5%	Media	97.5%	2.5%	Media	97.5%	2.5%	Media	97.5%
T. cálida en t. fría	56	77.89	94	74	90.23	99	31	85.69	99
T. fría en t. cálida	49	69.24	91	61	78.7	93	6	17.60	30
Hembras en machos	88	96.28	100	67	84.6	97	72	85.08	96
Machos en hembras	71	84.02	95	79	91.66	99	82	92.67	99
Juveniles en adultos	72	85.85	96	69	88.47	99	78	90.68	98
Adultos en juveniles	76	89.39	98	41	64.42	84	63	78.99	93
G.E.1 en G.E.2	50	70.13	88	51	80.89	89	63	86.12	98
G.E.1 en G.E.3	3	65.38	100	4	66.55	100	-	-	-
G.E.2 en G.E.1	91	98.29	100	91	97.99	100	38	59.64	87
G.E.2 en G.E.3	79	97.90	100	78	97.69	100	-	-	-
G.E.3 en G.E.1	1	6.71	21	1	6.81	24	-	-	-
G.E.3 en G.E.2	21	8.45	22	2	8.47	24	-	-	-

Los modelos mixtos bayesianos se construyeron a partir de siete grupos (*H. dipterurus* y *N. entemedor*) y ocho grupos de invertebrados (*R. steindachneri*), que difirieron entre especies (Anexos AB-AD). Estos grupos fueron conformados con base en las diferencias en las firmas isotópicas. Los grupos con señales isotópicas similares fueron integrados en un solo grupo (e.g. anfípodos + cangrejos).

Los resultados de los modelos mixtos bayesianos mostraron que los sipuncúlidos fueron el grupo de invertebrados de mayor contribución a la dieta general de *H. dipterurus* (34%), seguido de camarones (17%), poliquetos de la familia Onuphidae (14%) y por el grupo combinado de anfípodos y cangrejos (14%; Tabla 9 y Fig. 11). La dominancia de estos cuatro grupos fue relativamente constante entre las categorías, en donde, los sipuncúlidos figuraron como el grupo que más aportó a la dieta en todas las categorías evaluadas, con la excepción del subgrupo de la temporada fría donde dominaron los camarones (26%) y el grupo de edad 3 con dominancia de poliquetos de la familia Onuphidae (20%; Tabla 9).

Tabla 9. Proporción media de la contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de *H. dipterurus* por categorías. Los valores resaltados representan al grupo de presas de mayor aporte a la dieta de la especie.

Presas	General	Temporada		Sexo		Estadio		Grupo de edad		
		C	F	H	M	J	A	1	2	3
Sipuncúlidos	0.34	0.26	0.23	0.34	0.26	0.32	0.22	0.29	0.19	0.15
Camarones	0.17	0.14	0.36	0.19	0.14	0.26	0.14	0.25	0.15	0.16
Onuphidae (Pol)	0.14	0.17	0.16	0.15	0.16	0.14	0.17	0.13	0.14	0.20
Anf+Can	0.14	0.14	0.09	0.12	0.15	0.12	0.13	0.13	0.14	0.10
Bivalvos	0.08	0.12	0.06	0.08	0.12	0.06	0.11	0.08	0.12	0.10
Poliquetos	0.07	0.10	0.07	0.07	0.11	0.06	0.14	0.07	0.15	0.18
Estomatópodos	0.05	0.07	0.04	0.05	0.07	0.04	0.09	0.05	0.12	0.13

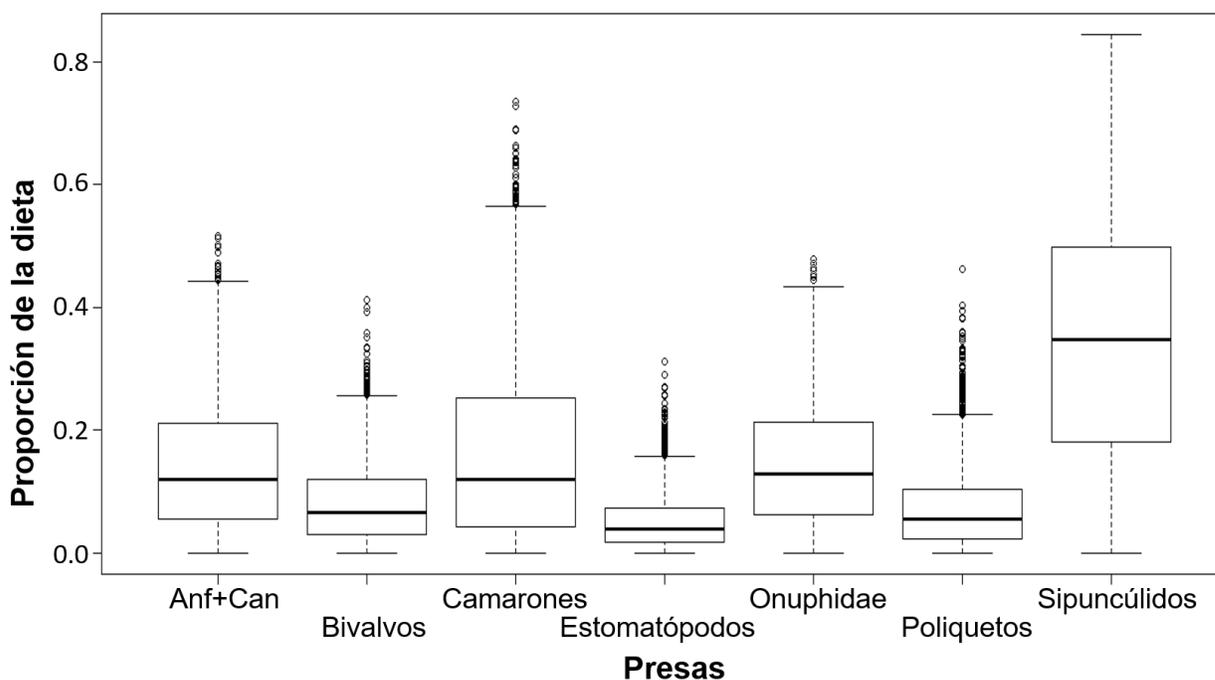


Figura 11. Contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de *H. dipterurus*, mediante el modelo mixto bayesiano. Las áreas de las cajas representan el 95% (caja central), 75% y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.

Los grupos principales de contribución a la dieta general de *N. entemedor* fueron tres familias de poliquetos: Onuphidae (22%), Polynoidae (22%) y Gliceridae (16%), repitiéndose el mismo orden de importancia de los grupos de presas en todas las categorías evaluadas, pero con diferentes proporciones de contribución (Tabla 10 y Fig. 12). La familia Onuphidae predominó en todos los subgrupos con la excepción de los

subgrupos de temporada cálida y adultos, donde la contribución principal fue dada por la familia Polynoidae (Tabla 10).

Tabla 10. Proporción media de la contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de *N. entemedor* por categorías. Los valores resaltados representan al grupo de presas de mayor aporte a la dieta de la especie.

Presas	General	Temporada		Sexo		Estadio		Grupo de edad		
		C	F	H	M	J	A	1	2	3
Onuphidae	0.22	0.21	0.28	0.23	0.20	0.23	0.22	0.22	0.23	0.26
Polynoidae	0.22	0.25	0.15	0.23	0.20	0.15	0.24	0.19	0.22	0.13
Glyceridae	0.16	0.15	0.16	0.15	0.18	0.17	0.15	0.18	0.16	0.15
Oeonidae	0.14	0.14	0.14	0.13	0.14	0.15	0.14	0.14	0.13	0.14
Camarones	0.13	0.14	0.10	0.13	0.13	0.12	0.15	0.13	0.13	0.11
Nereidae	0.06	0.06	0.08	0.07	0.08	0.09	0.06	0.07	0.06	0.10
Sipuncúlidos	0.06	0.06	0.09	0.07	0.08	0.10	0.06	0.07	0.07	0.12

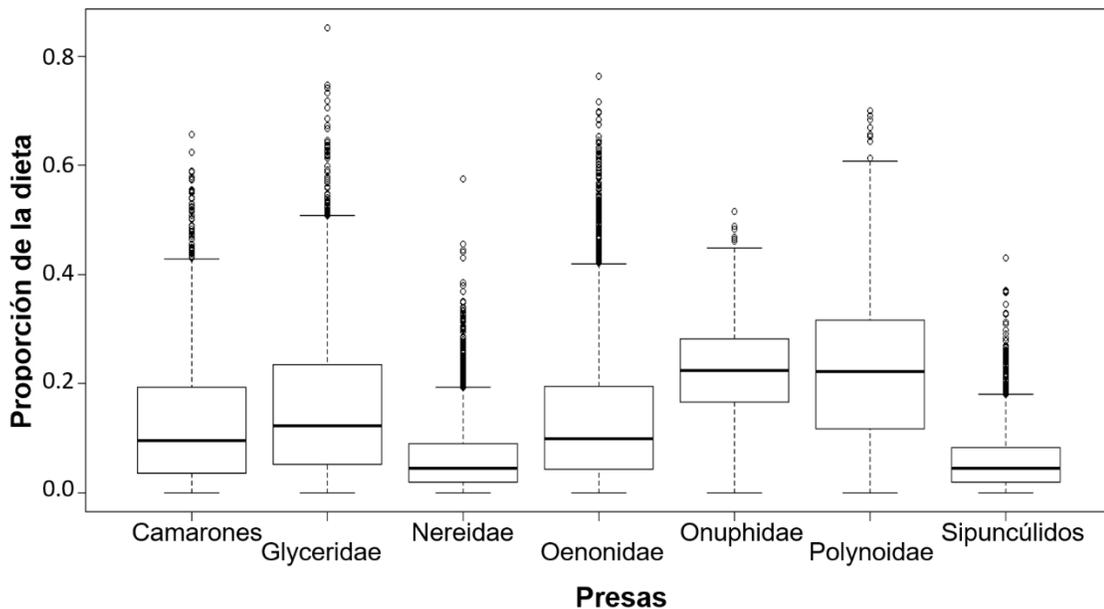


Figura 12. Contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de *N. entemedor*, mediante el modelo mixto bayesiano. Las áreas de las cajas representan el 95% (caja central), 75% y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.

Los principales grupos de presas de mayor contribución a la dieta general de *R. steindachneri* fueron los isópodos (18%), bivalvos (17%) y el grupo de los anfípodos y cangrejos (17%; Tabla 11 y Fig. 13). Estos grupos fueron los de mayor dominancia en

todos los subgrupos evaluados, con excepción del grupo de edad 2, en donde los camarones fueron el grupo de presas de tercer orden (13%). El grupo de presas de mayor aporte en la dieta varió entre los subgrupos, con dominancia de isópodos (5 subgrupos), bivalvos (2 subgrupos) y Anf+Can (2 grupos); no obstante, se observó que las diferencias entre los tres primeros grupos de presas para cada categoría fueron mínimas (Tabla 11).

Tabla 11. Proporción media de la contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de *R. steindachneri* por categorías. Los valores resaltados representan al grupo de presas de mayor aporte a la dieta de la especie.

Presas	General	Temporada		Sexo		Estadio		Grupo de edad	
		C	F	H	M	J	A	1	2
Isópodos	0.18	0.17	0.17	0.16	0.18	0.17	0.18	0.19	0.12
Bivalvos	0.17	0.18	0.15	0.17	0.17	0.18	0.15	0.17	0.15
Anf+Can	0.17	0.17	0.14	0.18	0.17	0.18	0.16	0.17	0.17
Sipuncúlidos	0.12	0.11	0.13	0.11	0.11	0.10	0.12	0.12	0.09
Neridae (Pol)	0.11	0.11	0.12	0.11	0.11	0.11	0.11	0.10	0.11
Camarones	0.11	0.11	0.11	0.12	0.11	0.11	0.10	0.11	0.13
Poliquetos	0.08	0.09	0.10	0.08	0.09	0.08	0.09	0.08	0.12
Gasterópodos	0.07	0.08	0.09	0.08	0.07	0.07	0.08	0.07	0.10

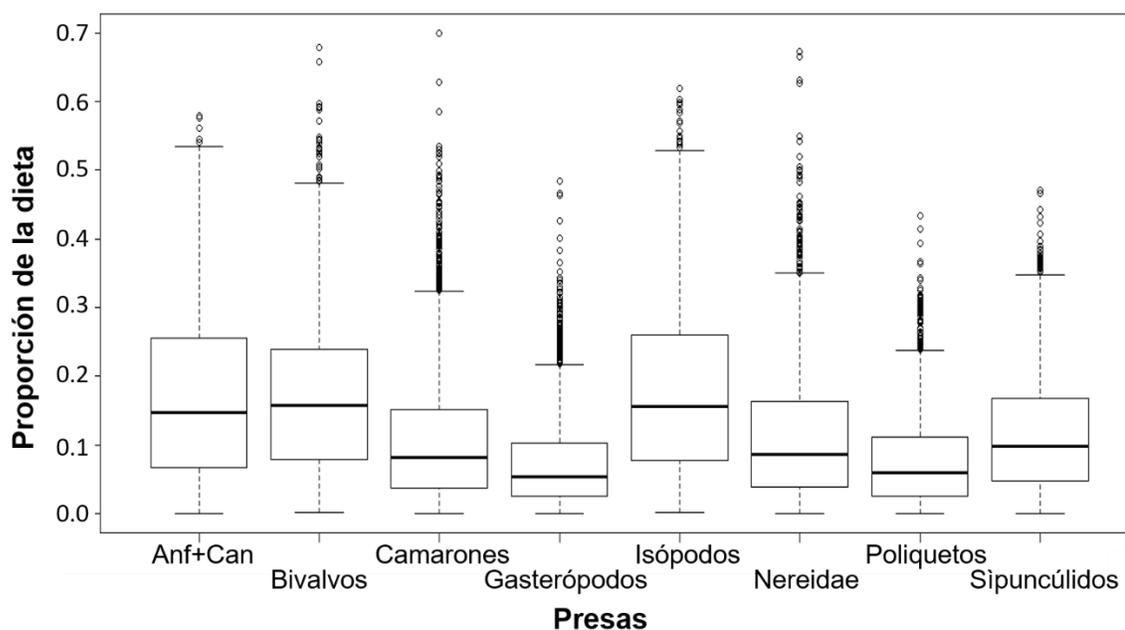


Figura 13. Contribución de los potenciales grupos de presas en la dieta de *R. steindachneri*, mediante el modelo mixto bayesiano. Las áreas de las cajas representan el 95% (caja central), 75% y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.

El nivel trófico estimado para las especies fue de 3.17 en *H. dipterurus*, 3.85 en *N. entemedor* y de 3.22 en *R. steindachneri*. Diferencias significativas de los niveles tróficos entre subgrupos fueron observados entre temporadas ($W= 900$, $p < 0.01$) y entre los grupos de edad 1 y 3 ($H= 9.75$, $df= 2$, $p < 0.01$; $p < 0.01$, Kruskal Wallis; *post-hoc* de Nemenyi) en *H. dipterurus*, entre temporadas ($W= 590$, $p < 0.01$) en *N. entemedor* y entre los grupos de edad 1 y 2 ($W= 160$, $p < 0.05$) en *R. steindachneri* (Tabla 12).

Tabla 12. Nivel trófico estimado para las tres especies de batoideos, mediante ACE y AIE. Los valores de ACE para *H. dipterurus* y *N. entemedor* fueron obtenidos de Restrepo-Gómez, 2016 y Cabrera-Meléndez, 2017, respectivamente. El símbolo (*) indica diferencias significativas entre subgrupos ($p < 0.05$).

Categoría	Subgrupo	<i>H. dipterurus</i>		<i>N. entemedor</i>		<i>R. steindachneri</i>	
		ACE	AIE	ACE	AIE	ACE	AIE
General		3.73	3.17	3.86	3.85	-	3.22
Temporada	Cálida	-	3.30*	3.88	3.88*	-	3.23
	Fría	-	2.73*	3.85	3.72*	-	2.89
Sexo	Hembras	3.74	3.10	3.87	3.85	-	3.24
	Machos	3.68	3.27	3.81	3.84	-	3.20
Estadio	Juveniles	3.75	3.02*	3.81	3.69	-	3.21
	Adultos	3.62	3.37*	3.88	3.89	-	3.23
Grupo de edad	1	-	2.95*	3.79	3.82	-	3.19*
	2	-	3.39	3.87	3.86	-	3.38*
	3	-	3.57*	3.87	3.75	-	-

7.3.3. Relaciones interespecíficas

La composición isotópica entre las tres especies osciló de 11.34 a 19.20‰ en $\delta^{15}\text{N}$ y de -18.19 a -9.52‰ en $\delta^{13}\text{C}$, *H. dipterurus* fue la especie con las firmas isotópicas más amplias tanto en nitrógeno como en carbono ($\delta^{13}\text{C} = -18.19$ a -9.52 ; $\delta^{15}\text{N} = 11.34$ a 18.85), mientras que los intervalos más estrechos estuvieron compartidos por *R. steindachneri* en nitrógeno ($\delta^{13}\text{C} = -17.34$ a -12.94 ; $\delta^{15}\text{N} = 13.54$ a 17.33) y *N. entemedor* en carbono ($\delta^{13}\text{C} = -15.00$ a -9.60 ; $\delta^{15}\text{N} = 15.10$ a 19.20).

En la evaluación del $\delta^{15}\text{N}$ entre las especies, se observó que en las categorías no se presentaron diferencias significativas entre *H. dipterurus* y *R. steindachneri*, resultados opuestos a la comparación entre *N. entemedor* y *R. steindachneri* donde sí se

presentaron diferencias significativas (Fig. 14a-14i). La misma condición se presentó entre *H. dipterurus* y *N. entemedor* a excepción del grupo de edad 3, en el que no se evidenciaron diferencias significativas (Fig. 14j). Por otro lado, en el $\delta^{13}\text{C}$ las tres especies presentaron señales isotópicas significativamente diferentes de manera general y en cuatro subgrupos (temperatura cálida, hembras, machos y adultos) (Fig. 14l, 14n, 14ñ y 14p), mientras que en las combinaciones se presentaron diferencias significativas entre *N. entemedor* y *R. steindachneri* en todas las categorías, casi similar a lo observado entre *H. dipterurus* y *R. steindachneri* y entre *H. dipterurus* y *N. entemedor*, difiriendo en un subgrupo (grupo de edad 2) (Fig. 14r) y en tres subgrupos (temporada fría, juveniles y grupo de edad 1) respectivamente (Fig. 14m, 14o y 14q).

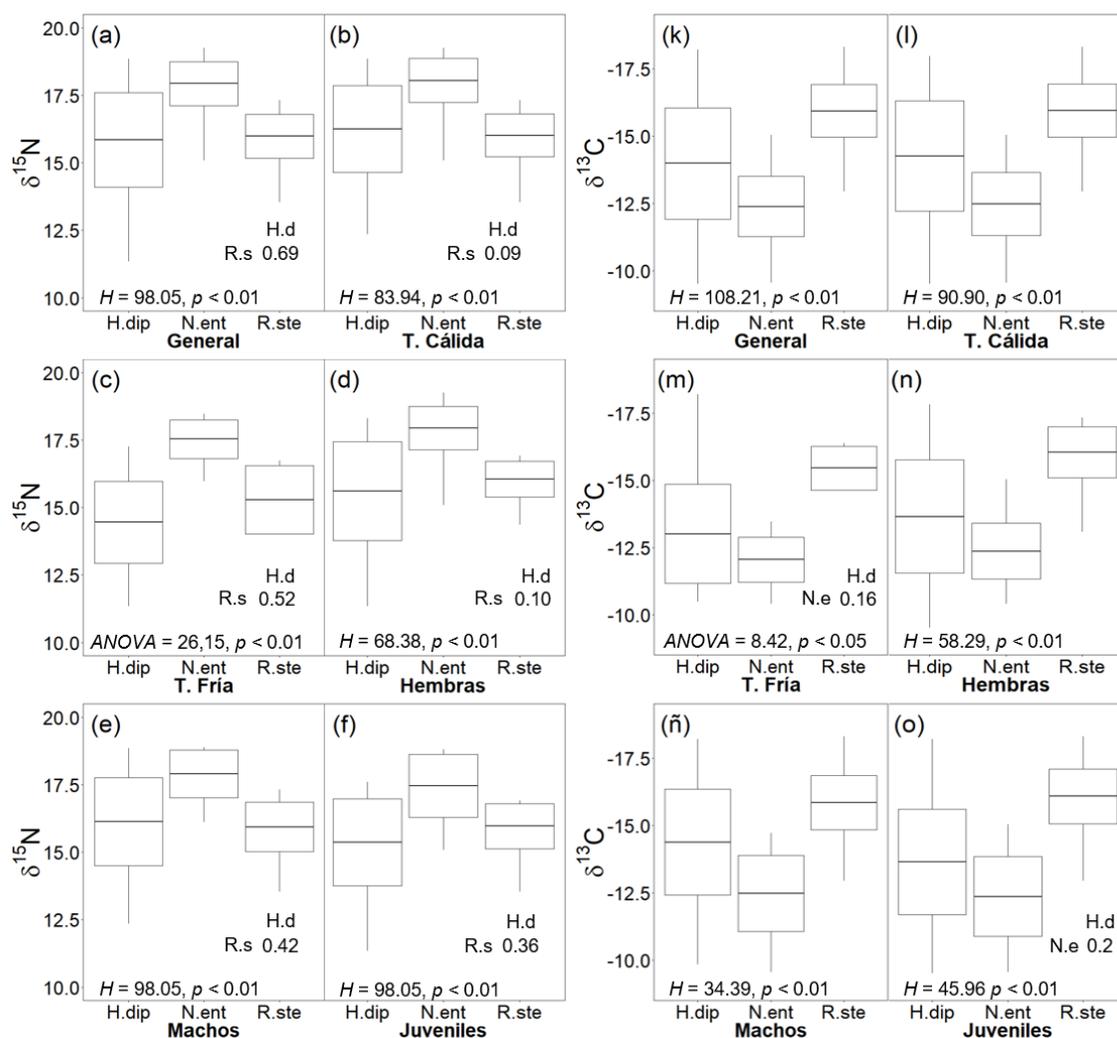


Figura 14. Variación isotópica de cada subgrupo de las tres especies, con su respectiva prueba estadística. —= promedio, \square = \pm desviación estándar, I= mínimos y máximos.

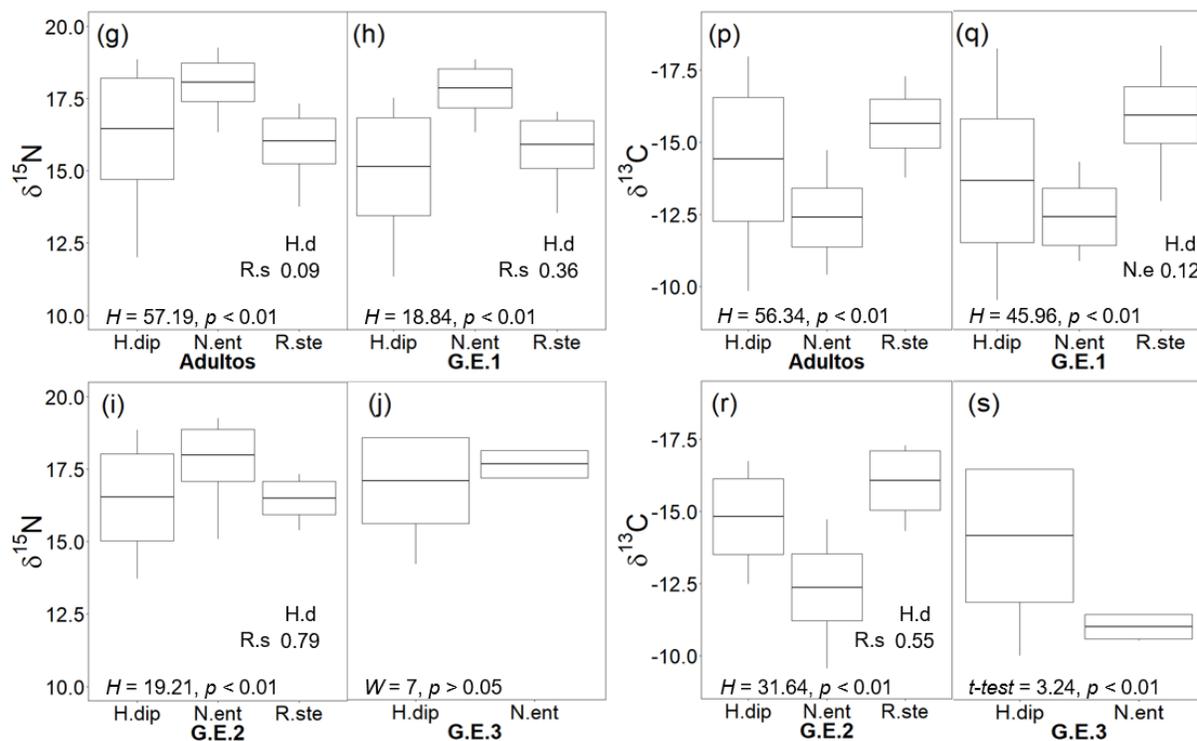


Figura 16. Continuación

De todos los modelos generalizados ajustados, los valores más altos del peso ponderado de AIC para cada isótopo estable correspondió al MLG8 ($w_i\%=33.02$) en carbono y al MLG14 ($w_i\%=51.95$) para nitrógeno (Anexo AE), por lo tanto, fueron los seleccionados para explicar las diferencias interespecíficas de las señales isotópicas con respecto a las variables predictivas. Los MLGs para $\delta^{13}\text{C}$ evidenciaron diferencias significativas solo en la categoría entre especies, por diferencias isotópicas entre las tres especies con valores de $F = 1.91, p = 0.01$ (Fig. 16k) para *N. entemedor* y de $F = -1.84, p = 0.01$ (Fig. 16k) para *R. steindachneri*. Mientras que en el $\delta^{15}\text{N}$ se obtuvo diferencias significativas solo en tres categorías evaluadas: entre especies ($F = 1.79, p = 0.01$; Fig. 16a), entre especies en la temporada fría ($F = -0.88, p = 0.01$; Fig. 16c) y entre especies en el grupo de edad 2 ($F = 0.52, p = 0.02$; Fig. 16i). Todas estas diferencias significativas fueron causadas por los valores más enriquecidos de nitrógeno registrados en la especie *N. entemedor*, con respecto a *H. dipterurus* y *R. steindachneri*. (Tabla 13).

Tabla 13. Resultados de los MLGs, evaluando las diferencias interespecificas en los valores de la composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Est= estimado, E. E= error estándar y p= valor de la probabilidad.

Coeficientes	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	Est.	E.E.	p	Est.	E.E.	p
Intercepto	-14.05	0.24	0.01*	16.01	0.27	0.01*
Grupo de edad 2	-0.43	0.26	0.10	0.51	0.22	0.02*
Grupo de edad 3	0.30	0.49	0.54	0.70	0.41	0.09
Estadio juvenil	-	-	-	-0.40	0.21	0.05
Temporada fría	0.54	0.32	0.10	-0.88	0.25	0.01*
Especie <i>N. entemedor</i>	1.91	0.29	0.01*	1.79	0.25	0.01*
Especie <i>R. steindachneri</i>	-1.84	0.28	0.01*	0.22	0.22	0.32

*Diferencia significativa

El nicho isotópico general de *H. dipterurus* (AEEc= 9.59) fue cuatro veces mayor que el de *N. entemedor* (AEEc= 2.13) y cinco veces mayor que el de *R. steindachneri* (AEEc= 1.65; Fig. 15; Tabla 7). El AEEc de mayor tamaño se presentó en el subgrupo de los adultos de la especie *H. dipterurus* (AEEc= 10.11) y el menor en el grupo de edad 2 de *N. entemedor* (AEEc= 0.21). En las tres especies se evidenció que los resultados de los parámetros de Excentricidad (E) fueron cercanos a 1 y los de Θ cercanos a 90° , revelando una mayor dispersión de la elipse en el eje $\delta^{15}\text{N}$, lo cual permite inferir que estas especies alimentan de diferentes niveles tróficos, pero de una fuente de carbono similar (Tabla 7).

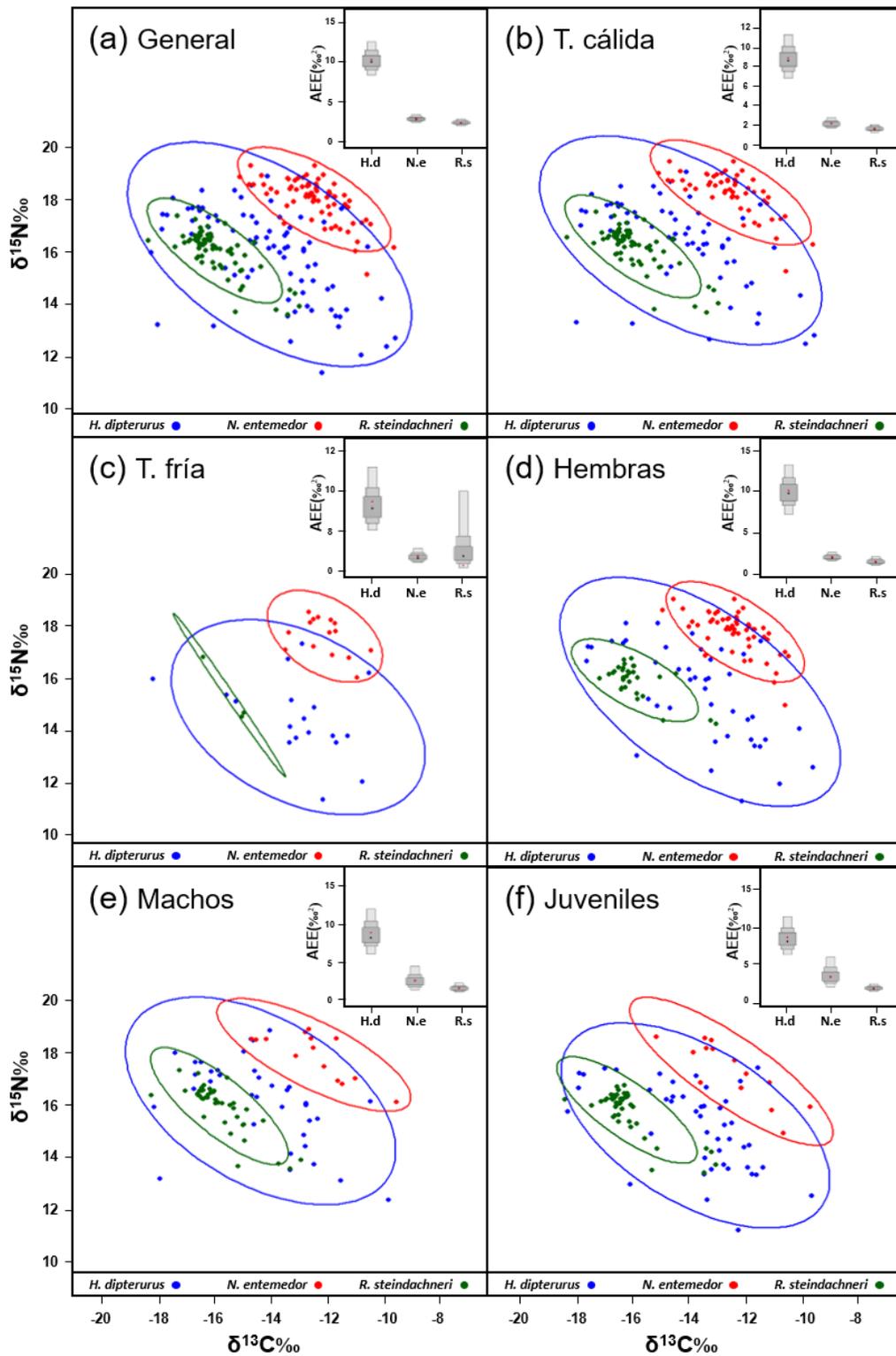


Figura 15. Representación del nicho isotópico de cada categoría de las tres especies de batoideos. Azul= *H. dipterurus*, rojo= *N. entemedor* y verde= *R. steindachneri*. En la esquina superior derecha se muestra el gráfico de densidad del SEA con su respectiva media (▪) e intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% (cajas), y media correspondiente del AEEc (▪).

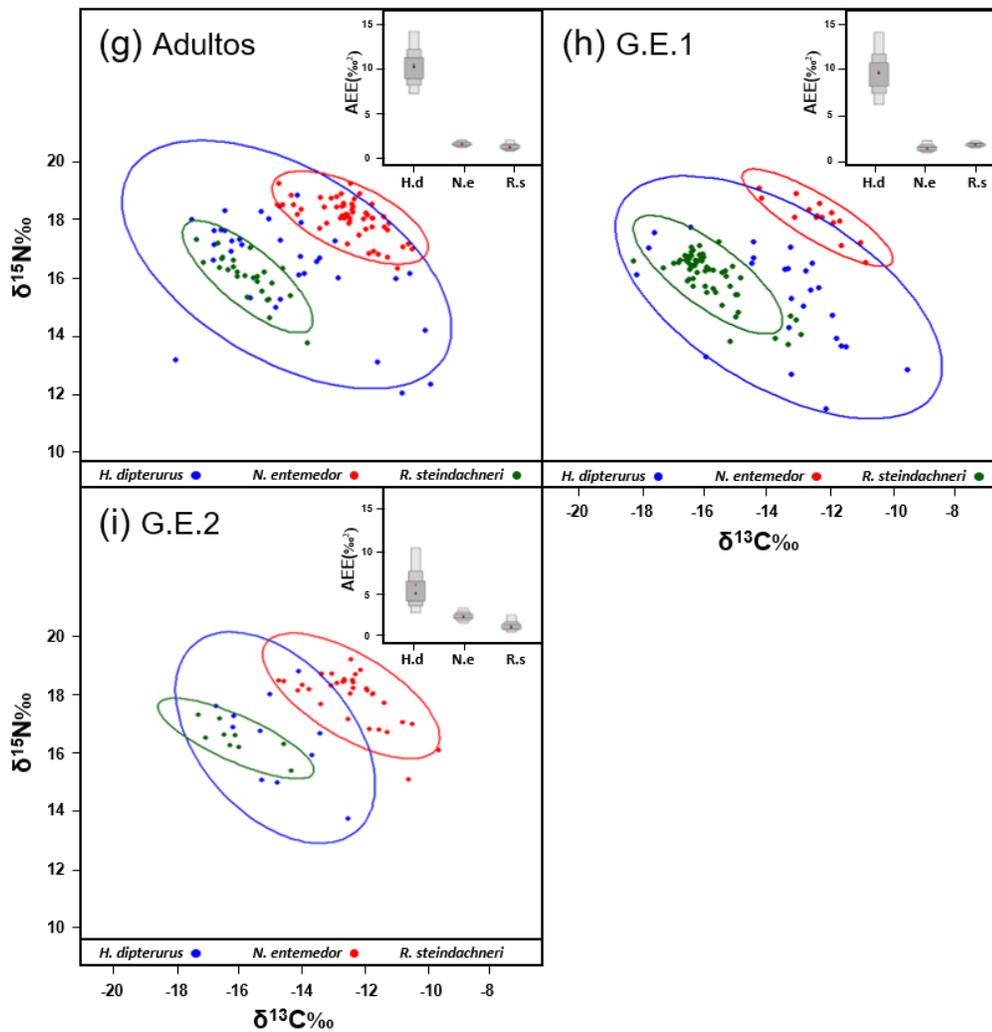


Figura 15. Continuación.

La sobreposición media entre las especies y los subgrupos varió de 0% a 99.94% (Tabla 14). Se observó una alta probabilidad de encontrar individuos de *H. dipterurus* en el nicho de *N. entemedor* y *R. steindachneri* [$\Theta\left(\frac{N.entemedor}{H.dipterurus}\right) = 69.43\%$, $\Theta\left(\frac{R.steindachneri}{H.dipterurus}\right) = 99.63\%$], baja y nula probabilidad encontrar individuos de *N. entemedor* en el nicho de *H. dipterurus* y *R. steindachneri* [$\Theta\left(\frac{H.dipterurus}{N.entemedor}\right) = 8.63\%$, $\Theta\left(\frac{R.steindachneri}{N.entemedor}\right) = 0\%$], baja y nula probabilidad de encontrar individuos de *R. steindachneri* en el nicho de *H. dipterurus* y *N. entemedor* [$\Theta\left(\frac{H.dipterurus}{R.steindachneri}\right) = 24.87\%$, $\Theta\left(\frac{N.entemedor}{R.steindachneri}\right) = 0\%$]. Estos resultados de la sobreposición media se mantuvieron constante en los subgrupos, con ausencia de sobreposición del nicho isotópico entre *N. entemedor* y *Rhinoptera steindachneri*, baja

sobreposición de *N. entemedor* (<13%) y *R. steindachneri* (< 30%) en el nicho de *H. dipterurus* y alta sobreposición de *H. dipterurus* en los nichos de *N. entemedor* (con excepción de los grupos de edad, >64%) y *R. steindachneri* (>89%, Tabla 14).

Tabla 14. Estimaciones de los valores medios e intervalos de confianza al 95% para cuantificar la probabilidad de superposición del nicho isotópico interespecífico en cada categoría. H.dip= *H. dipterurus*, N. ent = *N. entemedor* y R. ste= *R. steindachneri*.

Especie/ subgrupos	Comparación de sobreposición	2.5%	Media	97.5%	Especie/ subgrupos	Comparación de sobreposición	2.5%	Media	97.5%
General	H.dip en N.ent	36	69.43	96	Juveniles	H.dip en N.ent	23	64.57	95
	H.dip en R.ste	98	99.63	100		H.dip en R.ste	87	96.84	100
	N.ent en H.dip	4	8.63	14		N.ent en H.dip	4	12.70	27
	N. ent en R. ste	0	0.00	0		N. ent en R. ste	0	0.00	0
	R. ste en H. dip	18	24.87	33		R. ste en H. dip	14	22.43	33
	R. ste en N. ent	0	0.00	0		R. ste en N. ent	0	0.00	0
T. cálida	H.dip en N.ent	37	71.57	96	Adultos	H.dip en N.ent	43	82.09	100
	H.dip en R.ste	98	99.69	100		H.dip en R.ste	99	99.94	100
	N.ent en H.dip	5	9.75	16		N.ent en H.dip	4	8.64	15
	N. ent en R. ste	0	0.00	0		N. ent en R. ste	0	0.00	0
	R. ste en H. dip	18	25.63	35		R. ste en H. dip	13	21.92	33
	R. ste en N. ent	0	0.00	0		R. ste en N. ent	0	0.00	0
T. fría	H.dip en N.ent	1	66.98	95	G.E.1	H.dip en N.ent	0	39.33	100
	H.dip en R.ste	48	95.90	100		H.dip en R.ste	91	98.60	100
	N.ent en H.dip	0	7.63	13		N.ent en H.dip	0	1.93	6
	N. ent en R. ste	0	0.00	0		N. ent en R. ste	0	0.00	0
	R. ste en H. dip	1	3.04	6		R. ste en H. dip	15	24.94	37
	R. ste en N. ent	0	0.00	0		R. ste en N. ent	0	0.00	0
Hembras	H.dip en N.ent	23	68.17	98	G.E.2	H.dip en N.ent	1	24.50	84
	H.dip en R.ste	90	98.20	100		H.dip en R.ste	58	89.60	100
	N.ent en H.dip	3	8.16	16		N.ent en H.dip	1	7.80	26
	N. ent en R. ste	0	0.00	0		N. ent en R. ste	0	0.01	0
	R. ste en H. dip	11	18.82	30		R. ste en H. dip	10	26.49	49
	R. ste en N. ent	0	0.00	0		R. ste en N. ent	0	0.00	0
Machos	H.dip en N.ent	21	66.83	98					
	H.dip en R.ste	96	99.36	100					
	N.ent en H.dip	3	10.76	25					
	N. ent en R. ste	0	0.00	0					
	R. ste en H. dip	19	29.08	41					
	R. ste en N. ent	0	0.00	0					

8. DISCUSIÓN

8.1. Distribución batimétrica

Los especímenes de las tres especies se capturaron en todo el rango de profundidad muestreado; sin embargo, tienden a concentrarse en profundidades específicas en el área de estudio. El mayor registro de los organismos inmaduros de las tres especies estudiadas se presentó en las profundidades entre 6 a 10 metros. *N. entemedor* mostró preferencia hacia los primeros 20 m de profundidad, *H. dipterurus* por el mayor número de organismos inmaduros registrados tuvo mayor concentración hacia los primeros metros de profundidad; no obstante, a medida que los organismos maduran tienden a migrar hacia zonas de mayor profundidad, en tanto que *R. steindachneri* independiente de su etapa de madurez sexual, se concentra en mayor cantidad en las profundidades intermedias muestreadas. Esto quiere decir que, si bien las tres especies habitan en áreas geográficas sobrepuestas, pueden ocupar rangos de profundidad diferentes, tal como se evidenció en cuatro especies de urolófidios en Australia (Marshall *et al.*, 2008). Al respecto, Valadez-González (2007) reportó que doce batoideos presentaron distribución batimétrica heterogénea en Jalisco y Colima, con especies que tienen cierta preferencia hacia determinados estratos de profundidad, como un resultado probable de la disponibilidad del alimento. Además, este autor reportó que *N. entemedor* fue una especie con mayor concentración poblacional dentro de los 40 m de profundidad, diferente a lo evidenciado en el presente estudio.

8.2. Análisis de contenidos estomacales (ACE)

El espectro trófico varió considerablemente entre *H. dipterurus* (32 presas), *N. entemedor* (18 presas) y *R. steindachneri* (6 presas). La primera especie a diferencia de las dos restantes presentó una mayor riqueza de presas, sugiriendo que puede explotar una mayor diversidad de recursos alimenticios para cubrir sus requerimientos energéticos (Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017; Ehemann, 2017; Shipley *et al.*, 2018). Ehemann (2017) explica que los resultados obtenidos en la evaluación trófica de *R. steindachneri* son de alcance limitado, ya que el bajo número de presas encontrados en este depredador, a pesar de la revisión de 310 estómagos durante tres años, podría ser

causado probablemente por la hora de la captura, así como, la fisiología del depredador y la digestión de las presas. Por lo tanto, al no contar con la información de dieta suficiente en esta especie, se la excluyó de la mayoría de análisis tróficos interespecíficos en ACE.

Los tres depredadores pertenecen al grupo de los carnívoros-bentófagos, alimentándose principalmente en presas endobentónicas y en menor aporte de presas epibentónicas y bentopelágicas, tal como es común en batoideos (Navia *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2012; Espinoza *et al.*, 2015; Yemiskén *et al.*, 2017; Silva-Garay *et al.*, 2018). La composición de dieta en estos depredadores estuvo conformada principalmente por bivalvos, estomatópodos y camarones en *H. dipterurus*, por sipuncúlidos, poliquetos y peces en *N. entemedor* y por misidáceos, gasterópodos e isópodos en *R. steindachneri* (Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017; Ehemann, 2017).

Aun cuando *H. dipterurus* y *N. entemedor* consumen grupos de invertebrados similares, la poca sobreposición trófica entre ambas especies, puede ser atribuido a las proporciones diferentes en que son consumidos los principales grupos de presas (bivalvos, estomatópodos, sipuncúlidos y poliquetos; Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017). En la categoría de adultos dichas diferencias disminuyen, por un cambio trófico intraespecífico presente en *H. dipterurus*, al aumentar el consumo de poliquetos y sipuncúlidos en los organismos de mayor edad (Restrepo-Gómez, 2016); no obstante, aún se evidencia la disimilitud trófica por el equilibrado aporte alimenticio de los otros grupos de presa dominantes en esta especie.

La mínima sobreposición trófica interespecífica fue un patrón conservativo al fraccionar la dieta por factores sexuales y ontogénicos, cuya similitud está explicada por las ausencias o escasas variaciones tróficas intraespecíficas y probablemente a una posible abundancia constante de los principales grupos de presas consumidos (Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017). Los sipuncúlidos y los bivalvos fueron los grupos de presas responsables de la mayor disimilitud trófica entre la dieta de los depredadores. En seis de las ocho categorías dominaron los sipuncúlidos, a excepción de las categorías de machos y edad 1 dominados por bivalvos. Los poliquetos, estomatópodos y camarones aportaron a la disimilitud trófica como ítems presa de tercer orden y en una ocasión como componentes de segundo orden (adultos).

De la misma manera, la ausencia de sobreposición trófica entre las temporadas probablemente se deba a que los principales recursos alimenticios, pareciera no representan una limitante en ninguna temporada, dada la alta disponibilidad anual de estos grupos de presas en Bahía de La Paz, que no solo facilita la búsqueda de alimento, sino también contribuyen a la preferencia por zonas de determinada profundidad (Kenrick, 1952; Brusca *et al.*, 2005; Hendrick *et al.*, 2005; Zamorano-Hendrick, 2012; O'Shea *et al.*, 2013; Parzanini *et al.*, 2017).

Siguiendo este último tópico, la segregación batimétrica de las especies en estudio, pareciera ser otro de los factores importantes en la diversificación de las estrategias alimentarias entre los organismos, el cual favorece la coexistencia a través de la reducción de la competencia interespecífica (O'Shea *et al.*, 2013; Flores-Ortega *et al.*, 2015; Navia *et al.*, 2017; Barbini *et al.*, 2018; Parzanini *et al.*, 2017). En el presente estudio se observaron variaciones batimétricas de cada especie, los cuales podrían influir en la captura de un determinado tipo presas, ya que la biomasa y distribución de la fauna bentónica tiende a variar con la profundidad (Witman & Roy, 2009). En Bahía de La Paz, varias de las presas a las que tienen acceso estos depredadores se restringen a ciertas profundidades. En este caso *N. entemedor* al estar más cercano a las costas, captura organismos que se encuentran restringidos a profundidades menores a 25 m de profundidad, tales como *Heteroconguer digueti*, *Albunea lucasia* y *Alpheus* spp. (de León-González *et al.*, 2009; Robertson & Allen, 2015; de León-González, 2016; Cabrera-Meléndez, 2014), mientras que *H. dipterurus* por la migración hacia aguas más profundas tiene acceso a una mayor diversidad de invertebrados, entre ellos a diferentes familias de poliquetos y organismos cuya distribución inicia a partir de los 9 m y finaliza hasta un máximo de 150 metros de profundidad, tal es el caso de *Farfantepenaeus* spp., *Eurysquilla veleronis*, *Nannosquilla californiensis*, *Squilla bigelowi* (Barragán & Hendrick, 1986; de León-González, 2016; Restrepo-Gómez, 2016).

Barbini *et al.* (2018) comprobaron que la amplitud del nicho trófico en varias especies de batoideos aumenta en la medida que aumenta la profundidad en la que se distribuyen, demostrando que la dimensión del nicho trófico está influenciada por la dimensión de nicho del hábitat. Esto es respaldado con evidencias generadas en el presente estudio,

por citar algunos hechos, *H. dipterurus* tiene una distribución batimétrica más amplia, lo cual la faculta para tener acceso a una mayor diversidad de presas, aumentando de esta forma la dimensión de ambos nichos en comparación a *N. entemedor*.

La divergencia en la composición dietética de estas especies está determinada por una alimentación especializada, relativamente constante a lo largo del desarrollo ontogénico (Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017). Es así como se encuentran dos estrategias de alimentación bien diferenciadas: la primera en *H. dipterurus*, que tiene acceso a una mayor diversidad de presas, un nicho de alimentación más amplio y con preferencia hacia presas con estructuras duras (bivalvos y estomatópodos;) y la segunda en *N. entemedor* con menor diversidad de presas, nicho de alimentación estrecho y con especialización trófica por presas con forma de gusano (sipuncúlidos y poliquetos; Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017). Previamente Bizarro (2005), describió la dieta de estas dos especies en Bahía Almejas, BCS, identificando las mismas estrategias tróficas y la nula sobreposición entre la dieta de estas dos especies, en donde *H. dipterurus* consume preferentemente presas con estructuras duras, principalmente cangrejos de la familia Pinnotheridae, así como de moluscos bivalvos de la especie *Solemya valvulus*, mientras que *N. entemedor* mostró un consumo preferente por una alta diversidad de poliquetos específicamente de *Dasybranchus* spp. Aunque aún faltan estudios sobre las interacciones tróficas entre *H. dipterurus* y *N. entemedor*, dada la consistente especialización trófica de estas especies en varias zonas del Pacífico mexicano, es probable que, independiente de las localidades en que coexistan, estos depredadores no tengan competencia por explotación de recursos tróficos (Bizarro, 2005; Valadez-González, 2007; Navarro-González, 2011; Simental-Anguiano, 2011; Navarro-González *et al.*, 2012; Flores-Ortega *et al.*, 2015; Restrepo-Gómez, 2016; Cabrera-Meléndez, 2017). Sin embargo, la sobreposición trófica podría ser posible por cambios en la abundancia de sus principales presas, que producirían limitaciones y variaciones en las tasas de depredación (Vaudo & Heithaus, 2011).

8.3. Análisis de isótopos estables (AIE)

En los últimos años, el uso de las firmas isotópicas para indagar algunos aspectos del comportamiento alimentario de especies marinas, ha necesitado de la evaluación del

efecto de la concentración de lípidos y urea, específicamente en los elasmobranquios, a causa de la variación que puede afectar su composición isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (Logan & Lutcavage; 2010, Hussey *et al.*, 2012; Kim & Koch, 2012, Carlisle *et al.*, 2016; Burgess & Bennett, 2017; Shipley *et al.*, 2017). Las variaciones de la concentración lipídica en los tejidos de los depredadores alteran el $\delta^{13}\text{C}$, ya que los lípidos están agotados en ^{13}C (DeNiro & Epstein, 1977; Post *et al.*, 2007). Dicho proceso es similar en la urea, que es un producto de excreción del proceso metabólico retenido en los tejidos de los elasmobranquios, utilizado para su osmorregulación (Fisk *et al.*, 2002). Se ha identificado que la urea está agotada en ^{15}N , que disminuye los valores del $\delta^{15}\text{N}$, generando una subestimación en el nivel trófico de los elasmobranquios (Hammerschlag, 2006).

La baja concentración lipídica en los tejidos de las especies estudiadas fue insuficiente para una modificación del $\delta^{13}\text{C}$. Esto ha sido frecuente en elasmobranquios (Kim & Koch, 2012; Carlisle *et al.*, 2016). Al carecer de tejido adiposo, el músculo exhibe concentraciones más bajas de lípidos, en comparación con tejidos más activos metabólicamente, como el hígado, órgano en donde se almacena una gran cantidad de lípidos destinados a cumplir dos funciones importantes. El primero como reserva de energía y fuente de cuerpos cetónicos para suministrar a otros tejidos y el segundo como un órgano de flotabilidad similar a la vejiga natatoria de peces más avanzados (Ballantyne, 2015). Sin embargo, se han presentado casos de cambios significativos en el contenido lipídico (Logan & Lutcavage, 2010; Carlisle *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2017).

Por otra parte, la retención de urea en los tejidos musculares de estos batoideos tampoco modificó el $\delta^{15}\text{N}$, en consecuencia, es innecesaria su eliminación. Por lo general, se ha documentado en elasmobranquios alta concentración de urea en los tejidos (Churchill *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2016; Burgess & Bennett, 2017, Carlisle *et al.*, 2017), no obstante, también hay reportes de concentraciones de urea bajas en este grupo, que pueden ser atribuidos a la función metabólicamente inerte del tejido de la aleta pectoral, que a su vez se compone de múltiples tipos de tejidos (e.g. piel, cartílago, tejido conjuntivo, músculo, etc.) y que tiene poca función fisiológica conocida (Shipley *et al.*, 2017). En *H. dipterus* y *N. entemedor*, los cambios significativos de la relación C:N, pareciera no tener suficiente efecto para alterar los $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$; sin embargo, son un indicador de la presencia de

pequeñas concentraciones de lípidos y urea (Shipley *et al.*, 2017). Para elasmobranquios se ha propuesto que la extracción de lípidos se debe realizar en muestras con C:N mayor a 3.5, y la extracción de urea, en muestras menores a 2.5 (Post *et al.*, 2007; Logan & Lutcavage, 2010). Dado que los valores de C:N obtenidos en el presente estudio estuvieron dentro del rango señalado, la relación C:N obtenida, permite corroborar que la eliminación de lípidos y urea en las tres especies evaluadas se torna innecesaria.

Cabe resaltar que en los últimos años se ha buscado alcanzar consenso en la interpretación de los roles ecológicos y tróficos de especies de elasmobranquios. Para ello se ha abogado por que los tejidos musculares de los elasmobranquios, independiente de la especie o el ambiente en que habite, sean sometidos a extracciones de lípidos y principalmente de urea, como un medio estándar para la correcta lectura de las señales isotópicas de carbono y nitrógeno de elasmobranquios en el mundo (Kim & Koch, 2012; Carlisle *et al.*, 2016; Burgess & Bennett, 2017; Li *et al.*, 2017). En el presente estudio, debido a que no se obtuvo a tiempo los resultados de las extracciones previas (cuatro tratamientos), se optó solamente por la eliminación de urea en las muestras de tejidos musculares de los depredadores. No obstante, los resultados posteriores indican que no hay una diferencia significativa entre las muestras sin extracción y las muestras con extracción de urea, por lo que esta decisión no afecta en absoluto al resultado obtenido en las señales isotópicas de los depredadores.

Con base en los resultados de los cuatro tratamientos podemos determinar que no es necesario la eliminación de lípidos y urea en *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri*, estos resultados probablemente no puedan aplicarse a otras especies de elasmobranquios dadas las características biológicas de cada especie. Sin embargo, en el caso de que no se pueda realizar un tratamiento previo del efecto de lípidos y urea en las señales isotópicas de los tejidos musculares de las especies, se recomienda seguir lo establecido por los autores anteriormente mencionados, realizando la extracción de lípidos y de urea.

8.3.1. Relaciones intraespecíficas

8.3.1.1. Composición isotópica de *H. dipterurus*

En Bahía de La Paz y el Golfo de California, mediante la recopilación de varios estudios de isótopos estables en especies marinas, se ha observado que valores entre los -10 a -15‰ de $\delta^{13}\text{C}$ son característicos de zonas costeras (Niño-Torres *et al.*, 2006; Mote-Herrera, 2011; Galindo-Rosado, 2014; Trejo-Ramírez, 2017). La amplia variación isotópica y los promedios isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ en cada categoría de *H. dipterurus*, permite identificarla como una especie de hábitos costeros con un amplio uso de hábitat, como resultado probable de una considerable distribución batimétrica en Bahía de La Paz. En este estudio la profundidad máxima de captura de esta especie fue de 65 m; no obstante, a pesar que no se conocen los patrones de movimiento para la especie, esta ha sido identificada como un depredador bentopelágico con una distribución aproximada de hasta 150 m de profundidad. Recientemente, Silva-Garay *et al.* (2018) reportaron que *H. dipterurus* presenta una dieta basada principalmente de peces pelágicos pequeños para las costas de Perú, particularmente *Engraulis ringens*, lo cual implica una búsqueda activa en la columna de agua. Se han dilucidado los patrones de movimiento en *H. sabinus*, una especie congénere en la cual se identificaron movimientos continuos afectados por las estaciones, etapas de marea y el periodo diario en un sistema acuático de Estados Unidos (Brinton & Curran, 2017). Dichos movimientos podrían ser similares en *H. dipterurus* y sugerir una estrategia de búsqueda de alimento a través de desplazamientos en el gradiente batimétrico de Bahía de La Paz, de este modo se estarían reflejando en la composición isotópica del $\delta^{13}\text{C}$.

De la misma forma la variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ permite catalogar a *H. dipterurus* como un depredador de tipo generalista que se alimenta de presas pertenecientes a dos niveles tróficos, esto por una asimilación trófica aparente principalmente de sipuncúlidos, camarones y poliquetos (AIE) y por consumo de bivalvos y estomatópodos (ACE; Restrepo-Gómez, 2016). Anteriormente, esto se ha observado en *Pteroplatytrygon violacea*, especie de la familia Dasyatidae, ya que de acuerdo a las concentraciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, también presenta un consumo de dos niveles tróficos, principalmente calamares, peces, camarones y cangrejos (Weidner *et al.*, 2017).

Es importante resaltar que los resultados de la estrategia trófica difieren de lo observado para la misma especie en Bahía de La Paz, mediante ACE, en donde a pesar de ser consumidores de diferentes grupos tróficos (33 componentes alimentarios), tienen especialización hacia bivalvos y estomatópodos (Restrepo-Gómez, 2016). En este sentido, los modelos mixtos bayesianos reflejaron un posible consumo casi homogéneo entre diferentes grupos de invertebrados, lo que soportaría la generalización trófica observada en la especie por AIE; sin embargo, los resultados de los modelos deben interpretarse con cautela al no contar con las presas encontradas en los estómagos. Probablemente en ACE podría existir una sobrestimación a causa de las estructuras duras de los bivalvos y estomatópodos, ya que *H. dipterurus* los consume enteros (*obs. pers.*), llevando a una subestimación de presas de tejidos blandos que podrían ser de igual contribución a la formación de tejidos musculares (Wieczorek *et al.* 2018). En *H. americanus* la diversidad de presas consumidas por este depredador generalista y oportunista puede resaltar la importancia en el uso de AIE, ya que es una especie que puede consumir al menos 65 presas y hasta 30 artículos por individuo a lo largo del día (Gilliam & Sullivan, 1993; Tilley *et al.*, 2013). En esta especie se detectó en los modelos de mezcla que los resultados no siempre son consistentes con los ACE, atribuido a una subrepresentación de presas de cuerpo blando que se digieren rápidamente como anélidos o poliquetos, o por el contrario a una sobre-valoración de elementos de presas con caparazón duro (Tilley *et al.*, 2013).

Las diferencias en las firmas isotópicas entre temporadas son indicadoras de una migración hacia aguas más someras en la época fría (señales isotópicas de C y N más bajas), en la que basan su alimentación de organismos de nivel trófico más bajo, posiblemente camarones. Así, cuando las aguas son más cálidas migran hacia zonas de mayor profundidad y su asimilación trófica podría incorporar presas de nivel trófico más alto, posiblemente sipuncúlidos (señales isotópicas de C y N más enriquecidas). En Bahía de La Paz se ha reportado que en los meses de invierno se desarrollan fuertes surgencias con aguas ricas en nutrientes y de alta productividad primaria, mientras que en verano los vientos de Coromuel provocan surgencias débiles (Lavín & Marinone, 2003; Jiménez *et al.*, 2005). La variación espacial de sus potenciales presas y el riesgo de depredación han sido señalados como posibles causantes de los movimientos de los batoideos (Tilley

et al., 2013; Brinton & Curran, 2017). En el ACE no hay evidencias de cambios temporales en la dieta de los depredadores, mientras que, en los resultados de AIE si hay evidencia de estos cambios. Es posible que los depredadores migren hacia zonas de mayor profundidad en respuesta a una movilidad o a una mayor disponibilidad de presas como los camarones, que quizás no se refleja en los contenidos estomacales.

No hay una clara evidencia de segregación sexual, lo cual se puede interpretar que ambos sexos tienen patrones de movimiento semejantes y se alimentan de presas de niveles tróficos similares, como bivalvos (ACE; Restrepo-Gómez, 2016) y posiblemente por sipuncúlidos (AIE). La ausencia de segregación entre hembras y machos al parecer es un patrón recurrente en la especie (Restrepo-Gómez, 2016; Silva-Garay *et al.*, 2018), en especies congéneres como *H. longus* (López-García *et al.*, 2012) y en varios elasmobranquios que tienden a segregarse por cambios ontogénicos y no por sexo (Blanco-Parra *et al.*, 2012; de la Rosa-Meza *et al.*, 2013; Espinoza *et al.*, 2015), tal como ocurre en *H. dipterurus* ya que tanto los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ dan muestra de una segregación por estados de desarrollo (madurez sexual).

A pesar que existe una agregación por estados ontogénicos, se observó que los juveniles se distribuyen preferentemente en zonas más cercanas a la costa y se alimentan de presas con menor nivel trófico que los adultos; no obstante, los organismos de mayor edad muestran una mayor capacidad de utilización del hábitat y de la incorporación de presas de niveles tróficos más altos. El efecto de la edad podría aportar información más detallada sobre las preferencias tróficas de una especie, ya que se observa que el nicho isotópico entre los grupos de edades varía sugiriendo una alimentación más generalizada o especializada según la etapa etaria.

El cambio ontogénico en el uso de hábitat y el nivel trófico ha sido observado en especies de dasyátidos como *Bathytoshia lata*, *P. violacea* y *Pateobatis fai* (Dale *et al.*, 2011; Vaudo & Heithaus, 2011; Weidner *et al.*, 2017). Las áreas costeras poco profundas ofrecen protección contra depredadores y abundante alimento que facilita la permanencia de los elasmobranquios en sus primeras fases de vida y conforme crecen migran hacia zonas más profundas (Heupel *et al.*, 2007; Dale *et al.*, 2011). Del mismo modo, con el crecimiento de los organismos los hábitos tróficos también cambian, principalmente por

el aumento de tamaño, que modifica las características de la mandíbula y los dientes, una mayor capacidad en el estómago, velocidad de nado, requerimientos de energía y diferentes hábitos de búsqueda y captura de las presas (Scharf *et al.*, 2000; Wetherbee & Cortés, 2004; Lucifora *et al.*, 2009). Sin embargo, los cambios ontogénicos pueden variar por características intrínsecas de cada especie, tal como es el caso de *H. americanus* en la que no se detectó ninguna variabilidad ontogénica (Shipley *et al.*, 2018).

El nivel trófico de 3.17 estimado en *H. dipterurus* corresponde a especies de orden depredador secundario o mesodepredador. Este mismo valor fue estimado en la especie por Bizarro (2005) en Bahía Almejas, Baja California Sur, México por un consumo preferente por cangrejos de la familia Pinnotheridae, bivalvos de la especie *Solemya valvulus* y poliquetos. Esta estimación es menor a la observada en batoideos que presentan rangos de 3.4 a 4.2 de nivel trófico (Ebert & Bizarro, 2007; Navia *et al.*, 2017). El relativo bajo nivel trófico aporta evidencias de una depredación preferente de consumidores primarios, posiblemente asimilando con mayor predominancia bivalvos del género *Solemya*. No obstante, considerando las variaciones ontogénicas, los individuos conforme aumentan de edad y alcanzan la madurez sexual, también aumentan de nivel trófico (3.57), lo cual se da por un incremento en la depredación de consumidores secundarios que pertenecen a niveles tróficos más altos, probablemente sipuncúlidos, poliquetos y camarones (ACE; Restrepo-Gómez, 2016 y AIE). El cambio evidenciado en los niveles tróficos entre temporadas está explicado por la disminución de $\delta^{15}\text{N}$ en la red trófica en la temporada fría con respecto a la temporada cálida. Del mismo modo los cambios de los niveles tróficos observados en estados de madurez sexual y grupo de edad 1 y 3 muestran que los organismos tienden a consumir presas de mayor nivel trófico, durante el desarrollo ontogénico.

El nivel trófico estimado en AIE para la especie, difiere del valor de 3.73 reportado por ACE (Restrepo-Gómez, 2016). La amplia variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ encontrada entre individuos, posiblemente sea responsable de las diferencias encontradas entre los niveles tróficos estimados por AIE con respecto a ACE. La amplia variación intraespecífica también fue observada en *Bathytoshia lata*, otra especie de la familia

Dasyatidae, en la cual se reportó individuos con niveles tróficos que variaron de 3.2 a 4.5, correspondiendo a cambios atribuidos al desarrollo ontogénico (Dale *et al.*, 2011).

Los distintos niveles tróficos que ostenta esta especie a través de las variaciones temporales e intraespecíficas, resaltan la necesidad de considerar factores ambientales y sobre todo el estudio de los aspectos tróficos observando los probables cambios atribuidos a variaciones por sexos o por ontogenia. Es así, como se demuestra que *H. dipterurus* posee distintos roles ecológicos en Bahía de La Paz, 1) juveniles depredando y regulando las poblaciones de consumidores primarios y 2) organismos de tallas y edades más grandes que depredan y asimilan poblaciones de presas de mayor aporte energético y de mayor posición trófica. De esta manera participa en los procesos de regulación de energía de las redes tróficas, llevando la energía de los niveles inferiores hacia niveles tróficos superiores (Wetherbee *et al.*, 1990; Heithaus *et al.*, 2010).

La amplitud del nicho isotópico de *H. dipterurus* (AEEc= 9.59), por su amplio rango de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ que presenta es el más extenso que se ha reportado para una especie de la familia Dasyatidae, superando a especies como: *H. americanus* (AEEc= 2.18 y 1.62) (Tilley *et al.*, 2013; Shipley *et al.*, 2018), *Styracura schmardae* (AEEc= 4.13) (Shipley *et al.*, 2018). Todas estas especies poseen un nivel trófico más alto que *H. dipterurus* debido a un consumo de presas de mayor nivel trófico como calamares, peces, crustáceos y poliquetos. Esta variabilidad en la amplitud del nicho isotópico podría sugerir una especialización individual, es decir, probables diferencias dietéticas entre los individuos, que podrían reducir la competencia intraespecífica y aumentar la competencia interespecífica por la amplia dispersión en el nicho isotópico. No obstante, es necesario ahondar el conocimiento del fraccionamiento isotópico en elasmobranchios, debido a que se debe considerar también la variabilidad por diferencias fisiológicas en la fracción dieta-tejido entre individuos en lugar de diferencias dietéticas (Vaudo & Heithaus, 2011).

8.3.1.2. Composición isotópica de *N. entemedor*

La estrecha variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ubica a *N. entemedor* como una especie de hábitos costeros, probablemente restringida hacia zonas más cercanas a la costa y

con una estrategia especialista sobre algunos determinados tipos de presas (Niño-Torres *et al.*, 2006; Mote-Herrera, 2011; Galindo-Rosado, 2014; Trejo-Ramírez, 2017).

La información de la firma isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ podría respaldar lo anteriormente mencionado sobre la distribución batimétrica de los organismos recolectados en el presente estudio, en donde, *N. entemedor* tiende a concentrarse mayormente en los primeros 20 m de profundidad. Además, la composición isotópica de carbono sugiere que este depredador presenta una limitada distribución batimétrica en Bahía de La Paz. En un estudio de movimiento y preferencias de hábitats en *N. brasiliensis* se observó que los organismos mostraban preferencias hacia zonas adyacentes a las playas y a islas de barrera estuarina (Rudloe, 1989). Por otro lado, se ha informado que la especie congénere en Florida, Estados Unidos presenta migraciones por cambios temporales, habitando en áreas más costeras en los meses cálidos y trasladándose a aguas más profundas en la temporada fría (Rudloe, 1989), mientras que en Brasil se detectaron que los adultos viven en áreas ligeramente más profundas que los juveniles (Yokota & Lessa, 2006). De la misma manera, los organismos de la especie *Discopyge tshudii* (Narcinidae), realizan movimientos de zonas someras a más profundas relacionados con el cambio de la temperatura y la salinidad en el Atlántico sudoccidental (Cortés *et al.*, 2011). Sin embargo, dado la ausencia de diferencias del $\delta^{13}\text{C}$ entre temporadas, al parecer no se detectan estos movimientos migratorios en *N. entemedor*.

De la misma manera, el estrecho rango de valores del $\delta^{15}\text{N}$ y los modelos mixtos muestran que la especie se alimenta de especies pertenecientes a un solo nivel trófico (principalmente de poliquetos) y confirma lo observado en contenidos estomacales de organismos de Bahía de La Paz, en la cual se clasifica a la especie como un depredador especialista con predominancia trófica de sipuncúlidos y poliquetos (Cabrera-Meléndez, 2017). A pesar de que en los modelos mixtos no se incluyeron muestras de tejidos musculares de *S. nudus* y de las familias de poliquetos descritas en ACE por Cabrera-Meléndez (2017), se observó previamente que, de todos los grupos potenciales evaluados, fueron los poliquetos los que mostraron la mayor contribución a la dieta de *N. entemedor*, tal como lo había reportado anteriormente este autor.

Esta especialización trófica de *N. entemedor* hacia presas vermiformes se ha reportado en varios estudios realizados en el Pacífico mexicano, siendo la estrategia trófica generalmente empleada por las poblaciones a pesar de habitar en zonas geográficas distintas (Valadez-González, 2000; Bizarro, 2005; Valadez-González, 2007; Cabrera-Meléndez, 2017) y al parecer es un patrón característico del género *Narcine*: *N. vermiculatus* (Valadez-González, 2007), *N. bancroftii* (Moreno *et al.*, 2009; Grijalba-Bendeck *et al.*, 2012), *N. tasmaniensis* (Yick *et al.*, 2011), *N. brasiliensis* (Goitein *et al.*, 1998; Ferreira & Vooren, 2012) y *N. leoparda* (Navia, 2013); así como del resto de la familia *Narcinidae*: *D. tschudii* (Spath *et al.*, 2016) y *Diplobatis ommata* (Valadez-González, 2007). Tal similitud trófica presente en las rayas de la familia *Narcinidae* se debe al aparato mandibular que los caracteriza y diferencia de otros batoideos, el cual está adaptado a la protusión mandibular y posterior succión de presas endobentónicas enterradas en galerías y túneles (Rudloe, 1989; Dean & Motta, 2004; Dean *et al.*, 2005).

El nicho isotópico entre temporadas se sobrepone, sin embargo, los valores de nitrógeno estuvieron más enriquecidos durante la temporada cálida, lo cual coincide con el consumo de presas de un nivel trófico más alto, probablemente por peces de la especie *H. digueti* (ACE; Cabrera-Meléndez, 2017) y/o especies de poliquetos de la familia *Polynoidae* (AIE), mientras que en la temporada fría la asimilación trófica se desarrolla por presas de menor nivel trófico, como sipuncúlidos de la especie *S. nudus* (ACE; Cabrera-Meléndez, 2017) y/o especies de poliquetos de la familia *Onuphidae* (AIE). El cambio del $\delta^{15}\text{N}$ entre temporadas podría ser un indicador de cambios estacionales en las comunidades bentónicas (Perry & Pianka, 1997). En la temporada cálida se observa una mayor riqueza trófica, lo cual provoca una contribución trófica más equitativa de sipuncúlidos y poliquetos, así como del aumento del consumo de peces. Para la temporada fría el espectro trófico se reduce y el consumo de sipuncúlidos es la principal fuente de alimentación de la especie (Cabrera-Meléndez, 2017). Estos resultados obtenidos por AIE son análogos a los resultados obtenidos por ACE (Cabrera-Meléndez, 2017), mostrando diferencias tróficas entre temporadas, donde identificó al sipuncúlido *S. nudus* como la presa de mayor efecto en la disimilitud promedio general.

La sobreposición del nicho isotópico entre sexos obedece a que la composición isotópica de nitrógeno y carbono de machos y hembras de *N. entemedor* mostró valores semejantes. Esto sugiere que se están alimentando en zonas similares y por recursos energéticos de parecido nivel trófico como sipuncúlidos (ACE; Cabrera-Meléndez, 2017) y poliquetos de las familias Onuphidae y Polynoidae (AIE). Sin embargo, el análisis por ACE revela una segregación trófica sexual generada por el consumo diferencial en la proporción de las principales presas (Cabrera-Meléndez, 2017), igual a lo evidenciado por Bizarro (2005). Cabrera-Meléndez (2017), demostró que el espectro trófico de las hembras es más amplio que el de los machos. A pesar que no se encontraron estas diferencias en AIE, si se observó un ligero incremento en el promedio isotópico del $\delta^{15}\text{N}$ en las hembras. El contraste de los resultados por las técnicas tróficas empleadas, explicaría que, aunque las hembras se alimentan de una mayor variedad de presas que los machos, tales presas probablemente no son de un aporte significativo a la asimilación trófica de las mismas o que las presas consumidos pertenezcan al mismo nivel trófico.

Las diferencias tróficas por efecto del sexo, al parecer varían según las especies de la familia Narcinidae, reportando diferencias tróficas en *N. bancroftii* y *D. tschudii* (Moreno *et al.*, 2009; Spath *et al.*, 2016) y similitudes en *N. tasmaniensis* y *N. leoparda* (Yick *et al.*, 2011; Navia, 2013). En *N. bancroftii* los cambios tróficos corresponden a un aumento del espectro trófico en las hembras en comparación con los machos, tal como se evidenció en *N. entemedor* (Moreno *et al.*, 2009; Cabrera-Meléndez, 2017). Los autores argumentan que la predominancia de las hembras en áreas cercanas a las costas es lo que les permitiría acceder a una mayor diversidad de presas y por ende explicaría las diferencias tróficas evidenciadas (Moreno *et al.*, 2009). De igual modo, la población de *N. entemedor* estudiada en Bahía de La Paz exhibe este comportamiento. Las hembras presentan mayor afinidad a zonas más cercanas de la costa (154) en relación con los machos (33), lo que les permitiría acceder a una mayor disponibilidad de presas y explicaría la segregación trófica observada.

No hay evidencia de cambios tróficos en *N. entemedor* por acción del desarrollo ontogénico. Cabrera-Meléndez (2017) documentó cambios tróficos ontogénicos en ACE, destacando las diferencias entre el grupo de edad 1 y 3, ya que los organismos de menor

edad tuvieron una contribución trófica similar de poliquetos, así como sipuncúlidos y en menor valor de crustáceos, mientras que, los organismos de mayor edad tienen un aporte trófico casi exclusivo de sipuncúlidos, que son organismos de mayor nivel trófico.

El nivel trófico de 3.85 estimado en *N. entemedor* fue constante en todas las categorías. Se evidenció diferencia significativa entre los niveles tróficos entre temporadas, lo cual es un indicativo de un mayor aporte de nitrógeno en la temporada cálida con respecto a la temporada fría. Todos los valores de los niveles tróficos corresponden con los valores reportados en ACE (Cabrera-Meléndez, 2017). Por lo tanto, basado en ambas técnicas tróficas se define a *N. entemedor* como una especie mesodepredadora que, además, actúa de presa de otros organismos, funcionando como un eslabón de enlace con niveles tróficos superiores de las cadenas tróficas marinas (Heithaus *et al.*, 2010; Vaudo & Heithaus, 2011). El nivel trófico estimado para *N. entemedor* es el más alto que se ha reportado en el género, previamente se han citado valores de 3.60 para *N. bacroftii* (Moreno *et al.*, 2009) y 3.65 para *N. leoparda* (Navia, 2013). Sin embargo, estos valores los identifica a todos como mesodepredadores y se encuentran dentro del rango de niveles tróficos reportados en batoideos (Ebert & Bizarro, 2007; Navia *et al.*, 2017).

La información proporcionada por ACE y AIE confirman que *N. entemedor* es un depredador bentónico costero, con una distribución batimétrica limitada. Su especialización marcada hacia sipuncúlidos y poliquetos, presas endobentónicas de poco o escaso movimiento, que viven enterradas en el sedimento (Goitein *et al.*, 1998; Dean & Motta, 2004), explicarían la ausencia de grandes migraciones y el pequeño nicho isotópico obtenido en Bahía de La Paz. Las especies del género *Narcine* en Florida, USA, también se distribuyeron a altas densidades en zonas pequeñas y bien definidas (Rudloe, 1989). Finalmente, *N. entemedor* por su táctica de captura de presas, que es realizada mediante excavaciones en el sedimento, podría ser una especie con un rol ecológico importante en las comunidades bentónicas marinas, dado su aporte a la bioturbación del sustrato marino, contribuyendo a la creación de sumideros como hábitats para otras especies y a los procesos de renovación de nutrientes de los ecosistemas marinos (Heithaus *et al.*, 2010; Spath *et al.*, 2013)

8.3.1.3. Composición isotópica de *R. steindachneri*

En Bahía de La Paz y el Golfo de California, valores de $\delta^{13}\text{C}$ superiores a -15‰ se consideran característicos de zonas oceánicas (Niño-Torres *et al.*, 2006; Mote-Herrera, 2011; Galindo-Rosado, 2014; Trejo-Ramírez, 2017). Por lo tanto, los promedios y la estrecha variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ en todas las categorías en que fueron agrupados los especímenes de *R. steindachneri*, la clasifican como una especie con movimientos entre hábitats costeros y oceánicos de Bahía de La Paz, pero con preferencias por las zonas oceánicas de dicha zona. Estas observaciones son consistentes a la estrategia de vida descrita en este batoideo, considerada como una especie de hábitos bentopelágicos, capaz de realizar migraciones ligadas a la búsqueda de áreas de cría y reproducción en Bahía de La Paz (Robertson & Allen, 2015; Burgos-Vázquez *et al.*, 2018), en donde, se observa una predominancia de organismos inmaduros que ingresan a la bahía en enero y de organismos maduros que se agregan en verano con fines reproductivos (copulación y alumbramiento) y abandonan la bahía en otoño-invierno, dejando a nuevos reclutas que residen en el área hasta noviembre (Burgos-Vázquez *et al.*, 2018). En el presente estudio solo se obtuvo acceso a tres muestras de tejidos musculares de la época invernal, por lo tanto, no se pudo corroborar estos movimientos en ambas etapas de madurez sexual; no obstante, si se observa una mayor abundancia de inmaduros en la zona y de una agregación de adultos en la temporada cálida.

El número limitado de organismos de la temporada fría tampoco permitió inferir si esta especie es residente o no de Bahía de La Paz; sin embargo, ~43% del total de organismos utilizados en los estudios de Ehemann (2017) y de Burgos-Vázquez *et al.* (2018) fueron capturados en la época fría (comentarios personales), lo cual se puede interpretar como un indicador de que la población de *R. steindachneri* es residente de esta parte sudoccidental del Golfo de California, probablemente con movimientos y migraciones estacionales dentro de la misma Bahía de La Paz. En *R. bonasus*, una especie congénere que habita en el Atlántico occidental, se ha documentado comportamientos poblacionales distintos, registrando residencia anual en poblaciones de Charlotte Harbor y Tampa Bay (Florida, USA) (Collins *et al.*, 2008; Poulakis, 2013; Poulakis *et al.*, 2017) y poblaciones con migraciones dentro del Golfo de México (Craig *et al.*, 2010; Ajemian & Powers, 2016).

Los cambios poblacionales en esta especie están sujetos a condiciones específicas en los factores ambientales (temperatura, salinidad, niveles de oxígeno), a áreas con mayor productividad de invertebrados bentónicos (presas) y zonas con mayores probabilidades de supervivencia a la depredación, lo que les permite establecerse en áreas específicas durante todo el año o a migrar en la búsqueda de lugares óptimos para la cría y reproducción (Craig *et al.*, 2010; Ajemian & Powers, 2016).

Es posible que las poblaciones de *R. steindachneri* del Golfo de California, al igual que su congénere, muestren divergencia en el uso de hábitat, dada la heterogeneidad de las características abióticas de esta zona (Merrifield & Winant, 1989; Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991; Contreras-Catala *et al.*, 2015; Mercado-Santana *et al.*, 2017). Por lo tanto, es necesario incrementar los estudios poblacionales en esta especie incluyendo estudios de movimientos y uso de hábitats, así como la evaluación de variables ambientales (salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, clorofila, entre otros) con la finalidad de dilucidar los patrones de distribución de esta especie en la región.

El rango reducido de valores en la composición isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ muestra a *R. steindachneri* como un depredador especialista, que consume presas de un solo nivel trófico, posiblemente pequeños crustáceos malacostráceos (isópodos, anfípodos, cangrejos y camarones) y bivalvos. Estas observaciones son consistentes en ambos géneros y en todo su desarrollo ontogénico. Esta especialización trófica, al parecer, es un patrón constante en la especie. Ehemann (2017) en un estudio sobre el nicho trófico de la especie en Bahía de La Paz, de 310 estómagos analizados, menos del 3% presentaron contenido estomacal, mostrando una dominancia por misidáceos del género *Mysidium* (PSIRI = 77.87%) y gasterópodos del género *Cylichna* (PSIRI = 21.90%). Sin embargo, dado a la limitación de la muestra, los resultados de este estudio deben tomarse con precaución (Ehemann, 2017). El único indicio que aparentemente es constata con otros estudios es la especialización trófica, pero difiere de las presas frecuentemente consumidas, ya que en el Pacífico mexicano *R. steindachneri* se especializa principalmente en bivalvos y en menor grado en equinodermos (Díaz-Carballido; 2011; Simental-Anguiano, 2011; Navarro-González; *et al.*, 2012; Ramírez-Rodríguez, 2014). Mediante el análisis de los modelos mixtos bayesianos se pudo observar un posible

consumo homogéneo de los grupos de presas evaluados, con mayor predominancia por crustáceos malacostráceos pequeños (isópodos, anfípodos, cangrejos, camarones) y bivalvos. Sin embargo, por no contar con misidáceos (Ehemann, 2017), ni bivalvos de mayor tamaño como las especies de la familia Corbulidae y Tellinidae, (Díaz-Carballido, 2011; Simental-Anguiano, 2011; Ramírez-Rodríguez, 2014) ni equinodermos (Navarro-González *et al.*, 2012) los resultados se deben interpretar con precaución.

Hembras y machos presentan el mismo uso de hábitat y el mismo consumo por presas de igual nivel trófico (isópodos, anfípodos, cangrejos y bivalvos). Omori y Fisher (2017) reportaron segregación por el uso de hábitat en *R. bonasus*, con una migración más larga y lejana de la Bahía de Chesapeake de los machos, en relación a las hembras. Dichos autores plantearon dos hipótesis: 1) reducción de la competencia intraespecífica en recursos espaciales y tróficos de los machos, tanto con hembras como con organismos juveniles y 2) capacidad de los machos por explotar otras áreas con presas de alta calidad en aguas más frías, a diferencia de las hembras que pueden restringirse en aguas más cálidas para el desarrollo embrionario y disminución del estrés fisiológico por migración. La falta de segregación en *R. steindachneri* podría ser un efecto de la alta abundancia de invertebrados en Bahía de La Paz, en especial de las principales presas reportadas para la especie, como lo son: bivalvos y equinodermos (Holguín-Quiñones & García-Domínguez, 1997; Solís-Marín *et al.*, 1997), el cual reduciría la competencia intraespecífica y las probabilidades de migrar en la búsqueda de recursos alimenticios.

En el análisis ontogénico no se evidenció segregación trófica, derivado probablemente por un consumo de presas de similar nivel trófico (isópodos, bivalvos, anfípodos y cangrejos) que se mantiene constante durante su desarrollo etario. Del mismo modo no se observó segregación por el uso de hábitat entre inmaduros y maduros. La aparente agregación espacial es inferida a partir de datos exclusivamente de la temporada cálida, por lo que es probable que esta condición cambie si se contara con más datos de la temporada fría, ya que los maduros finalizada la época de reproducción, migran hacia aguas más profundas y los inmaduros dominan zonas más costeras, al ser utilizadas como un hábitat de crianza (Burgos-Vázquez *et al.*, 2018). Se ha reportado una agregación reproductiva de los organismos maduros en época de verano, ya que se

acercan hacia zonas más cercanas a la costa para utilizarlas como áreas de cópula y alumbramiento (Burgos-Vázquez *et al.*, 2018).

Comprender la posición trófica de los batoideos en esencial para entender el papel ecológico que ejercen en sus ecosistemas (Heithaus *et al.*, 2010; Vaudo & Heithaus, 2011). El nivel trófico estimado en la especie fue de 3.22. Se observaron diferencias significativas entre los niveles tróficos de los grupos de edades 1 y 2, a causa de un incremento del $\delta^{15}\text{N}$ durante el desarrollo ontogénico. Todos los valores resultantes en los subgrupos identifican a este batoideo como un mesodepredador, el cual tiene una función de enlace entre niveles inferiores y superiores de las redes tróficas de Bahía de La Paz (Barría *et al.*, 2015). Estudios de niveles tróficos en batoideos (Ebert & Bizarro, 2007; Navia *et al.*, 2017) muestran a este depredador como uno de los batoideos con uno de los niveles tróficos más bajos del grupo (3.4 a 4.2). La posible contribución de consumidores secundarios de niveles tróficos bajos como pequeños crustáceos malacostráceos: misidáceos (ACE; Ehemann, 2017), isópodos, anfípodos cangrejos y camarones (AIE) y de consumidores primarios como bivalvos (AIE), causaría que *R. steindachneri* ocupe las posiciones más bajas dentro del grupo de los batoideos. Esto coincide con *R. bonasus* con un nivel trófico de 3.4, a causa de un consumo preferencial de equinodermos y bivalvos (Bornatowski *et al.*, 2014).

Ehemann (2017) ante un elevado número de estómagos vacíos de *R. steindachneri*, propone cuatro hipótesis para explicar el elevado índice de vacuidad: 1) Hábitos de alimentación de la especie, 2) Fisiología para una rápida digestión, 3) Ubicación geográfica de los ejemplares capturados o 4) Eversión estomacal natural debido al estrés de captura.

Debido a que los resultados de los modelos mixtos bayesianos no son concluyentes, a raíz de lo propuesto por Ehemann y de los resultados obtenidos en AIE, consideramos que la explicación del elevado índice de vacuidad se podría centrar en dos hipótesis:

- 1) Tomando en consideración que el autor explica que la zona de captura (costa oriental de la isla Espíritu Santo) probablemente no sea una zona óptima de alimentación, debido a los valores de baja riqueza y abundancia de la fauna malacológica en esta zona

específica (González-Media *et al.*, 2006; Guzmán-Méndez, 2009). Considerando que la especie en estudio mantiene la especialización trófica hacia moluscos observada anteriormente (Díaz-Carballido, 2011; Simental-Anguiano, 2011; Ramírez-Rodríguez, 2014), proponemos que esta hipótesis podría descartarse, ya que dada las evidencias de posibles movimientos poblacionales de la especie en Bahía de La Paz, la costa oriental de la isla Espíritu Santo podría no corresponder a una zona de alimentación o al menos no ser la única zona de la bahía que utilice la especie para alimentarse. Esto se puede respaldar por la alta heterogeneidad ambiental presente en Bahía de La Paz, producto de la existencia de un gran número de hábitats (zonas rocosas, playas arenosas, zonas lagunares, antiestuarios, manglares y comunidades coralinas), los cuales otorgan las características necesarias para ser uno de los ecosistemas más productivos y de mayor riqueza de especies en el Golfo de California (principalmente de invertebrados) (Santamaría del Ángel *et al.*, 1994; Holguín Quiñones & García-Domínguez, 1997; Solís-Marín *et al.*, 1997).

2) La posible preferencia trófica de *R. steindachneri* en Bahía de La Paz hacia pequeños crustáceos malacostráceos, que ya ha sido documentada en *R. bonasus* (Collins *et al.*, 2007; Ajemian & Powers, 2012), junto a la probable fisiología de rápida digestión en la especie, anteriormente abordada por Ehemann (2017), sería una de las hipótesis más plausibles para explicar el alto índice de vacuidad observado. Por lo tanto, combinando lo postulado por el autor, los posibles movimientos de la especie observados en el presente estudio y el proceso mecánico de manipulación y trituración que reduce las presas a pequeños trozos, reportado en el género (Navarro-González, 2011; Maschner, 2000), podemos determinar que la especie podría tener un metabolismo acelerado, es decir, una digestión más rápida por las secreciones continuas de ácidos estomacales que mantienen niveles de pH muy bajos (Cortés *et al.*, 2008; Leight *et al.*, 2017). Con esto pueden degradar fácilmente las especies de crustáceos malacostráceos pequeños capturados diariamente, dejando una ventana de tiempo muy corta para obtener contenidos estomacales que ayuden a la descripción de la alimentación en la especie. Esto se apoya en la evidencia en que especies análogas a las descritas, como el krill y tejidos blandos de almejas presentan una digestión más rápida que poliquetos y peces en *Raja erinacea* (Nelson & Ross, 1995).

8.3.2. Relaciones interespecíficas

El amplio rango de $\delta^{13}\text{C}$ observado en *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri*, sugiere un uso de hábitat que abarca zonas costeras y oceánicas dentro de La Bahía de La Paz. Estos resultados, coinciden con lo descrito anteriormente en el análisis de distribución batimétrica (profundidades de captura de estos depredadores), puesto que se observó que estas especies tienen preferencia hacia determinadas zonas. De tal manera que el uso combinado de los datos de profundidad de las especies con los resultados de las firmas isotópicas, permite inferir comportamientos distintos en estos depredadores. 1) *N. entemedor* es una especie con distribución preferencial hacia áreas más próximas a la costa. 2) *H. dipterurus* es la especie con el uso de hábitat más extendido en la zona, principalmente por las variaciones intraespecíficas ontogénicas, ya que los juveniles tienden a ocupar hábitats más someros (lo que explica las similitudes del $\delta^{13}\text{C}$ entre juveniles y grupos de edad 1 de *H. dipterurus* y *N. entemedor*), mientras que los adultos migran hacia aguas más profundas (lo que explica las similitudes del $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos de edad 2 de *H. dipterurus* y *R. steindachneri*). No obstante, los promedios generales de la señal de carbono muestran que la especie es más frecuente en zonas costeras de mayor profundidad, comportamiento que la hace distinta de los otros dos batoideos y 3) *R. steindachneri* es una especie que, a pesar de ser encontrada en este estudio en zonas cercanas a las playas, las señales isotópicas indican que tienen mayor afinidad hacia ambientes oceánicos de Bahía de La Paz (AIE), lo cual posiblemente sea un indicio de una migración activa de la especie entre hábitats costeros y oceánicos de la zona (probablemente diaria).

Por otra parte, la variación isotópica de nitrógeno en estos depredadores revela una explotación trófica hacia una amplia diversidad de recursos alimentarios, los cuales pertenecen al menos a dos niveles tróficos de las comunidades marinas de Bahía de La Paz. En este caso a través de ACE y AIE se determinó que *N. entemedor* se distingue de los demás batoideos en todas las categorías, presentando valores superiores que indican que es un especialista de presas de niveles tróficos más altos como sipuncúlidos y poliquetos, sin dejar de lado el consumo de peces (grupo de mayor nivel trófico que la mayoría de invertebrados; Cabrera-Meléndez, 2017). Mientras que *H. dipterurus* y *R.*

steindachneri muestran un consumo de presas de similar posición trófica en todas las categorías evaluadas, lo cual pueda ser explicado por el consumo especializado de especies de bivalvos (Díaz-Carballido, 2011; Simental-Anguiano, 2011; Ramírez-Rodríguez, 2014; Restrepo-Gómez, 2016). Sin embargo, estas similitudes no necesariamente pueden ser un reflejo de un consumo de especies presas en común, debido a: 1) La divergencia de las estrategias tróficas entre especies, identificando a *R. steindachneri* como un depredador especialista de pequeños crustáceos malacostráceos como misidáceos (ACE; Ehemann, 2017), isópodos, anfípodos, cangrejos y camarones (AIE) y a *H. dipterurus* como un depredador generalista capaz de cubrir sus requerimientos energéticos a través de la explotación de múltiples grupos de presas isotópicamente distintas (Shiple *et al.*, 2018) como bivalvos, estomatópodos (ACE; Restrepo-Gómez, 2016), sipuncúlidos y camarones (AIE) y/o 2) Los resultados de la combinación de las señales isotópicas de carbono y nitrógeno, que muestran que ambas especies se alimentan del mismo nivel trófico, pero capturando a sus presas en diferentes hábitats de Bahía de La Paz.

La ausencia de sobreposición entre *N. entemedor* y *R. steindachneri* fueron causadas por la divergencia en las señales isotópicas de carbono y nitrógeno, mostrando a *N. entemedor* como una especie que a diferencia de *R. steindachneri* habita en zonas más cercanas a la costa y se alimenta de presas de niveles tróficos más altos. Por otra parte, al tener nichos isotópicos estrechos (reducido rango de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) *N. entemedor* y *R. steindachneri* presentaron baja sobreposición del nicho con respecto a *H. dipterurus*; por el contrario, al ser esta la especie con el mayor rango tanto en $\delta^{13}\text{C}$, como en $\delta^{15}\text{N}$, su nicho mostró una alta superposición con los nichos de *N. entemedor* y *R. steindachneri*, lo cual demuestra una gran capacidad de uso de los recursos espaciales y tróficos. Esta información aporta evidencia de una partición de recursos debido al consumo de presas de diferentes señales isotópicas y al uso de diferentes zonas de alimentación, lo que facilita la coexistencia de estos depredadores en Bahía de La Paz (Ross, 1986; Chase & Leibold, 2003; Pianka, 2011).

Muchos estudios señalan que el reparto de los recursos es una característica común en batoideos simpátricos, mostrando que el fraccionamiento del nicho trófico y espacial son

los ejes del nicho, en que las especies de batoideos simpátricos más fácilmente fraccionan para poder coexistir en un mismo tiempo y espacio determinado (Platell *et al.*, 1998; Brickle *et al.*, 2003; White *et al.*, 2004; Marshall *et al.*, 2008; Barbini *et al.*, 2012; Navarro-González *et al.*, 2012; Espinoza *et al.*, 2015; Bangley & Rulifson, 2017; Navia *et al.*, 2017; Viana *et al.*, 2017; Yemiskan *et al.*, 2017; Rastgoo *et al.*, 2018), tal como se observó en el presente estudio. De esta manera, se sugiere que el fraccionamiento del nicho observado es el principal mecanismo de coexistencia entre estas especies en Bahía de La Paz (Jacksic, 2007).

En todos los subgrupos evaluados la sobreposición media del nicho isotópico entre las especies, fue constante. Sin embargo, los niveles de sobreposición entre *H. dipterurus* y *N. entemedor* en los grupos de edad 1 y 2 fueron los únicos subgrupos que mostraron un comportamiento opuesto al estimativo general, ya que la probabilidad de encontrar un individuo de *H. dipterurus* en el nicho de *N. entemedor* en estos subgrupos fue bajo. Esto se debe a las variaciones intraespecíficas de cada especie, ya que en el grupo de edad 1, *H. dipterurus* y *N. entemedor* es la etapa en la que estos organismos se encuentran en zonas más cercanas a la costa y presentan una alimentación basada en presas de menor nivel trófico, por lo tanto, es en este grupo que estas especies presentan los promedios isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, más bajos, lo cual reduce el tamaño de las elipses y por lo tanto el área de sobreposición se reduce; mientras que en el grupo de edad 2 la reducción del tamaño de la elipse de *H. dipterurus* contribuyó a la baja sobreposición interespecífica. Por lo tanto, se sugiere que las características intrínsecas de cada subgrupo pueden alterar los niveles de sobreposición entre especies (e.g. preferencias por determinados hábitats, migraciones; Chase & Leibold, 2003).

Los resultados obtenidos resaltan la importancia de evaluar a nivel intra e interespecífico, cuál es la variación del uso de los recursos al considerar los factores biológicos de las especies (sexos, estados de madurez sexual o grupos de edades), lo cual es útil para proporcionar una resolución más detallada de los niveles de competencia, de los factores que impulsan la coexistencia entre especies y de los roles funcionales durante las etapas de vida cada depredador (Navia *et al.*, 2017; Páez-Rosas *et al.*, 2018). De esta manera,

se acepta la hipótesis de este estudio, ya que estos factores evaluados promueven el fraccionamiento y uso diferencial del nicho entre estas especies.

Todas las especies se clasificaron como mesodepredadores, debido al consumo de presas pertenecientes al orden de los consumidores primarios y secundarios (Restrepo-Gómez, 2016; Cabera-Meléndez, 2017; Ehemann, 2017). El aporte energético de las presas consumidas modifica los niveles tróficos de estos batoideos, son mayores en *N. entemedor* (consumo de sipuncúlidos poliquetos y peces) y menores en *H. dipterurus* y *R. steindachneri* (probablemente por el consumo dominante de bivalvos y crustáceos malacostráceos (ACE; Restrepo-Gómez, 2016; Cabera-Meléndez, 2017; Ehemann, 2017, AIE). De esta manera, en las comunidades marinas de Bahía de La Paz, *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri* desempeñan un rol ecológico de depredación y control, principalmente de las poblaciones de invertebrados y a su vez, son un grupo relevante en las redes tróficas ya que son presas de depredadores de niveles tróficos superiores (Vaudo & Heithaus, 2011; Galindo-Arana, 2016; Poulakis *et al.*, 2017).

González-González (2018), clasificó la comunidad de batoideos de la Bahía de La Paz sobre la base de diversos rasgos de historia de vida, en ocho grupos funcionales, de los cuales, las tres especies en estudio integraron tres grupos funcionales bien definidos por su estrategia de vida. El presente estudio ratifica en cierto modo dicho arreglo, principalmente por las estrategias tróficas que provocan la ausencia de redundancia funcional entre estas especies, dentro de la estructura comunitaria de la zona de estudio. De esta manera queda descartada la hipótesis planteada sobre la integración de dos grupos funcionales según sus aspectos tróficos, las cuales se pensó que la integraban *H. dipterurus* y *R. steindachneri* en un mismo grupo y de *N. entemedor* en otro grupo.

Cabe resaltar que la mayor riqueza de presas (Restrepo-Gómez, 2016), el probable acceso a una mayor disponibilidad y abundancia de presas y el amplio rango de utilización del hábitat, demuestran que *H. dipterurus* es un depredador dominante y de mayor importancia en la estructura comunitaria de Bahía de La Paz (González-González, 2018). Estas condiciones en el aprovechamiento de los recursos en la zona, permiten a este depredador mantener altas abundancias anuales y superiores a las de otros batoideos (González-González, 2018). La especialización trófica, el estrecho uso de

hábitat y los movimientos limitados de *N. entemedor*, sugieren que es una especie susceptible a cambios por efectos antropogénicos (e.g. sobrepesca y contaminación) y por degradación de sus hábitats (e.g. calentamiento y acidificación de los océanos), componentes capaces de alterar la capacidad ecológica de los ecosistemas costeros, afectando principalmente a la disponibilidad de las poblaciones de sus presas (migraciones y/o agotamiento) (Lotze *et al.*, 2006; Ferreti *et al.*, 2010; Sale *et al.*, 2014). De la misma manera, a pesar de que *R. steindachneri* es una especie con mayor movimiento a diferencia de *N. entemedor*, el bajo potencial reproductivo y tasa de crecimiento poblacional documentado en la especie (Pabón-Aldana, 2016; Burgos-Vázquez *et al.*, 2018), que incluye baja fecundidad (una cría), largo periodo de gestación (10 a 14 meses) y madurez tardía (Burgos-Vázquez *et al.*, 2018), demuestran también el alto grado de vulnerabilidad ante las posibles condiciones adversas mencionadas anteriormente.

9. CONCLUSIONES

La disimilitud trófica interespecífica entre *H. dipterurus* y *N. entemedor* es efecto de las presas dominantes en sus respectivas dietas. En el primer caso por un elevado consumo sobre moluscos bivalvos y en el segundo por una marcada preferencia sobre gusanos sipuncúlidos, efecto recurrente en las diferentes categorías analizadas.

La evaluación intraespecífica de la sobreposición del nicho isotópico entre las diferentes categorías, originó resultados similares entre las temporadas y entre los sexos (alta sobreposición del nicho isotópico) y diferentes en la evaluación de los factores ontogénicos, a causa de características intrínsecas de cada fase ontogénica según la especie evaluada.

En las tres especies de batoideos estudiadas en el presente estudio se identificaron diferentes estrategias de vida en Bahía de La Paz. 1) *H. dipterurus* se trata de una especie generalista, con el mayor acceso y diversidad de presas, principalmente de bivalvos y estomatópodos. Es la especie con mayor uso de hábitat, lo cual la faculta para moverse entre varias zonas de alimentación, incluyendo áreas cercanas a la costa y áreas de mayor profundidad. 2) *N. entemedor* es un depredador especialista, con un espectro de presas muy restringido, con un consumo casi exclusivo de sipuncúlidos y poliquetos. Sus zonas de alimentación se restringen prácticamente a la zona costera. 3) *R. steindachneri* es un depredador especialista, probablemente de consumidores secundarios de bajo nivel trófico (pequeños crustáceos malacostráceos), con una amplia migración asociada a la reproducción, la cual le permite moverse entre zonas costeras y oceánicas, pero con mayor preferencia hacia zonas más profundas.

Los factores biológicos intra e interespecíficos evaluados en el presente estudio condicionaron el fraccionamiento del nicho trófico entre las especies, identificando un cambio en la sobreposición del nicho entre *H. dipterurus* y *N. entemedor* por efecto de las características intrínsecas de cada subgrupo

Las tres especies, de acuerdo al consumo de presas endobentónicas, epibentónicas y bentopelágicas, se identificaron como mesodepredadores, las cuales son capaces de

regular las poblaciones de presas, principalmente de invertebrados, a través de la depredación, simultáneamente son presas potenciales de depredadores de niveles más altos en las redes tróficas de Bahía de La Paz.

El acceso diferencial a los grupos de presas, la especialización trófica y la ocupación preferencial de zonas de alimentación, en su conjunto, explican la ausencia de redundancia ecológica entre estas especies, identificándolas como representantes de diferentes grupos funcionales que ejercen roles ecológicos diferentes en la estructura trófica de Bahía de La Paz.

La repartición de los recursos espaciales y tróficos entre *H. dipterurus*, *N. entemedor* y *R. steindachneri*, son las principales estrategias usadas por los batoideos para facilitar la coexistencia en Bahía de La Paz.

10. RECOMENDACIONES

Obtener muestras de tejido muscular de la temporada fría en *R. steindachneri*, dado que no se pudieron obtener en el presente estudio y podrían contribuir a la información sobre uso de hábitat, posibles migraciones y aspectos tróficos de esta especie en la zona, así como a las relaciones interespecíficas. Cabe destacar que las muestras se pueden obtener a través de técnicas no letales, lo que ayudaría a la conservación de la especie.

Continuar con muestreos para la búsqueda y recolección de potenciales presas que permitan obtener los tejidos musculares de las presas identificadas en los contenidos estomacales y de más especies no sólo de invertebrados sino también de peces. De la misma forma, se recomienda incluir zonas con mayor profundidad dentro de la zona de la Bahía de La Paz.

Realizar estudios anuales que combinen telemetría acústica pasiva e isótopos estables con matrices de recambio isotópico más acelerado (e.g. sangre), como una alternativa que permita documentar el uso de hábitat de estos batoideos, tomando en cuenta la evaluación de los factores biológicos y temporales. De tal manera, que complemente las observaciones y explicaciones que se reportaron en el presente estudio.

Implementar un monitoreo continuo, que abarque más zonas, más batoideos y con la evaluación de otros ejes del nicho (e.g. actividad nictémera, influencia de las mareas, etc.), como un medio para observar cuáles son las interacciones con otros depredadores de la taxocenosis y comprobar si el fraccionamiento por el uso de los recursos está influenciado por otras dimensiones del nicho en Bahía de La Paz.

Abogamos por el uso de estos datos para la elaboración de modelos ecosistémicos, que permitan dilucidar el papel de estas especies en las redes tróficas de Bahía de La Paz.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Ajemian, M.J., & S.P. Powers. 2012. Habitat-specific feeding by cownose rays (*Rhinoptera bonasus*) of the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1), 79-97.
- Ajemian, M.J. & S.P. Powers. 2016. Seasonality and ontogenetic habitat partitioning of cownose rays in the northern Gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts*, 39(4): 1234-1248.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. *Ecosystems of the World*, 26: 427-449.
- Álvarez-Borrego, S. & J.R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. *The gulf and peninsular province of the Californias*, 47: 555-567.
- Amariles, D.F., A.F. Navia & A. Giraldo. 2017. Food resource partitioning of the *Mustelus lunulatus* and *Mustelus henlei* (Elasmobranchii: Carcharhiniformes). *Environmental Biology of Fishes*, 100(6): 717-732.
- Aurioles-Gamboa, D., N. Silverberg & F. Aguirre-Bahena. 2017. Possible relation between enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ in the top predator *Zalophus californianus* and the expansion of the oxygen minimum zone. *Marine Biology*, 164(8): 157.
- Ballantyne, J.S. 2015. Metabolism of elasmobranchs (Jaws II). 395-456, *In*: Chadwick, R.E., A.P. Farrell & C.J. Brauner (Eds.). *Fish Physiology*, vol. 34. Academic Press.
- Bangley, C.W. & R.A. Rulifson. 2017. Habitat partitioning and diurnal-nocturnal transition in the elasmobranch community of a North Carolina estuary. *Bulletin of Marine Science*, 93(2): 319-338.
- Barbini, S.A. & L.O. Lucifora. 2012. Feeding habits of a large endangered skate from the south-west Atlantic: the spotback skate, *Atlantoraja castelnaui*. *Marine and Freshwater Research*, 63(2): 180-188.
- Barbini, S.A., D.E. Sabadin & L.O. Lucifora. 2018. Comparative analysis of feeding habits and dietary niche breadth in skates: the importance of body size, snout length, and depth. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1-12.
- Barragán, J.S. & M.E. Hendrick. 1986. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico mexicano. Universidad Nacional Autónoma de México. México 227 pp.

- Barría, C., J. Navarro, M. Coll, U. Fernandez-Arcaya & R. Sáez-Liante. 2015. Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(1): 114-119.
- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73: 1007-1012.
- Beaudoin, C.P., E.E. Prepas, W.M. Tonn, L.I. Wassenaar & B.G. Kotak. 2001. A stable carbon and nitrogen isotope study of lake food webs in Canada's Boreal Plain. *Freshwater Biology*, 46(4): 465-477.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend (Eds). 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3ra ed. Blackwell Science Ltd. 1068 pp.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology, from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. Australia. 738 pp.
- Bizarro, J.J. 2005. Fishery biology and feeding ecology of rays in Bahía Almejas, Mexico. Tesis de Maestría. San Francisco State University. USA. 468 pp.
- Bizzarro, J.J. & G.M. Cailliet. 2004. Diet, feeding ecology, and ecomorphology of the dominant ray species in Bahía Almejas (Baja California Sur, Mexico), 26-31. En: *20th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society*.
- Bizarro, J.J., H.J. Robinson, C.S. Rinewalt & D.A. Ebert. 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. 91-114, In: Ebert D.A. & J.A. Sulikowski (Eds.). *Biology of Skates. Developments in Environmental Biology of Fishes*, vol 27. Springer, Dordrecht.
- Blanco-Parra, M.P., F. Galván-Magaña, J.F. Márquez-Farías & C.A. Niño-Torres. 2012. Feeding ecology and trophic level of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, inferred from stable isotopes and stomach contents analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1): 65-77.
- Braccini, J.M. & J.E. Perez. 2005. Feeding habits of the sand skate *Psammobatis extenta* (Garman, 1913): sources of variation in dietary composition. *Marine and Freshwater Research*, 56(4): 395-403.
- Brett, M.T. 2014. Resource polygon geometry predicts Bayesian stable isotope mixing model bias. *Marine Ecology Progress Series*, 514: 1-12.

- Brickle, P., V. Laptikhovsky, J. Pompert & A. Bishop. 2003. Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands' shelf. *Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(5): 1119-1125.
- Brusca, R.C., L.T. Findley, P.A. Hastings, M.E. Hendrickx, J.T. Cosio & A.M. van der Heiden. 2005. Macrofaunal diversity in the Gulf of California. 179-202, *In: Cartron, J.L.E., G. Ceballos & R.S. Felger (Eds.). Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press.
- Bornatowski, H., N. Wosnick, W.P.D. do Carmo, M.F.M. Corrêa & V. Abilhoa. 2014. Feeding comparisons of four batoids (Elasmobranchii) in coastal waters of southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(7): 1491-1499.
- Brinton, C.P. & M.C. Curran. 2017. Tidal and diel movement patterns of the Atlantic stingray (*Dasyatis sabina*) along a stream-order gradient. *Marine and Freshwater Research*, 68(9): 1716-1725.
- Brown, S.C., J.J. Bizzarro, G.M. Cailliet & 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): 3-20.
- Bucking, C. 2015. Feeding and digestion in elasmobranchs: tying diet and physiology together. 347-394, *In: Chadwick, R.E., A.P. Farrell & C.J. Brauner (Eds.). Fish Physiology*, vol. 34. Academic Press.
- Bunn, S.E., N.R. Loneragan & M.A. Kempster. 1995. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: Implications for food-web studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography*, 40(3): 622-625.
- Burgess, K.B. & M.B. Bennett. 2017. Effects of ethanol storage and lipid and urea extraction on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotope ratios in a benthic elasmobranch, the bluespotted maskray *Neotrygon kuhlii*. *Journal of Fish Biology*, 90(1): 417-423.

- Burgos-Vázquez, M.I., P.A. Mejía-Falla, V.H. Cruz-Escalona & N.J. Brown-Peterson. 2017. Reproductive Strategy of the Giant Electric Ray in the Southern Gulf of California. *Marine and Coastal Fisheries*, 9(1): 577-596.
- Burgos-Vázquez M.I., V.E. Chávez-García, V.H. Cruz-Escalona, A.F. Navia & P.A. Mejía-Falla. 2018. Reproductive strategy of the Pacific cownose ray *Rhinoptera steindachneri* in the southern Gulf of California. *Marine and Freshwater Research*. <https://doi.org/10.1071/MF18096>. 14 pp.
- Cabrera Meléndez, P. 2017. Hábitos alimentarios de *Narcine entemedor* en la Bahía de La Paz, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 64 pp.
- Carlisle, A.B., S.Y. Litvin, D.J. Madigan, K. Lyons, J.S. Bigman, M. Ibarra & J.J. Bizzarro. 2016. Interactive effects of urea and lipid content confound stable isotope analysis in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(3): 419-428.
- Carmona-Sánchez, A. 2017. Edad y crecimiento de la raya látigo *Dasyatis dipterura* (Jordan & Gilbert, 1880) en la Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 70 pp.
- Chase, J.M. & M.A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press. 94 pp.
- Chávez-Sánchez, T. 2012. Composición y abundancia de especies de florecimientos macroalgales y su relación con variables ambientales en la Ensenada de La Paz, Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Baja California Sur. México. 70 pp.
- Churchill, D.A., M.R. Heithaus, J.J. Vaudo, R.D. Grubbs, K. Gastrich & J.I. Castro. 2015. Trophic interactions of common elasmobranchs in deep-sea communities of the Gulf of Mexico revealed through stable isotope and stomach content analysis. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 115: 92-102.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, 18(1): 117-143.

- Collins, A.B., M.R. Heupel, R.E. Hueter & P.J. Motta. 2007. Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 135-144.
- Collins, A.B., M.R. Heupel & C.A. Simpfendorfer. 2008. Spatial distribution and long-term movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within an estuarine river. *Estuaries and Coasts*, 31(6): 1174-1183.
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42(4): 710-723.
- Contreras-Catala, F., L. Sánchez-Velasco, E. Beier & V.M. Godínez. 2015. Efectos de un remolino de mesoescala sobre la distribución de larvas de peces mesopelágicas en el Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 50(3): 575-582.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 726-738.
- Cortés, E., Y.P. Papastamatiou, J.K. Carlson, L. Ferry-Graham, B.M. Wetherbee, J.E.P. Cyrino... & B.G. Kapoor. 2008. An overview of the feeding ecology and physiology of elasmobranch fishes. In: *Feeding and digestive functions of fishes*, 393-443. CRC Press.
- Craig, J.K., P.C. Gillikin, M.A. Magelnicki & L.N. May. 2010. Habitat use of cownose rays (*Rhinoptera bonasus*) in a highly productive, hypoxic continental shelf ecosystem. *Fisheries Oceanography*, 19(4): 301-317.
- Dale, J.J., N.J. Wallsgrove, B.N. Popp & K.N. Holland. 2011. Nursery habitat use and foraging ecology of the brown stingray *Dasyatis lata* determined from stomach contents, bulk and amino acid stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 433: 221-236.
- Day, J. W. Jr., C. A. S. Hall, W.M. Kemp & A. Yañez-Arancibia. 1989. Estuarine ecology. John-Wiley & Sons. E.U.A. 558 pp.
- da Silva, J.C., E.A. Gubiani, M.P. Neves & R.L. Delariva. 2017. Coexisting small fish species in lotic neotropical environments: evidence of trophic niche differentiation. *Aquatic Ecology*, 51(2): 275-288.

- Dean, M.N. & P.J. Motta. 2004. Feeding behavior and kinematics of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). *Zoology*, 107(3): 171-189.
- Dean, M.N., C.D. Wilga & A.P. Summers. 2005. Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanisms in cartilaginous fishes. *Biology Letters*, 1(3): 357-361.
- de León-González, J.A., J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V. Solís-Weiss. 2009. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 771 pp.
- 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): 277-290.
- DeNiro, M.J. & S. Epstein. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 197(4300): 261-263.
- DeNiro, M.J. & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 42(5): 495-506.
- DeNiro, M.J. & S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3): 341-351.
- Díaz-Carballido, P.L.D. 2011. Hábitos alimenticios de juveniles de la raya tecolote *Rhinoptera steindachneri* (Evermann y Jenkins, 1892) en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar. Oaxaca. México. 78 pp.
- Ebert, D.A. & J.J. Bizzarro. 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes*, 80(2-3): 221-237.
- Ebert, D.A., P.D. Cowley & L.J.V. Compagno. 1991. A preliminary investigation of the feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the west coast of southern Africa. *South African Journal of Marine Science*, 10(1): 71-81.
- Ehemann, N. 2017. Nicho trófico de *Rhinoptera steindachneri* en Bahía de la Paz, Baja California Sur. México. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 46 pp.

- Ellis, J.R., M.G. Pawson & S.E. Shackley. 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 76(1): 89-106.
- Espinoza, M., S.E.M. Munroe, T.M. Clarke, A.T. Fisk & I.S. Wehrtmann. 2015. Feeding ecology of common demersal elasmobranch species in the Pacific coast of Costa Rica inferred from stable isotope and stomach content analyses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 470: 12-25.
- Ferreira, L.C. & C.M. Vooren. 2012. Diet of the lesser electric ray *Narcine brasiliensis* (Olfers, 1831) (Elasmobranchii, Narcinidae) in southern Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 7(1): 37-44.
- Ferretti, F., B. Worm, G.L. Britten, M.R. Heithaus & H.K. Lotze. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology letters*, 13(8): 1055-1071.
- 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 Greenland sharks. *Ecology*, 83(8): 2162-2172.
- Flores-Ortega, J.R., E. Godínez-Domínguez & G. González-Sansón. 2015. Ecología trófica de siete especies de batoideos (Batoidea) en el Pacífico Central Mexicano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 50(3): 521-533.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology New York: Springer. 521: 308 pp.
- Frisk, M.G. 2010. Life history strategies of batoids. *Sharks and their Relatives. II. Biodiversity, adaptive physiology, and conservation*. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 283-318.
- Galindo-Rosado, M.A. 2014. Composición Isotópica ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) durante el desarrollo ontogénico del tiburón piloto (*Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle 1839) en la zona oceánica del Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 98 pp.
- Galindo-Arana, E. 2016. Hábitos alimentarios y ecología trófica de los tiburones martillos (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) en la zona central del Pacífico colombiano. Tesis de Maestría. Universidad del Valle. Santiago de Cali. Colombia. 118 pp.

- Galván, D. E. J. Jañez & A. J. Irigoyen. 2016. Estimating tissue-specific discrimination factors and turnover rates of stable isotopes of nitrogen and carbon in the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Rajidae). *Journal of Fish Biology*, 89(2), 1258-1270.
- Gerking, S.D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press, San Diego, 416 pp
- Gilliam, D.S. & K.M. Sullivan. 1993. Diet and feeding habits of the southern stingray *Dasyatis americana* in the central Bahamas. *Bulletin of Marine Science*, 52(3): 1007-1013.
- Goitein, R., F.S. Torres & C.E. Sgnirini. 1998. Morphological aspects related to feeding of two marine skates *Narcine brasiliensis* Olfers and *Rhinobatos horkelli* Müller & Henle. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 20: 165-169.
- González-González, L.V. 2018. Diversidad de los peces batoideos de la zona sur de la isla Espíritu Santo, BCS. México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 97 pp.
- González-Medina, F.J., O.E. Holguin-Quiñones & G. De la Cruz-Agüero. 2006. Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 32(1A): 33-44.
- Grijalba-Bendeck, M., C. Polo-Silva, K. Acevedo, F. Moreno & D. Mojica. 2012. Aspectos tróficos y reproductivos de algunos batoideos capturados en Santa Marta, Mar Caribe de Colombia. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(2): 300-315.
- Guevara-Guillén, C., B. Shirasago-Germán & E.L. Pérez-Lezama. 2015. The influence of large-scale phenomena on La Paz Bay hydrographic variability. *Studies*, 25: 26 pp.
- Guzmán-Méndez, I.A. 2009. Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 100 pp.
- Hammerschlag, N. 2006. Osmoregulation in elasmobranchs: a review for fish biologists, behaviourists and ecologists. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39(3): 209-228.

- Hardin, G. 1969. Population, evolution, and birth control. Second Edition. Ed. Freeman San Francisco. 386 pp.
- Heithaus, M.R. 2004. Fish communities of seagrass meadows and associated habitats in Shark Bay, Western Australia. *Bull. Mar. Sci.*, 75: 79-99.
- Heithaus, M.R., A. Frid, J. Vaudo, B. Worm & A.J. Wirsing. 2010. Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. 325-356, *In: Carrier, J.C., J.A. Musick & M.R. Heithaus (Eds.). Sharks and their relative II. Biodiversity, adaptive, physiology and conservation.* CRC press.
- Heithaus, M.R., A.J. Wirsing & L.M. Dill. 2012. The ecological importance of intact top-predator populations: a synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. *Marine and Freshwater Research*, 63(11): 1039-1050.
- Hendrick, M.E., R.C. Brusca & L.T. Findley. 2005. *A distributional checklist of the Macrofauna of the Gulf of California, Mexico: Invertebrates.* Arizona-Sonora Desert Museum. 429 pp.
- Heupel, M.R., J.K. Carlson & C.A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*, 337: 287-297.
- Hobson, K.A., M.L. Gloutney & H.L. Gibbs. 1997. Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 75(10): 1720-1723.
- Holguín-Quiñones, O.E. & F. García-Domínguez. 1997. Lista anotada de las especies de moluscos recolectadas en la Bahía de La Paz, BCS. La Bahía de la Paz, Investigación y Conservación. UABCS/CICIMAR/Scripps Institution of Oceanography, La Paz, BCS, México. pp 93-117.
- Holt, R.D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (Supplement 2): 19659-19665.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 415-427.

- Hussey, N.E., M.A. MacNeil, J.A. Olin, B.C. McMeans, M.J. Kinney, D.D. Chapman & A.T. Fisk. 2012. Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of Fish Biology*, 80(5): 1449-1484.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of fish biology*, 17(4): 411-429.
- Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell & S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3): 595-602.
- Jacobsen, I.P. & M.B. Bennett. 2012. Feeding ecology and dietary comparisons among three sympatric *Neotrygon* (Myliobatoidei: Dasyatidae) species. *Journal of Fish Biology*, 80(5): 1580-1594.
- Jacobsen, I.P. & M.B. Bennett. 2013. A comparative analysis of feeding and trophic level ecology in stingrays (Rajiformes; Myliobatoidei) and electric rays (Rajiformes: Torpedinoidei). *PLoS One*, 8(8): e71348.
- Jaksic, F. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones UC. 336 pp.
- Jiménez, A., S.G. Marinone & A. Parés-Sierra. 2005. Efecto de la variabilidad espacial y temporal del viento sobre la circulación en el Golfo de California. *Ciencias marinas*, 31(2): 357-368.
- Kenrick, W. 1952. The sipunculid worms of California and Baja California. Proceedings of the United States National Museum. Smithsonian Institution. 102: 371-390.
- Kim, S.L., C.M. del Rio, D. Casper & P.L. Koch. 2012 Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study. *J. Exp. Biol.*, 215: 2495-2500.
- Kim, S.L. & P.L. Koch. 2012. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1): 53-63.
- Kneitel, J.M. & J.M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7(1): 69-80.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Addison Wesley, California. 620 pp.
- Last, P., G. Naylor, B. Séret, W. White, M. de Carvalho & M. Stehmann (Eds.). 2016. *Rays of the World*. Csiro Publishing. 1577 pp.

- Lavín, M.F., E. Beier & A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual. Contribuciones a la oceanografía física en México. *Monografía*, 3: 141-171.
- Lavín, M.F. & S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. 173-204, *In: Velasco-Fuentes, O.U., T.G. Shepherd, J. Sheinbaum & J. Ochoa (Eds.). Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics*. Springer, Dordrecht.
- Layman, C.A., M.S. Araujo, R. Boucek, C.M. Hammerschlag-Peyer, E. Harrison, Z.R. Jud, ... & D.M. Post. 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87(3): 545-562.
- Leigh, S.C., Y. Papastamatiou & D.P. German. 2017. The nutritional physiology of sharks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27(3), 561-585.
- Li, Y., Y. Zhang, N.E. Hussey & X. Dai. 2016. Urea and lipid extraction treatment effects on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in pelagic sharks. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 30(1): 1-8.
- Logan, J.M. & M.E. Lutcavage. 2010. Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644(1): 231-244.
- López-García, J., A.F. Navia, P.A. Mejía-Falla & E.A. Rubio. 2012. Feeding habits and trophic ecology of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. *Journal of Fish Biology*, 80(5): 1563-1579.
- Lotze, H.K., H.S. Lenihan, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R.G. Cooke, M.C. Kay, ... & J.B. Jackson. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312(5781): 1806-1809.
- Lucifora, L.O., V.B. García, R.C. Menni, A.H. Escalante & N.M. Hozbor. 2009. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research*, 24(1): 109-118.
- Mabragaña, E. & D.A. Giberto. 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthorn sand skate *P. rudis* Günther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 64(5): 1017-1027.

- Martínez del Rio, C., N. Wolf, S.A. Carleton & L.Z. Gannes. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, 84(1): 91-111.
- Matich, P., J.S. Ault, R.E. Boucek, D.R. Bryan, K.R. Gastrich, C.L. Harvey, ... & A.E. Rosenblatt. 2017. Ecological niche partitioning within a large predator guild in a nutrient-limited estuary. *Limnology and Oceanography*, 62(3): 934-953.
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39(4): 599-619.
- MacArthur, R.H. & E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916): 603-609.
- Maschner, R.P., 2000. Studies of the tooth strength of the Atlantic cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. MS Thesis, California State Polytechnic University. p. 54
- Marshall, A.D., P.M. Kyne & M.B. Bennett. 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *Journal of Fish Biology*, 72(4): 883-898.
- Mees, J. & M.B. Jones. 1997. The hyperbenthos. *Oceanography and Marine Biology* 35: 221-255.
- Menge, B. A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological Monographs* 65:21-74
- Mercado-Santana, J.A., E. Santamaría-del-Ángel, A. González-Silvera, L. Sánchez-Velasco, M.F. Gracia-Escobar, R. Millán-Núñez & C. Torres-Navarrete. 2017. Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem. *Environmental development*, 22: 18-29.
- Merrifield, M.A. & C.D. Winant. 1989. Shelf circulation in the Gulf of California: A description of the variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 94(C12): 18133-18160.
- McNaughton, S.J. & L.L. Wolf. 1984. *Ecología general*. Omega. 476 pp.
- Monreal-Gómez, M.A., A. Molina-Cruz & D.A. Salas-de-León. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *Journal of Marine Systems*, 30(3-4): 305-315.

- Moore, J.W. & B.X. Semmens. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, 11(5): 470-480.
- Mora-Zamacona, P. 2017. Estimación de la edad y el crecimiento individual de la raya eléctrica *Narcine entemedor* en la Bahía de La Paz, BCS. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 60 pp.
- Moreno, F., K. Acevedo, M. Grijalba-Bendeck, C. Polo-Silva & A.P. Acero. 2009. Espectro trófico de la raya eléctrica *Narcine bancroftii* (Griffith & Smith 1834) (Elasmobranchii, Narcinidae) en playa Salguero, Santa Marta, Caribe Colombiano. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 4(4): 413-422.
- Morris, C. (1992). Dictionary of science and technology. Academic press. 2433 pp.
- Mote-Herrera, S. 2011. $\Delta^{13}\text{C}$ Y $\Delta^{15}\text{N}$ en vibrisas de lobo marino de California (*Zalophus californianus*) como indicador de la variación trófica estacional en Bahía Magdalena y Bahía de La Paz, BCS, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 106 pp.
- Nava-Sánchez, E.H., D.S. Gorsline & A. Molina-Cruz. 2001. The Baja California peninsula borderland: structural and sedimentological characteristics. *Sedimentary Geology*, 144(1-2): 63-82.
- Navia, A.F. 2013. Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del Pacífico colombiano. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 189 pp.
- Navia, A.F., P.A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology*, 7(8): 10 pp.
- Navia, A.F., P.A. Mejía-Falla, J. López-García, A. Giraldo & V.H. Cruz-Escalona. 2017. How many trophic roles can elasmobranchs play in a marine tropical network? *Marine and Freshwater Research*, 68(7): 1342-1353.
- Navarro-González, J.A. 2011. *Ecomorfología del aparato mandibular de peces batoideos*. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 149 pp.

- Navarro-González, J.A., J. Bohórquez-Herrera, A.F. Navia & V.H. Cruz-Escalona. 2012. Composición trófica de batoideos en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa, México. *Ciencias Marinas*, 38(2): 347-362.
- Nelson, G.A. & M.R. Ross. 1995. Gastric evacuation in little skate. *Journal of fish biology*. 46(6), 977-986.
- Newsome, S.D., D.L. Phillips, B.L. Culleton, T.P. Guilderson & P.L. Koch. 2004. Dietary reconstruction of an Early to Middle Holocene human population from the central CA coast: insights from advanced stable isotope mixing models. *Journal of Archaeological Science*. 3: 1101-1115.
- Niño-Torres, C.A., J.P. Gallo-Reynoso, F. Galván-Magaña, E. Escobar-Briones & S.A. Macko. 2006. Isotopic analysis of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$ “a feeding tale” in teeth of the longbeaked common dolphin, *Delphinus capensis*. *Marine Mammal Science*, 22(4): 831-846.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago, L. Sanchez-Velasco & J.H. Gaviño-Rodríguez. 2004. Hydrographic variability in Bahía de La Paz, BC S, Mexico, during the 1997–1998 El Niño. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9): 689-710.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-Germán, J. Gaviño-Rodríguez, E. Pérez-Lezama, H. Obeso-Huerta & Á. Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., ... & M. Henry. 2017. vegan: Community Ecology Package, 2.4-2. (3): 559-567.
- Omori, K.L. & R.A. Fisher. 2017. Summer and fall movement of cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, along the east coast of United States observed with pop-up satellite tags. *Environmental Biology of Fishes*, 100(11): 1435-1449.
- O'Shea, O.R., M. Thums, M. Van Keulen, R.M. Kempster & M.G. Meekan. 2013. Dietary partitioning by five sympatric species of stingray (Dasyatidae) on coral reefs. *Journal of fish biology*, 82(6): 1805-1820.
- Pabón-Aldana, K.A. 2016. Edad y crecimiento de la raya tecolote *Rhinoptera steindachneri* Evermann & Jenkins, 1981 en la Bahía La Paz, Baja California Sur,

- México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 67 pp.
- Páez-Rosas, D., P. Insuasti-Zarate, M. Riofrío-Lazo & F. Galván-Magaña. 2018. Feeding behavior and trophic interaction of three shark species in the Galapagos Marine Reserve. *PeerJ*, 6: e4818.
- Park, R. & S. Epstein. 1961. Metabolic fractionation of C^{13} & C^{12} in plants. *Plant Physiology*, 36(2): 133.
- Parnell, A.C., D.L. Phillips, S. Bearhop, B.X. Semmens, E.J. Ward, J.W. Moore, ... & R. Inger. 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24(6): 387-399.
- Parzanini, C., C.C. Parrish, J.F. Hamel & A. Mercier. 2017. Trophic ecology of a deep-sea fish assemblage in the Northwest Atlantic. *Marine Biology*, 164: 206.
- Perry, G. & E.R. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. Trends in *Ecology & Evolution*, 12(9): 360-364.
- Peterson, A.T. 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5): 817-827.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(5): 2141-2145.
- Pianka E. R. 2000. *Evolutionary ecology*. San Francisco: Benjamin-Cummings, Addison-Wesley-Longman. 528 pp.
- Pianka, E. R. 2011. *Evolutionary ecology*. Seventh Edition.eBook. 531 pp.
- Platell, M.E., I.C. Potter & K.R. Clarke. 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Marine Biology*, 131(4): 719-734.
- Platell, M.E. & I.C. Potter. 2001. Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261(1): 31-54.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83: 703–718.

- Post, D.M., C.A. Layman, D.A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi & C.G. Montana. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152(1): 179-189.
- Poulakis, G.R. 2013. Reproductive biology of the Cownose Ray in the Charlotte Harbor estuarine system, Florida. *Marine and Coastal Fisheries*, 5(1): 159-173.
- Poulakis, G.R., H. Urakawa, P.W. Stevens, J.A. DeAngelo, A.A. Timmers, R.D. Grubbs, ... & J.A. Olin. 2017. Sympatric elasmobranchs and fecal samples provide insight into the trophic ecology of the smalltooth sawfish. *Endangered Species Research*, 32: 491-506.
- Putman, R. J. 1994. *Community ecology*. Kluwer Academic Publishers. 181 pp.
- Ramírez-Rodríguez, M. 2014. Hábitos alimenticios de juveniles de la raya *Rhinoptera steindachneri* (Evermann y Jenkins, 1892), en Nayarit y sur de Sinaloa, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana., México. 69 pp.
- Reid, W.D.K., Sweeting C.J., Wigham B.D., McGill, R.A.R. & N.V.C. Polunin 2016 Isotopic niche variability in macroconsumers of the East Scotia Ridge (Southern Ocean) hydrothermal vents: What more can we learn from an ellipse? *Mar Ecol Prog Ser* 542:13–24
- Restrepo-Gómez, D.C. 2016. Aspectos tróficos de la raya látigo *Dasyatis dipterura* en la Bahía de La Paz, BCS, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 63 pp.
- Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R.A. Morales-Pérez & J.E. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, BCS. *Hidrobiológica*, 13(2): 103-110.
- Ritchie, E.G. & C.N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology letters*, 12(9): 982-998.
- Rastgoo, A.R., S.M.R. Fatemi, T. Valinassab & M.S. Mortazavi. 2018. Feeding habits and trophic level of *Himantura gerrardi* (Elasmobranchii; Dasyatidae) in northern Oman Sea: effects of sex and size class. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 17(1): 137-150.
- Robertson, D.R. & G.R. Allen. 2015. Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de información en línea. *Peces: Pacífico Oriental, Una guía para peces*

costeros del Pacifico Oriental Tropical: Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá. Recuperado de: [http://biogeodb. si. edu/sfstep/es/pages](http://biogeodb.si.edu/sfstep/es/pages).

- Ross, S. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 352-388.
- Rudloe, A. 1989. Habitat preferences, movement, size frequency patterns and reproductive seasonality of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis*. *Northeast Gulf Sci*, 10: 103-112.
- Sale, P.F., T. Agardy, C.H. Ainsworth, B.E. Feist, J.D. Bell, P. Christie, ... & T.M. Daw. 2014. Transforming management of tropical coastal seas to cope with challenges of the 21st century. *Marine Pollution Bulletin*, 85(1): 8-23.
- Santamaría-del-Angel, E., S. Alvarez-Borrego & F.E. Müller-Karger. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 99(C4): 7411-7421.
- Sarmiento, F.O. 2000. Diccionario de ecología: paisajes, conservación y desarrollo sustentable para Latinoamérica. Editorial Abya Yala. 226 pp.
- Scharf, F.S., F. Juanes & R.A. Rountree. 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*, 208: 229-248.
- Shiple, O.N., K.J. Murchie, M.G. Frisk, E.J. Brooks, O.R. O'Shea & M. Power. 2017. Low lipid and urea effects and inter-tissue comparisons of stable isotope signatures in three nearshore elasmobranchs. *Marine Ecology Progress Series*, 579: 233-238.
- Shiple, O.N., K.J. Murchie, M.G. Frisk, O.R. O'Shea, M.M. Winchester, E.J. Brooks, ... & M. Power. 2018. Trophic niche dynamics of three nearshore benthic predators in The Bahamas. *Hydrobiologia*, 813(1): 177-188.
- Schoener T.W. 1974 Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185(4145): 27-39
- Schoener, T.W. 1989. The ecological niche. 79-114, *In*: Cherrett, J.M. (Ed.). *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Black- well Scientific, Oxford, England.

- Schoener, T. W. 1993. On the relative importance of direct vs. indirect effects in ecological communities. Pages 365–411 in H. Kawanabe, J. E. Cohen, and K. Iwasaki, eds. *Mutualism and community organization: behavioral, theoretical, and food-web approaches*. Oxford University Press, Oxford.
- Schluter, D. & J.D. McPhail. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist*, 140(1): 85-108.
- Shaw, A.L., B.S. Frazier, J.R. Kucklick & G. Sancho. 2016. Trophic ecology of a predatory community in a shallow-water, high-salinity estuary assessed by stable isotope analysis. *Marine and Coastal Fisheries*, 8(1): 46-61.
- Shiffman, D.S., A.J. Gallagher, M.D. Boyle, C.M. Hammerschlag-Peyer & N. Hammerschlag. 2012. Stable isotope analysis as a tool for elasmobranch conservation research: a primer for non-specialists. *Marine and Freshwater Research*, 63(7), 635-643.
- Silva, J.C.D., É.A. Gubiani & R.L. Delariva. 2014. Use of food resources by small fish species in Neotropical rivers: responses to spatial and temporal variations. *Zoologia (Curitiba)*, 31(5): 435-444.
- Silva-Garay, L., A.S. Pacheco & X. Vélez-Zuazo. 2018. First assessment of the diet composition and trophic level of an assemblage of poorly known chondrichthyans off the central coast of Peru. *Environmental Biology of Fishes*, 1-12.
- Simental-Anguiano, M.R. 2011. Dieta de *Rhinoptera steindachneri* (Evermann y Jenkins, 1892) y *Dasyatis brevis* (Garman, 1879) en el Alto Golfo De California. Tesis Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 125 pp.
- Smale, M.J. & P.D. Cowley. 1992. The feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the Cape south coast, South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 12(1): 823-834.
- Smith, W.D., G.M. Cailliet & E.M. Melendez. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*, 58(1): 54-66.

- Solís-Marín, F.A., H. Reyes-Bonilla, M.D. Herrero-Pérezrul, O. Arizpe-Covarrubias & A. Laguarda-Figueroa. 1997. Systematics and distribution of the echinoderms from Bahía de la Paz. *Ciencias Marinas*, 23(2): 249-263.
- Sommerville, E., M.E. Platell, W.T. White, A.A. Jones & I.C. Potter. 2011. Partitioning of food resources by four abundant, co-occurring elasmobranch species: relationships between diet and both body size and season. *Marine and Freshwater Research*, 62(1): 54-65.
- Spath, M.C., S.A. Barbini & D.E. Figueroa. 2013. Feeding habits of the apron ray, *Discopyge tschudii* (Elasmobranchii: Narcinidae), from off Uruguay and northern Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(2): 291-297.
- Spath, M.C., G. Delpiani & D.E. Figueroa. 2016. Feeding ecology of the apron ray *Discopyge tschudii* (Elasmobranchii, Narcinidae) in San Jorge Gulf, Patagonia, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(5): 1093-1099.
- Stephens, D.W. & J.R. Krebs. 1986. *Foraging theory. Monographs in Behavior and Ecology*. Princeton University Press. 249 pp.
- Stock, B.C. & B.X. Semmens. 2016. MixSIAR GUI User Manual. Version 3.1
- Swanson, H.K. Lysy M., Power. M, Stasko. A.D., Johnson J.D., & J.D. Reist. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* 96:318–324
- Tilley, A., J. López-Angarita & J.R. Turner. 2013. Diet reconstruction and resource partitioning of a Caribbean marine mesopredator using stable isotope Bayesian modelling. *PloS One*, 8(11): e79560.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 277: 1300- 1302.
- Trejo-Ramírez, A.T. Caracterización de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México, como una posible área de crianza del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan & Gilbert, 1882). Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 147 pp.

- Treloar, M.A., L.J. Laurenson & J.D. Stevens. 2007. Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in south-eastern Australian waters. 75-90, *In*: Ebert D.A. & J.A. Sulikowski (Eds.). *Biology of Skates. Developments in Environmental Biology of Fishes*, vol 27. Springer, Dordrecht
- Valadez-González, C. 2000. Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Septiembre 1997-agosto 1998. Tesis de Maestría. Universidad de Colima, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. México. 114 pp.
- Valadez-González, C. 2007. Distribución, abundancia y alimentación de las rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 139 pp.
- Valls, M., L. Rueda & A. Quetglas. 2017. Feeding strategies and resource partitioning among elasmobranchs and cephalopods in Mediterranean deep-sea ecosystems. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 128: 28-41.
- Vanderklift, M.A. & S. Ponsard. 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136(2): 169-182.
- Vaudo, J.J. & M.R. Heithaus. 2009. Spatiotemporal variability in a sandflat elasmobranch fauna in Shark Bay, Australia. *Marine Biology*, 156(12): 2579-2590.
- Vaudo, J.J. & M.R. Heithaus. 2011. Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. *Marine Ecology Progress Series*, 425: 247-260.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2): 183-206.
- Viana, A.F., J.L. Valentin & M. Vianna. 2017. Feeding ecology of elasmobranch species in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 15(2): 1-12.
- Ward-Campbell, B.M.S., F.W.H. Beamish & C. Kongchaiya. 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology*, 67(5): 1266-1279.
- Ward, A.J., M.M. Webster & P.J. Hart. 2006. Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries*, 7(4): 231-261.

- Wearmouth, V.J. & D.W. Sims. 2010. Sexual segregation in elasmobranchs. *Biologia Marina Mediterranea*, 17: 236-239.
- Weidner, T.A., A.C. Hirons, A. Leavitt & D.W. Kerstetter. 2017. Combined gut-content and stable isotope trophic analysis of the pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) diet from the western North Atlantic Ocean. *Journal of Applied Ichthyology*, 33(3): 386-394.
- Wetherbee, B.M., S. Gruber & E. Cortés. 1990. Diet feeding habits digestion and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark *Negrapion brevirostris*. *NOAA Technical Report, NM FS*, 90(1): 29-47.
- Wetherbee, B.M. & E. Cortés. 2004. Food consumption and feeding habits. 225-246, *In*: Carrier, J.C., J.K. Musick & M.R. Heithaus (Eds.). *Biology of Sharks and their Relatives*. CRC press.
- Wetherbee, B.M., E. Cortés & J.J. Bizarro. 2012. Food consumption and feeding habits. 239-264, *In*: Carrier, J.C., J.K. Musick & M.R. Heithaus (Eds.). *Biology of Sharks and their Relatives*. Second Edition. CRC press.
- White, W.T., M.E. Platell & I.C. Potter. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: implications for resource partitioning. *Marine Biology*, 144(3): 439-448.
- Wieczorek, A.M., A.M. Power, P. Browne & C.T. Graham. 2018. Stable-isotope analysis reveals the importance of soft-bodied prey in the diet of lesser spotted dogfish *Scyliorhinus canicula*. *Journal of Fish Biology*.
- Witman, J.D. & K. Roy (Eds.). 2009. *Marine macroecology*. University of Chicago Press. 440 pp.
- Wood, S. N. 2006. *Generalized additive models: an introduction with R*. Chapman and Hall/CRC. 397 pp.
- Yang, M.S. 2007. *Food habits and diet overlap of seven skate species in the Aleutian Islands*. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-177. 46 pp.
- Yemiskan, E., M.G. Forero, P. Megalofonou, L. Eryilmaz & J. Navarro. 2017. Feeding habits of three Batoids in the Levantine Sea (north-eastern Mediterranean Sea) based on stomach content and isotopic data. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(1): 89-96.

- Yick, J.L., S.R. Tracey & R.W.G. White. 2011. Niche overlap and trophic resource partitioning of two sympatric batoids co-inhabiting an estuarine system in southeast Australia. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(5): 1272-1277.
- Yokota, L. & R.P. Lessa. 2006. A nursery area for sharks and rays in Northeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 75(3): 349-360.

12. ANEXOS

ANEXO A. Índices numéricos usados para describir la dieta de *H. dipterurus*. %F= frecuencia, %PN= porcentaje en número, %PW= porcentaje en peso, %IIR= porcentaje del índice de importancia relativa de cada presa, %PSIRI= índice de importancia relativa presa específico (Tomado de Restrepo-Gómez, 2016).

Componentes alimentarios	Índices				
	%F	%PN	%PW	%IIR	%PSIRI
Phyllum Mollusca					
Clase Bivalva	60.7	167.6	173.8	86.7	43.2
<i>Solemya</i> spp.	59.7	67.6	73.8	86.7	42.2
Bivalvos N.I.	0.9	100.0	100.0	0.0	0.9
Phyllum Arthropoda					
Orden Stomatopoda	45.5	541.8	447.4	7.4	25.0
Nannosquillidae	10.0	68.9	56.6	2.1	6.2
<i>Nannosquilla</i> spp.	9.0	68.3	46.9	1.6	5.2
<i>Nannosquilla raymanningi</i>	11.8	74.2	55.1	3.1	7.7
<i>Nannosquilla californiensis</i>	2.8	80.9	73.5	0.2	2.2
<i>Nannosquilla canica</i>	1.9	59.3	47.7	0.1	1.0
<i>Acanthosquilla digueti</i>	3.3	36.1	36.6	0.1	1.2
<i>Eurysquilla veleronis</i>	0.5	7.7	4.5	0.0	0.0
<i>Eurysquilla</i> spp.	0.5	100.0	100.0	0.0	0.5
<i>Squilla bigelowi</i>	5.2	18.6	15.2	0.2	0.9
<i>Tetrasquilla mccullochae</i>	0.5	27.8	11.3	0.0	0.1
Orden Decapoda					
Infraorden	8.1	177.0	178.4	1.1	6.7
Dendrobranchiata					
<i>Farfantepenaeus</i> spp.	1.9	99	100	0.1	1.9
Camarones N.I.	6.2	78	79	1.0	4.8
Infraorden Anomura	13.7	318.4	395.6	2.0	11.1
<i>Callinassa</i> spp.	0.5	10.0	40.8	0.0	0.1
<i>Callinassa californiensis</i>	3.3	87.1	87.4	0.3	2.9
<i>Petrolisthes cf. hirtipes</i>	7.1	91.2	93.4	1.6	6.6
<i>Albunea lucasia</i>	0.9	67.5	75.0	0.0	0.7
Crustáceos N. I	1.4	42.6	49.0	0.0	0.7
Orden Amphipoda	3.3	36.3	25.7	0.1	0.7
Ampeliscidae	0.5	2.5	0.1	0.0	0.0
<i>Ampelisca</i> spp.	2.4	30.0	25.3	0.1	0.7
<i>Hyale</i> spp.	0.5	3.8	0.3	0.0	0.0
Phyllum Annelida					

Clase Polychaeta	29.9	371.5	441.1	2.6	12.6
Lumbrineridae	5.7	40.9	52.6	0.5	2.7
Nereidae	6.2	27.4	27.2	0.4	1.7
Eunicidae	4.3	30.0	27.4	0.2	1.2
Maldanidae	1.9	28.4	26.5	0.0	0.5
Glyceridae	0.5	75.0	52.0	0.0	0.3
Dorvilleidae	0.5	10.5	21.5	0.0	0.1
Capitellidae	0.5	37.5	46.8	0.0	0.2
Arenicolidae	0.5	45.5	93.8	0.0	0.3
Syllidae	0.9	0.8	0.6	0.0	0.0
Polynomidae	0.9	13.7	19.9	0.0	0.2
Poliquetos N.I	8.1	61.9	72.7	1.5	5.4
Phyllum Sipuncula	0.5	100.0	100.0	0.0	0.5
Orden Sipunculiformes	0.5	100.0	100.0	0.0	0.5
Phyllum Echinodermata					
Clase Echinoidea	0.5	1.3	0.0	0.0	0.0
Espículas de erizo	0.5	1.3	0.0	0.0	0.0
Clase Actinopterygii	0.95	28.57	45.41	0.01	0.35
Peces N.I.	0.95	28.57	45.41	0.01	0.35

ANEXO B. Valores porcentuales de los índices dietarios de las presas encontradas en los estómagos de *N. entemedor*, (%FO) frecuencia observada, (%PN) porcentaje número, (%PW) porcentaje peso, (%PSIRI) Índice de Importancia Presa Especifico (Tomado de Cabrera-Meléndez, 2017).

Componentes dietarios	Índices dietarios			
	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Phylum Mollusca				
Clase Bivalvia				
<i>Megapitaria squalida</i>	1.60	37.04	32.06	0.55
Total	1.60	37.04	32.06	0.55
Phylum Arthropoda				
Clase Malacostraca				
Crustaceo	1.07	41.67	9.78	0.28
Orden Decapoda				
<i>Albunea lucasia</i>	2.14	46.03	39.93	0.92
<i>Penaeus</i>	1.07	83.33	89.77	0.93
Callinassidae	1.07	88.89	88.18	0.95
ALPHEUS spp.	3.74	55.61	34.97	1.70
Thalassinidae	4.28	52.62	52.01	2.24
Penaeidae	4.81	68.52	63.63	3.18
Total	18.18	436.67	378.27	10.2
Orden Stomatopoda				
<i>Acanthosquilla digueti</i>	1.07	75.00	94.72	0.91
Total	1.07	75.00	94.72	0.91
Phylum Annelida				
Clase Polychaeta				
Arabellidae (Drilonereis)	1.60	38.89	17.31	0.45
Eunicidae	0.53	100.00	100.00	0.53
Goniadidae (Goniada)	2.14	49.90	59.41	1.16
<i>Lumbrineris inflata</i>	16.04	75.70	67.88	11.52
Capitellidae	19.25	72.65	71.05	13.83
Total	39.56	337.14	315.65	27.49
Phylum Sipuncula				
Clase Sipunculidea				
<i>Sipunculus nudus</i>	61.50	82.65	85.91	51.83
Total	61.50	82.65	85.91	51.83
Phylum Chordata				
Clase Actinopterygii				
Pleuronectiformes	0.53	100.00	100.00	0.53
Teleostei	1.07	75.00	97.97	0.92
<i>Heteroconger digueti</i>	11.23	64.02	70.76	7.57
Total	12.83	239.02	268.73	9.02

ANEXO C. Contribución porcentual de las presas identificadas para *R. steindachneri* en La Bahía de La Paz, BCS, estimada a través de los índices simples (frecuencia de aparición %FA, numérico %PN y peso %PP) y compuesto (índice de importancia presas específica, %PSIRI). No identificado (N/I) (Tomado de Ehemann, 2017).

Categorías de presa	%FA	%PN	%PP	%PSIRI
Annelida	14.285	0.076	0.056	0.009
Crustacea				
Decapoda				
Decapoda	28.571	0.622	0.99	0.073
Isopoda				
Isópodo N/I	28.571	0.324	0.454	0.111
Amphipoda				
Anfípodo N/I	14.285	0.382	0.056	0.031
Mysida				
<i>Mysidium</i> sp.	85.714	98.190	83.497	77.866
Mollusca				
Cephalaspidea				
<i>Cylichna</i> sp.	28.571	54.545	98.190	21.903
Teleostei				
Teleósteo N/I	14.285	0.036	0.034	0.005

ANEXO D. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de la temporada cálida de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	54.17	76.88	85.55	43.99
Estomatópodos	48.96	61.16	47.96	26.71
Camarones	12.50	93.67	93.51	11.70
Poliquetos	15.63	57.48	64.27	9.51
Cangrejos	6.25	81.11	88.04	5.29
Crustáceos	3.13	42.56	48.97	1.43
Sipuncúlidos	1.04	100.00	100.00	1.04
Anfípodos	1.04	20.00	25.00	0.23
Peces	1.04	7.14	10.82	0.09

ANEXO E. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de la temporada fría de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	65.14	65.54	70.67	44.36
Estomatópodos	40.37	63.35	49.77	22.83
Poliquetos	41.28	35.88	40.08	15.68
Cangrejos	11.01	78.83	84.51	8.99
Camarones	8.26	84.56	85.89	7.04
Anfípodos	5.50	22.74	16.98	1.09
Equinodermos	0.92	1.34	0.02	0.01

ANEXO F. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de hembras de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	58.70	68.80	75.77	42.43
Estomatópodos	44.93	66.11	52.70	26.69
Poliquetos	32.61	42.75	46.05	14.48
Cangrejos	11.59	77.04	83.90	9.33
Camarones	5.80	84.91	87.08	4.99
Crustáceos	2.17	42.56	48.97	0.99
Sipuncúlidos	0.72	100.00	100.00	0.72
Anfípodos	4.35	9.40	4.48	0.30
Peces	0.72	7.14	10.82	0.07
Equinodermos	0.72	1.34	0.02	0.00

ANEXO G. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de machos de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	62.69	73.30	79.26	47.82
Estomatópodos	43.28	53.89	40.59	20.45
Camarones	19.40	92.75	92.20	17.94
Poliquetos	22.39	36.88	46.36	9.32
Cangrejos	2.99	100.00	100.00	2.99
Anfípodos	1.49	100.00	100.00	1.49

ANEXO H. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de juveniles de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	62.11	69.70	77.18	45.62
Estomatópodos	45.96	64.67	50.90	26.56
Poliquetos	24.22	43.88	49.98	11.37
Camarones	9.94	89.09	89.11	8.86
Cangrejos	7.45	84.65	87.95	6.43
Crustáceos	1.86	42.56	48.97	0.85
Anfípodos	3.73	9.40	4.48	0.26
Peces	0.62	7.14	10.82	0.06

ANEXO I. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de adultos de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	52.27	73.09	76.00	38.97
Poliquetos	47.73	36.45	38.96	18.00
Estomatópodos	38.64	51.51	39.85	17.65
Camarones	11.36	91.90	93.87	10.56
Cangrejos	13.64	69.47	81.16	10.27
Anfípodos	2.27	100.00	100.00	2.27
Sipuncúlidos	2.27	100.00	100.00	2.27
Equinodermos	2.27	1.34	0.02	0.02

ANEXO J. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas del grupo de edad 1 de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	60.00	69.63	78.35	44.40
Estomatópodos	51.11	64.35	51.53	29.61
Poliquetos	22.22	50.41	56.74	11.91
Camarones	9.63	88.82	87.28	8.48
Cangrejos	5.19	80.24	82.30	4.21
Crustáceos	2.22	42.56	48.97	1.02
Anfípodos	4.44	9.40	4.48	0.31
Peces	0.74	7.14	10.82	0.07

ANEXO K. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas del grupo de edad 2 de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Bivalvos	64.52	72.67	75.49	47.79
Cangrejos	14.52	91.78	97.27	13.72
Estomatópodos	30.65	52.97	36.23	13.67
Camarones	12.90	91.30	95.06	12.02
Poliquetos	37.10	27.35	32.88	11.17
Anfípodos	1.61	100.00	100.00	1.61
Equinodermos	1.61	1.34	0.02	0.01

ANEXO L. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas del grupo de edad 3 de *H. dipterurus*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Poliquetos	87.50	47.92	44.14	40.28
Estomatópodos	37.50	71.67	66.68	25.94
Bivalvos	25.00	52.27	50.08	12.79
Sipuncúlidos	12.50	100.00	100.00	12.50
Cangrejos	25.00	22.50	45.41	8.49

ANEXO M. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de la temporada cálida de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	50.00	83.47	82.14	41.40
Poliquetos	44.32	72.79	70.36	31.72
Peces	18.18	74.65	86.86	14.68
Camarones	15.91	61.02	60.01	9.63
Bivalvos	3.41	37.04	32.06	1.18
Estomatópodos	1.14	100.00	100.00	1.14
Cangrejos	1.14	28.57	15.80	0.25

ANEXO N. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de la temporada fría de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	70.71	82.60	88.20	60.39
Poliquetos	36.36	69.77	64.76	24.46
Camarones	14.14	65.50	53.53	8.42
Peces	8.08	50.00	49.03	4.00
Cangrejos	3.03	51.85	47.97	1.51
Estomatópodos	1.01	50.00	89.43	0.70
Crustáceos	2.02	41.67	9.78	0.52

ANEXO Ñ. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de hembras de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	59.09	81.92	86.01	49.62
Poliquetos	40.26	69.90	64.98	27.15
Peces	14.94	67.87	76.62	10.79
Camarones	15.58	64.78	55.71	9.39
Cangrejos	2.60	46.03	39.93	1.12
Estomatópodos	1.30	75.00	94.72	1.10
Bivalvos	1.30	38.89	37.90	0.50
Crustáceos	1.30	41.67	9.78	0.33

ANEXO O. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de machos de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	69.70	86.96	85.27	60.02
Poliquetos	39.39	78.21	80.49	31.26
Camarones	12.12	54.17	63.09	7.11
Bivalvos	3.03	33.33	20.37	0.81
Peces	3.03	33.33	19.70	0.80

ANEXO P. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de juveniles de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Poliquetos	50.00	76.19	74.61	37.70
Sipuncúlidos	42.86	66.67	74.08	30.16
Camarones	21.43	77.78	76.82	16.56
Peces	21.43	55.56	65.08	12.92
Cangrejos	7.14	33.33	5.05	1.37
Bivalvos	7.14	33.33	2.50	1.28

ANEXO Q. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas de adultos de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	62.43	83.84	86.52	53.18
Poliquetos	39.31	70.84	66.96	27.08
Peces	12.14	67.99	75.56	8.71
Camarones	14.45	61.52	54.36	8.37
Estomatópodos	1.16	75.00	94.72	0.98
Cangrejos	1.73	50.26	51.56	0.88
Bivalvos	1.16	38.89	46.83	0.50
Crustáceos	1.16	41.67	9.78	0.30

ANEXO R. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas del grupo de edad 1 de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	55.26	81.62	80.22	44.72
Poliquetos	50.00	72.94	69.10	35.51
Camarones	18.42	69.05	74.15	13.19
Peces	7.89	61.11	93.69	6.11
Bivalvos	2.63	33.33	2.50	0.47

ANEXO S. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas del grupo de edad 2 de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	58.06	78.41	83.53	47.02
Poliquetos	46.24	68.07	66.00	31.00
Camarones	16.13	59.20	49.96	8.80
Peces	13.98	63.68	59.99	8.64
Estomatópodos	2.15	75.00	94.72	1.82
Cangrejos	3.23	53.97	40.28	1.52
Bivalvos	2.15	38.89	46.83	0.92
Crustáceos	1.08	33.33	18.00	0.28

ANEXO T. Índices numéricos usados para describir la contribución porcentual de los grupos de presas del grupo de edad 3 de *N. entemedor*. %FO= frecuencia de ocurrencia, %PN= porcentaje del número de presa específica, %PW= porcentaje del peso de presa específica, %PSIRI= índice de importancia relativa específica de las presas.

Grupos de presas	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Sipuncúlidos	74.07	94.17	93.21	69.40
Poliquetos	18.52	75.56	71.38	13.61
Peces	14.81	58.33	82.57	10.44
Camarones	11.11	61.11	36.57	5.43
Cangrejos	3.70	22.22	38.87	1.13

ANEXO U. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz, en la temporada cálida. DP= Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Sipuncúlidos	24.83	30.94	30.94	0.03	0.14
Bivalvos	16.05	20.01	50.95	0.09	0.01
Camarones	10.06	12.53	63.48	0.06	0.03
Poliquetos	9.98	12.44	75.92	0.05	0.07
Peces	8.63	10.76	86.68	0.00	0.05
Estomatópodos	8.04	10.02	96.70	0.05	0.00
Cangrejos	1.47	1.83	98.53	0.01	0.00
Crustáceos	1.12	1.39	99.92	0.01	0.00
Anfípodos	0.06	0.08	100.00	0.00	0.00

ANEXO V. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz, en la temporada fría. DP= Disimilitud promedio, %C= Porcentaje

de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH = Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Sipuncúlidos	33.58	41.81	41.81	0.00	0.18
Bivalvos	13.47	16.77	58.58	0.07	0.00
Estomatópodos	9.01	11.22	69.80	0.05	0.00
Poliquetos	8.69	10.82	80.62	0.06	0.07
Cangrejos	5.84	7.27	87.89	0.03	0.01
Camarones	5.43	6.77	94.66	0.02	0.02
Peces	3.28	4.09	98.75	0.00	0.02
Crustáceos	0.60	0.74	99.49	0.00	0.00
Anfípodos	0.38	0.48	99.97	0.00	0.00
Equinodermos	0.03	0.03	100.00	0.00	0.00

ANEXO W. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz, del grupo de hembras. DP = Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Sipuncúlidos	29.53	38.93	38.93	0.02	0.18
Bivalvos	12.31	16.23	55.16	0.08	0.00
Poliquetos	7.95	10.48	65.64	0.06	0.08
Estomatópodos	7.18	9.46	75.10	0.04	0.00
Peces	6.69	8.82	83.92	0.00	0.04
Cangrejos	5.92	7.80	91.72	0.03	0.01
Camarones	4.93	6.50	98.22	0.02	0.03
Crustáceos	1.13	1.49	99.71	0.00	0.00
Anfípodos	0.19	0.25	99.96	0.00	0.00
Equinodermos	0.03	0.04	100.00	0.00	0.00

ANEXO X. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz, del grupo de machos. DP = Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Bivalvos	24.20	27.52	27.52	0.00	0.14
Sipunculidos	18.50	21.04	48.56	0.12	0.00
Camarones	17.72	20.16	68.72	0.02	0.12
Estomatopodos	13.69	15.57	84.29	0.00	0.09
Poliquetos	11.12	12.65	96.94	0.04	0.08
Peces	1.10	1.25	98.19	0.01	0.00
Cangrejos	0.82	0.94	99.13	0.00	0.00
Anfípodos	0.77	0.87	100.00	0.00	0.00

ANEXO Y. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz, del grupo de adultos. DP= Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Sipuncúlidos	33.34	43.92	43.92	0.04	0.21
Poliquetos	10.01	13.18	57.10	0.06	0.08
Bivalvos	8.18	10.78	67.88	0.05	0.01
Cangrejos	6.86	9.04	76.92	0.04	0.01
Camarones	6.54	8.62	85.54	0.04	0.03
Estomatópodos	5.51	7.26	92.80	0.03	0.00
Peces	4.20	5.53	98.33	0.00	0.03
Crustáceos	0.96	1.26	99.59	0.00	0.01
Anfípodos	0.27	0.35	99.94	0.00	0.00
Equinodermos	0.05	0.06	100.00	0.00	0.00

ANEXO Z. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz, del grupo de edad 1. DP= Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Bivalvos	21.76	26.86	26.86	0.15	0.00
Sipuncúlidos	19.48	24.05	50.91	0.00	0.14
Estomatópodos	12.40	15.30	66.21	0.09	0.00
Poliquetos	10.65	13.15	79.36	0.09	0.10
Peces	6.16	7.60	86.96	0.00	0.05
Camarones	5.79	7.14	94.10	0.02	0.04
Cangrejos	3.80	4.70	98.80	0.03	0.00
Crustáceos	0.55	0.68	99.48	0.00	0.00
Anfípodos	0.42	0.52	100.00	0.00	0.00

ANEXO AA. Contribución de las presas a la disimilitud entre la dieta de *H. dipterurus* y *N. entemedor* en Bahía de La Paz, del grupo de edad 2. DP= Disimilitud promedio, %C= Porcentaje de contribución, %A= Porcentaje acumulado, MH= Media de *H. dipterurus* y MN= Media de *N. entemedor*.

Grupo de presas	DP	%C	%A	MH	MN
Sipuncúlidos	30.37	41.12	41.12	0.00	0.23
Bivalvos	10.35	14.01	55.13	0.08	0.01
Poliquetos	8.51	11.52	66.65	0.06	0.11
Camarones	6.93	9.39	76.04	0.06	0.05
Cangrejos	6.19	8.38	84.42	0.05	0.01
Estomatópodos	5.53	7.49	91.91	0.05	0.00
Peces	4.74	6.42	98.33	0.00	0.04
Crustáceos	0.87	1.18	99.51	0.00	0.01
Anfípodos	0.31	0.42	99.93	0.00	0.00
Equinodermos	0.05	0.07	100.00	0.00	0.00

ANEXO AB. Valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las potenciales presas de *H. dipterurus* utilizados en el modelo mixto bayesiano. Donde n es la cantidad de organismos utilizados por grupo de presas y ds= Desviación estándar.

Presas - Identidad taxonómica	n	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
		Media	ds	Media	ds
Sipuncúlidos	2	-13.57	0.60	12.43	0.03
Phascolosomatidae spp.		-13.99		12.40	
Phascolosomatidae spp.		-13.14		12.45	
Camarones	3	-15.61	1.62	14.29	2.51
Steonopodidae spp.		-17.43		16.19	
<i>Hetapenaeopsis mineri</i>		-15.06		15.22	
<i>Hetapenaeopsis mineri</i>		-14.34		11.45	
Anfípodos + Cangrejos	7	-19.17	0.95	12.77	1.06
Gammaridae spp.		-19.98		12.23	
Gammaridae spp.		-19.22		11.89	
Gammaridae spp.		-19.96		12.19	
Gammaridae spp.		-17.51		15.01	
<i>Portunus xantussi</i>		-18.69		12.30	
<i>Portunus xantussi</i>		-18.71		13.01	
<i>Portunus xantussi</i>		-20.16		12.77	
Onuphidae	3	-9.57	1.40	13.28	0.50
Onuphidae spp.		-9.85		12.83	
Onuphidae spp.		-10.80		13.81	
Onuphidae spp.		-8.05		13.21	
Bivalvos	3	-20.55	0.75	13.54	0.11
<i>Transerella modesta</i>		-20.14		13.62	
<i>Transennella modesta</i>		-20.09		13.60	
<i>Transennella modesta</i>		-21.42		13.42	
Poliquetos	10	-15.39	2.13	14.60	1.10
Nereidae spp.		-15.11		13.17	
Nereidae spp.		-20.63		13.58	
Nereidae spp.		-15.01		14.57	
Glyceridae spp.		-14.66		14.80	
Glyceridae spp.		-13.91		15.12	
Oeonidae spp.		-16.65		15.28	
Oeonidae spp.		-13.16		13.46	
Oeonidae spp.		-13.76		14.07	
Polynoidae spp.		-14.66		15.05	
Polynoidae spp.		-16.34		16.90	
Estomatópodos	2	-19.66	0.17	15.20	0.31

<i>Schmittius politus</i>	-19.78	15.41
<i>Schmittius politus</i>	-19.54	14.98

ANEXO AC. Valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las potenciales presas de *N. entemedor* utilizados en el modelo mixto bayesiano. Donde n es la cantidad de organismos utilizados por grupo de presas y DS= Desviación estándar.

Presas - Identidad taxonómica	n	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
		Media	DS	Media	DS
Poliqueto - Onuphidae	3	-9.57	1.40	13.28	0.50
Onuphidae spp.		-9.85		12.83	
Onuphidae spp.		-10.80		13.81	
Onuphidae spp.		-8.05		13.21	
Poliqueto - Polynoidae	2	-15.50	1.19	15.97	1.31
Polynoidae spp.		-14.66		15.05	
Polynoidae spp.		-16.34		16.90	
Poliqueto - Glyceridae	2	-15.29	2.11	14.29	0.74
Glyceridae spp.		-14.66		14.80	
Glyceridae spp.		-13.91		15.12	
Poliqueto - Nereidae	3	-16.91	3.21	13.77	0.72
Nereidae spp.		-15.11		13.17	
Nereidae spp.		-20.63		13.58	
Nereidae spp.		-15.01		14.57	
Poliqueto - Oeonidae	3	-14.52	1.86	14.27	0.93
Oeonidae spp.		-16.65		15.28	
Oeonidae spp.		-13.16		13.46	
Oeonidae spp.		-13.76		14.07	
Camarones	3	-15.61	1.62	14.29	2.51
Steonopodidae spp.		-17.43		16.19	
<i>Hetapenaeopsis mineri</i>		-15.06		15.22	
<i>Hetapenaeopsis mineri</i>		-14.34		11.45	
Sipuncúlidos	2	-13.57	0.60	12.43	0.03
Phascolosomatidae spp.		-13.99		12.40	
Phascolosomatidae spp.		-13.14		12.45	

ANEXO AD. Valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las potenciales presas de *R. steindachneri* utilizados en el modelo mixto bayesiano. Donde n es la cantidad de organismos utilizados por grupo de presas y DS= Desviación estándar.

Presas - Identidad taxonómica	n	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
		Media	DS	Media	DS
Bivalvos	5	-18.14	3.34	13.42	0.25

<i>Transerella modesta</i>		-20.14		13.62	
<i>Transerella modesta</i>		-20.09		13.60	
<i>Transerella modesta</i>		-21.42		13.42	
<i>Nuculana costellata</i>		-14.56		13.44	
<i>Lucina undatoides</i>		-22.94		8.03	
Anfípodos + Cangrejos	7	-19.17	0.95	12.77	1.06
Gammaridae spp.		-19.98		12.23	
Gammaridae spp.		-19.22		11.89	
Gammaridae spp.		-19.96		12.19	
Gammaridae spp.		-17.51		15.01	
<i>Portunus xantussi</i>		-18.69		12.30	
<i>Portunus xantussi</i>		-18.71		13.01	
<i>Portunus xantussi</i>		-20.16		12.77	
Isópodos	2	-15.98	0.15	11.99	0.47
Paranthura spp.		-15.87		12.32	
Paranthura spp.		-16.08		11.66	
Poliqueto - Nereidae	3	-16.91	3.21	13.77	0.72
Nereidae		-15.11		13.17	
Nereidae		-20.63		13.58	
Nereidae		-15.01		14.57	
Poliquetos	5	-14.43	1.35	14.55	0.76
Oeonidae		-16.65		15.28	
Oeonidae		-13.16		13.46	
Oeonidae		-13.76		14.07	
Glyceridae		-14.66		14.80	
Glyceridae		-13.91		15.12	
Sipuncúlidos	2	-13.57	0.60	12.43	0.03
Phascolosomatidae		-13.99		12.40	
Phascolosomatidae		-13.14		12.45	
Camarones	3	-15.61	1.62	14.29	2.51
Steonopodidae spp.		-17.43		16.19	
<i>Hetapenaeopsis mineri</i>		-15.06		15.22	
<i>Hetapenaeopsis mineri</i>		-14.34		11.45	
Gasterópodos	4	-14.08	1.47	15.02	2.06
<i>Cassis coarctata</i>		-12.09		16.31	
<i>Oliva spicata</i>		-15.54		16.01	
<i>Hormospira maculosa</i>		-14.69		15.79	
<i>Olivella cymatilis</i>		-14.00		11.95	

ANEXO AE. Modelos lineales generalizados implementados para explicar las variaciones interespecificas del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, según las diferentes categorías evaluadas.

MLG	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
	AIC	AIC _c	Δ_i	W _i %	AIC	AIC _c	Δ_i	W _i *%
MLG1	820.54	820.65	239.74	<0.01	736.72	736.83	236.21	<0.01
MLG2	813.32	813.50	232.60	<0.01	711.56	711.74	211.12	<0.01
MLG3	821.14	821.32	240.42	<0.01	737.86	738.04	237.42	<0.01
MLG4	821.90	822.08	241.18	<0.01	726.56	726.74	226.12	<0.01
MLG5	581.47	581.74	0.84	21.71	511.68	511.96	11.34	0.17
MLG6	814.67	814.94	234.04	<0.01	713.48	713.76	213.14	<0.01
MLG7	814.89	815.17	234.27	<0.01	701.91	702.19	201.57	<0.01
MLG8	580.52	580.90	0.00	33.02*	501.98	502.37	1.75	21.62
MLG9	822.91	823.19	242.28	<0.01	728.55	728.82	228.21	<0.01
MLG10	583.36	583.74	2.84	7.97	513.35	513.74	13.12	0.07
MLG11	583.46	583.85	2.95	7.57	510.63	511.01	10.40	0.28
MLG12	816.48	816.87	235.96	<0.01	703.34	703.73	203.11	<0.01
MLG13	582.49	583.01	2.10	11.53	503.91	504.43	3.82	7.71
MLG14	582.50	583.01	2.11	11.48	500.10	500.62	0.00	51.95*
MLG15	585.36	585.88	4.97	2.74	512.59	513.11	12.49	0.10
MLG16	584.48	585.15	4.24	3.95	502.06	502.73	2.11	18.1

*Corresponde a los valores más altos del peso ponderado de Akaike para cada isótopo estable.