



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



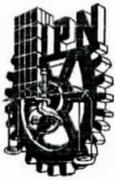
**NICHO TRÓFICO DE *Rhinoptera steindachneri*
EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA
SUR, MÉXICO**

TESIS

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

PRESENTA
NICOLÁS ROBERTO EHEMANN

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2017



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 29 del mes de Noviembre del 2017 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:

"NICHOTRÓFICO DE *Rhinoptera steindachneri* EN LA BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

EHEMANN

Apellido paterno

materno

NICOLÁS ROBERTO

nombre(s)

Con registro:

B	1	5	0	1	5	1
---	---	---	---	---	---	---

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

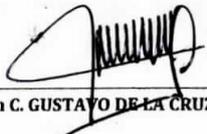
Directores de Tesis


DR. LEONARDO ANDRÉS ARRIAGA CÁRDENAS
Director de Tesis

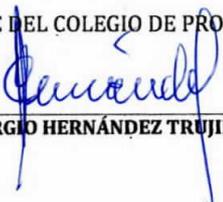

DR. ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ
2º. Director de Tesis


DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA


DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA


M en C. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 05 del mes de Diciembre del año 2017

El (la) que suscribe BM. NICOLÁS ROBERTO EHEMANN Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B150151 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS Y DR. ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"NICO TRÓFICO DE *Rhinoptera steindachneri* EN LA

BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, 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: nehemann@yahoo.com - laabitia@gmail.com - anavia@squalus.org

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

BM. NICOLÁS ROBERTO EHEMANN

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

Este nuevo logro se lo dedico
a mis guardianes que están en el cielo, quienes nunca olvido,
a mis ángeles y familia que están compartiendo conmigo
y para aquellos que vendrán...

AGRADECIMIENTOS

A mi madre bella y amada, que durante toda mi vida que incluyen momentos de alegría, felicidad, tristeza y llanto, nunca ha dejado de darme todo ese amor lleno de energía, autoestima, valor, fuerza y seguridad para emprender nuevos retos, abriendo mis alas para volar en busca de mis metas (así eso implique que tenga que perseguir mis sueños en otro país y no podernos ver por largos periodos de tiempo). A mi pareja, por brindarme estabilidad emocional, amor y formar con ella algo llamado “hogar”.

A México, por aceptar y residenciar de manera tan positiva y receptiva a un extranjero más durante estos años.

Al Instituto Politécnico Nacional y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), por darme la oportunidad de crecer académicamente, al abrir sus puertas para poder cumplir una de mis tantas metas profesionales, que espero seguir cumpliendo en esta casa de estudio y nueva alma mater.

A los profesores pertenecientes a mi comité: Dr. Víctor Cruz Escalona, Dr. Leonardo Andrés Abitia Cárdenas, Dr. Rodrigo Moncayo Estrada, M. en C. Gustavo De La Cruz Agüero, y a los directores y fundadores de la Fundación SQUALUS (Pao y Andrés), quienes más allá de ser mis profesores, directores, consejeros y de brindarme todo el apoyo, confianza, conocimientos, sabiduría necesaria para crecer académica y profesionalmente, estoy muy agradecido por su influencia en mi formación como persona, lo cual, para mí es algo muy importante y que valoro mucho. Le agradezco mucho a estos profesores y al grupo de batoideos (nacionales y extranjeros) y demás amigos que he conocido en CICIMAR durante este tiempo, porque han hecho que, a pesar del tiempo y la distancia, en La Paz, me sienta en casa, por lo que me atrevo a considerarlos como mi nueva familia mexicana (incluyendo a mis nuevos abuelos paceños que aprecio y agradezco muchísimo Don Juan, Doña Tere y demás familiares).

A los profesores, investigadores, técnicos, compañeros y colegas que, durante este tiempo, también han colaborado con mi crecimiento profesional y académico, para poder llevar a cabo esta investigación.

Por último, pero no menos importante, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), al Programa Integral de Fortalecimiento Institucional (PIFI), y al Apoyo para la Titulación de la Secretaría de Educación Pública de México, por todo el apoyo económico recibido durante este tiempo de maestría.

ÍNDICE GENERAL	
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE TABLAS	viii
GLOSARIO	ix
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	5
3. HIPÓTESIS	9
4. OBJETIVOS	10
4.1. OBJETIVO GENERAL	10
4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
5. MATERIALES Y MÉTODOS	11
5.1. ÁREA DE ESTUDIO	11
5.2. TRABAJO DE CAMPO	12
5.3. TRABAJO DE LABORATORIO	13
5.3.1. Procesamiento de muestras del contenido estomacal	13
5.4. ANÁLISIS DE DATOS	13
5.4.1. Contenidos estomacales	13
6. RESULTADOS	17
6.1. Contenido estomacal	17
7. DISCUSIÓN	20
7.1. Dieta y estrategia alimentaria de la especie	20
7.2. Hipótesis para el alto coeficiente de vacuidad	22
8. CONCLUSIONES	31
9. RECOMENDACIONES	32
10. BIBLIOGRAFÍA	33

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Ubicación geográfica de la zona de estudio. Las barras negras diagonales indican las áreas de captura de los individuos de *Rhinoptera steindachneri* recolectados para este estudio. 12
- Figura 2.** Cuadro de la estrategia alimentaria según Amundsen *et al.* (1996). Tomado y modificado de Restrepo-Gómez (2017). 16
- Figura 3.** Curva de acumulación de especies para *Rhinoptera steindachneri* capturadas en la Bahía de La Paz, durante el 2013 al 2016. Promedio del índice de diversidad (línea continua) y la desviación estándar (línea punteada). 18
- Figura 4.** Representación gráfica de la estrategia alimentaria de *Rhinoptera steindachneri* capturadas en la Bahía de La Paz, BCS, México. 19
- Figura 5.** Mapa político de los Estados Unidos Mexicanos (amarillo) y la plataforma continental marina (gris), observándose una menor extensión de la plataforma continental para la costa occidental del Golfo de California, en comparación al resto del país. 24

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores biológicos de la muestra de *Rhinoptera steindachneri* capturada en la Bahía de La Paz, BCS, México durante el periodo octubre 2013 a diciembre 2015. 17

Tabla 2. Contribución porcentual de las presas identificadas para *Rhinoptera 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 presa específica, %PSIRI). No Identificado (N/I) 19

GLOSARIO

Coexistencia: Existencia de una un ser vivo o cosa a la vez que otra u otras, interpretado en ecología como la capacidad de traslado de nichos ecológicos para evitar competición por una presión de tipo selectivo etológico.

Egestión: Eliminación de materia fecal o regurgitado.

Especialista: Conjunto de presas con tendencia a presentar un bajo porcentaje de frecuencia y a su vez registrar un alto porcentaje de abundancia, indicando que el depredador consume pocas presas en abundancias altas.

Eversión intestinal: Este suceso consiste en la exclusión de unos centímetros de la válvula espiral.

Generalista: Conjunto de presas con tendencia a presentar un alto porcentaje de frecuencia con un muy bajo porcentaje de abundancia, indicando que el depredador consume diferentes presas en abundancias bajas.

Hábitat: Lugar que ocupa el organismo o la población. Es la suma total de las condiciones ambientales características de un sitio específico ocupado adecuado a los requerimientos de la población.

Hábito: Pauta adaptativa y/o comportamiento a respuestas semejante al mismo estímulo.

Índice de vacuidad: Representación porcentual de estómagos vacíos del total de muestras analizadas.

Interespecífica: Relación competitiva entre dos o más especies cuando el recurso en cuestión es limitado.

Intraespecífica: Relación competitiva que se presenta en la ocupación simpátrica del hábitat por parte de organismos de la misma especie cuando el recurso es limitado.

Isótopo: Elemento químico que tiene el mismo número atómico pero diferente peso, que otro, también interpretado como la variante de un elemento químico.

Mesodepredador: Cualquier especie (indiferentemente de su tamaño o taxonomía) que se encuentre en los niveles medios de la red trófica.

Metabolismo: Conjunto de procesos químicos desarrollados en órganos o en el organismo en general, y comprende dos procesos; catabolismo y anabolismo.

Metabolismo basal: Proceso metabólico que se realiza mientras el organismo está en reposo o inactividad.

Nicho ecológico: Espacio multi-dimensional donde cada dimensión es la respuesta de una especie a una variación de una determinada variable externa.

Nivel trófico: Distancia media entre la fuente de energía (productores) y un consumidor.

Presas dominantes: Puntos ubicados cercanos al 100% de frecuencia y al 100% de abundancia (análisis gráfico). Especies que sobresalen o prevalecen en la dieta de un depredador.

Presas raras: Puntos ubicados cercanos al 1% de frecuencia y al 1% de abundancia (análisis gráfico). Especies que son registradas de manera fortuita u ocasional en la dieta de un depredador.

Red alimentaria: Representación esquemática de las relaciones complejas entre las cadenas alimenticias, niveles tróficos, referente a la alimentación o relación trófica en el ecosistema, incluyendo todas las posibles relaciones entre consumidores.

Repleción gástrica: Cantidad de alimento que se encuentra dentro de un estómago en relación a la capacidad del estómago.

Simpátrica: Tendencia de dos especies diferentes a ocupar un mismo hábitat.

Tasa de digestión: Velocidad en que las presas son digeridas en el estómago.

Tasa de evacuación gástrica: velocidad en que los restos remanentes (desechos) de las presas ingeridas son liberadas al exterior por medio de la egestión.

Las definiciones del presente glosario fueron basadas en los trabajos de Hutchinson (1957), Costello (1990), Sarmiento (2000), Sim *et al.* (2000), Clark *et al.* (2008), Prough *et al.*, (2009) y Barret (2012) sin ser una copia fiel de dichos textos.

RESUMEN

Rhinoptera steindachneri, es un batoideo con importancia comercial, de talla media, pelágica, migratoria, con hábitos alimentarios bentónicos. Para las costas del Pacífico mexicano ha sido considerado como un depredador especialista en el consumo de moluscos, registrándose también a ofiuros y artrópodos bentónicos como parte importante de su dieta. Para la Bahía de La Paz se desconocen la mayoría de los aspectos biológicos. Por ello, el objetivo del presente estudio fue caracterizar los hábitos alimentarios de la especie a partir de ejemplares capturados de la pesca comercial. Se estimaron el índice de vacuidad (IV), así como el empleo de los métodos cuantitativos simples (frecuencia de aparición, numérico y gravimétrico) y compuestos (porcentaje del índice de importancia relativa presa específica (%PSIRI)). Un total de 310 individuos (146 hembras y 164 machos) de *R. steindachneri* capturados desde el 2013 al 2015 fueron analizados. Se registró un IV= 97.1% y las especies presa dominantes fueron *Mysidium* sp. y *Cylichna* sp. (%PSIRI= 77.9 y 21.9 respectivamente). A causa de la elevada frecuencia de estómagos vacíos registrados, no fue posible describir la dieta general para la especie, ni se pudo comparar con los estudios previos. Por tanto, y para tratar de determinar por qué se presentó esta característica en la especie, se analizaron cuatro hipótesis que pueden responder las causas del elevado IV, que abarcan desde hábitos alimentarios, fisiología y digestión de presas, ubicación geográfica del estudio y eversions estomacales. Sin embargo, se consideró que las más probables son la hora de captura combinado con la fisiología y digestión de las presas.

Palabras claves: Elasmobranquios, batoideo, alimentación, dieta, Golfo de California.

ABSTRACT

Rhinoptera steindachneri, is a medium sized pelagic, migratory batoid fish, with benthic feeding habits and commercial importance. For the coasts of the Mexican Pacific, it has been considered as a predator specialized in the consumption of molluscs, also registering benthic ophiuroid and arthropods as an important part of its diet. For the Bay of La Paz most of the biological aspects are unknown. Therefore, the aim of this study was to characterize the feeding habits of the species from specimens captured from commercial fishing. The vacuity index (VI) was estimated, as well as the use of simple quantitative methods (frequency of occurrence, numerical and gravimetric) and compounds (percentage of the prey specific importance relative index (PSIRI)). A total of 310 individuals (146 females and 164 males) of *R. steindachneri* captured from 2013 to 2015 were analyzed. VI = 97.1% was registered and the dominant prey species were *Mysidium* sp. and *Cylichna* sp. (% PSIRI = 77.9 and 21.9 respectively). Because of the high frequency of empty stomachs recorded, it was not possible to describe the general diet for the species, nor could it be compared with previous studies. Therefore, and to try to determine why this characteristic was presented in the species, four hypotheses were developed, ranging from eating habits, physiology and digestion of prey, geographic location of the study and stomach evertions. However, it was considered that the hour of capture combined with the physiology and digestion of the prey were the most probable hypothesis.

Key words: Elasmobranchs, batoid fish, feeding, diet, Gulf of California.

1. INTRODUCCIÓN

Hutchinson (1957) define el nicho ecológico como: “un espacio multi dimensional donde cada dimensión es la respuesta de una especie a una variación de una determinada variable”. Esto se traduce en un hipervolumen donde la suma de todos los factores tanto bióticos como abióticos interactúan de manera simultánea sobre cada especie. En este sentido, uno de los principales determinantes del nicho realizado de una especie es su dieta y la combinación de factores como por ejemplo espacio y tiempo, que, sumados, condicionan las interacciones tróficas de las mismas (Root, 1967; Ross, 1986; Leibold, 1995). Así, el nicho trófico, puede ser definido como la fracción de ese espacio que incluye los factores ecológicos (abióticos y bióticos) relacionados con el cómo, dónde y cuándo una especie obtiene la energía para poder vivir (Heithaus & Vaudo, 2012).

Una de las formas de conocer el nicho de una especie es fraccionando ese espacio multidimensional. Es por ello, que el estudio del “nicho trófico” es fundamental para determinar la función que estas desempeñan en los ecosistemas en donde habitan (Bolnick *et al.*, 2002; Bolnick *et al.*, 2003; Navia *et al.*, 2007). La mayoría de los elasmobranquios son considerados mesodepredadores, es decir, que cumplen funciones como depredadores y presas simultáneamente, y por ende, constituyen el enlace entre los depredadores tope y los niveles tróficos más bajos (Myers *et al.*, 2007; Ferretti *et al.*, 2010; Navia *et al.*, 2010). Diferentes estudios sugieren que estas especies desempeñan importantes roles estructurales y/o funcionales en las redes tróficas marinas (Ferretti *et al.*, 2010; Navia *et al.*, 2010; Bornatowski *et al.*, 2014a), llegando incluso a presentar diferentes roles dentro de una red de acuerdo a los cambios dietarios que se producen en sus diferentes estados de desarrollo (Navia *et al.*, 2017).

Una de las principales necesidades biológicas de todo organismo vivo es alimentarse, entendiéndose esta acción, como la forma de adquirir la materia y energía que se necesita para su funcionamiento (Heithaus & Vaudo, 2012). Las especies obtienen el alimento a través de diferentes técnicas, según el hábitat que ocupan y sus hábitos alimentarios. Dichas variaciones generan un continuo de estrategias alimentarias que varían desde depredadores generalistas hasta especialistas, y que a su vez se ven influenciadas por variables como el sexo, la talla, el tiempo, el espacio y la profundidad (Treloar *et al.*, 2007; Vögler *et al.*, 2008; Navia *et al.*, 2011; López-García *et al.*, 2012; Schmitt *et al.*, 2015).

Además, se ha propuesto que los cambios alimentarios intraespecíficos pueden ser el resultado de diferentes necesidades fisiológicas de una especie debidas al sexo, talla o grado de desarrollo. Así mismo, las variaciones tróficas entre especies han sido identificadas como uno de los principales mecanismos de coexistencia entre especies simpátricas (Platell *et al.* 1998; Navia *et al.*, 2007; Sommerville *et al.*, 2011).

La caracterización del nicho trófico en los batoideos se ha realizado a partir de la descripción de la dieta de las especies utilizando principalmente cuatro métodos: I) mediante la identificación taxonómica de presas a partir de análisis de contenidos estomacales (Platell *et al.* 1998; Valadez-González *et al.*, 2000; Rohner *et al.*, 2017; Kemper *et al.*, 2017); II) empleando la técnica de isótopos estables (Boyle *et al.*, 2012; Polakis *et al.*, 2017); III) la combinación de ambas metodologías (Yemişken *et al.*, 2017) y IV) la inclusión de las herramientas moleculares de ADN (Bade *et al.*, 2014).

El análisis de contenidos estomacales ha sido el método más ampliamente utilizado, para la descripción de la dieta en peces, el cual aporta información de las presas ingeridas en el corto plazo (Hyslop, 1980; Cortés, 1999; Brown *et al.*, 2012). Este método permite analizar el efecto de variables como el sexo, la talla, la edad o el estado de madurez, entre otras, en la dieta de una especie, así como estudiar las interacciones tróficas entre especies (Navia *et al.* 2011; López-García *et al.*, 2012).

Por su parte, el análisis de isótopos estables aporta información relacionada más con la asimilación que con la ingesta de las presas, y en ventanas temporales que van desde horas hasta años, permitiendo abordar preguntas de investigación que no se pueden responder con los análisis de contenidos estomacales (Espinoza *et al.*, 2015; Hernández-Aguilar *et al.*, 2016). Entre las principales ventajas de los análisis isotópicos se identifica que es una técnica no invasiva, permitiendo ser aplicada en especies en riesgo, además de solventar problemas de altos índices de vacuidad cuando los depredadores presentan tasas de digestión muy elevadas (Kim & Koch, 2011; Hussey *et al.*, 2012). Los análisis de isótopos estables se han aplicado en estudios de dieta a diferentes niveles de organización ecológica como: intraespecífica, poblacional, estructuras comunitarias (redes tróficas), uso, repartición y preferencia de alimentos y hábitat, (Simpfendorfer *et al.*, 2011; Shiffman *et al.*, 2012; Rossman *et al.*, 2016; Shipley *et al.*, 2017). Como principales inconvenientes de la técnica se describen, la inversión económica que implica este tipo de análisis en comparación con los análisis de contenidos

estomacales y la ausencia de una resolución taxonómica de las presas consumidas.

La identificación molecular de las presas consumidas ha sido poco empleada, y es una técnica útil en especies que presentan altas tasas de vacuidad estomacal pero que disponen de contenido intestinal o en aquellas en donde se puede disponer de heces fecales. Bade *et al.* (2014) aplicaron esta herramienta para estudiar la dieta de *Rhinoptera bonasus* (Mitchill, 1815), en la costa este de Estados Unidos logrando, pese al avanzado grado de digestión de las presas, una identificación taxonómica de las mismas.

Sin embargo, a la fecha existe poco conocimiento de la fisiología nutricional en tiburones y menos aún en rayas (Cortés *et al.*, 2008; Leigh *et al.*, 2017). En la mayoría de estos trabajos se menciona que los elasmobranquios presentan fluidos estomacales muy ácidos y alcalinos con valores de pH entre 0.5 y 8.7 (dependiendo de la especie), lo cual, combinado con variables como temperatura estomacal, tipo, tamaño y calidad lipídica de la presa, juegan un papel determinante en el tiempo de digestión, absorción y evacuación intestinal de las especie (Tricas, 1979; Nelson & Ross 1995; Papastamatiou & Lowe 2004; Papastamatiou *et al.*, 2007). Estos factores bioquímicos pueden afectar la condición, e identificación taxonómica de las presas ingeridas y por tanto influir en los resultados obtenidos a partir de análisis de contenidos estomacales (Buckland *et al.*, 2017). En este contexto se sugieren que existe una relación directa entre las tasas de digestión y el tipo de presas consumidas iniciando con invertebrados pequeños de exoesqueleto delgado, pasando a peces y poliquetos y finalizando en invertebrados grandes de esqueleto grueso (Elliot, 1972; Macdonald *et al.*, 1982; Macpherson *et al.*, 1989; Nelson & Ross 1995; Buckland *et al.*, 2017).

En cuanto al conocimiento biológico de *Rhinoptera steindachneri* Evermann & Jenkins, 1891, a lo largo de su distribución geográfica, se reporta que es un depredador especialista que se alimenta de presas bentónicas (Simental-Anguiano, 2011; Díaz-Carballido, 2011, Navarro-González *et al.*, 2012; Ramírez-Rodríguez, 2014). Sin embargo, a lo que respecta a información biológica para la Bahía de La Paz, esta es prácticamente desconocida, incluso a pesar de ser una especie de alto valor comercial y tener alta participación en los porcentajes de captura de batoideos en la zona (Bizzarro *et al.*, 2007a; González-González, 2017). En este sentido, el presente estudio pretende aportar al conocimiento de la dieta y ecología trófica de la especie en la Bahía de La Paz, determinando, a partir de análisis de contenidos estomacales, el efecto que sobre estas puedan tener factores como el sexo, la talla,

la edad y el estado de madurez.

Rhinoptera steindachneri es una especie de interés comercial con hábitos migratorios y gregarios, lo cual se refleja en los grandes volúmenes de captura de juveniles y adultos de esta especie en la zona sur del Golfo de California. A pesar de ser una especie migratoria está ubicada entre las cuatro más capturadas en la Isla del Espíritu Santo y Bahía de La Paz, BCS, estando presente a lo largo del año (González-González, 2017), y es considerada como una población residente en el área. La captura de esta especie se realiza a lo largo de todos sus estados de desarrollo, lo cual podría afectar además de su estabilidad poblacional, su función ecológica en el área de estudio. Es por esta razón, que empleando estudios de análisis de contenidos estomacales se pretende profundizar en la dieta y ecología trófica de la especie en el área de estudio, considerando si existen variaciones en sus hábitos alimentarios relacionados con el sexo, talla, edad, estado de madurez sexual, época del año o entre años.

2. ANTECEDENTES

Pollerspöck & Straube (2017), recopilaron alrededor de 600 documentos entre artículos, notas y resúmenes en congresos, relacionados con la dieta de los Chondrichthyes, de los cuales el 19.5% corresponden a investigaciones realizadas sobre batoideos capturados en la Zona Económica Exclusiva de México.

De acuerdo con Weigmann (2016), dentro del superorden Batoidea se encuentra la familia Rhinopteridae, la cual está conformada por siete especies, en aguas tropicales y subtropicales con distribución geográfica al Este y Oeste del Océano Índico, Noroeste y Suroeste del Océano Pacífico, Noroeste, Suroeste y Noreste del Océano Atlántico. De estas siete especies, *R. bonasus*, ha sido la más estudiada, disponiéndose a la fecha de información sobre su reproducción (Neer & Thompson, 2005; Pérez-Jiménez, 2011), comportamiento migratorio (Smith & Merriner, 1987; Blaylock, 1993; Collins *et al.*, 2007), edad (Smith & Merriner, 1987; Neer & Thompson, 2005), cinemática (Sasko *et al.* 2006; Kolmann *et al.*, 2015) y dieta (Ajemian & Powers, 2012; Bade *et al.*, 2014; Bornatowski *et al.*, 2014b; Poulakis *et al.*, 2017).

Los aspectos de comportamiento de este grupo de especies, en particular los relacionados a los hábitos alimentarios han sido bien documentados, porque se plantea que en sus movimientos migratorios estas especies causan un fuerte impacto sobre recursos marinos que son de interés económico tales como cultivos de ostras y almejas, así como en la destrucción de hábitats costeros en sus eventos alimentarios, especialmente praderas marinas (Orth, 1975; Peterson *et al.*, 2001; Fisher *et al.*, 2011). Al respecto, Bade *et al.* (2014), empleando análisis moleculares, identificaron que tanto las ostras como las almejas no forman parte importante de la dieta de esta especie en las costas de Carolina del Norte y Virginia, Estados Unidos lo que pone en duda los planteamientos anteriores sobre sus efectos negativos en las poblaciones de las mismas.

Las rayas de la familia Rhinopteridae son consideradas como especies durófagas, es decir, que se alimentan de los tejidos blandos de presas con exoesqueletos calcáreos (principalmente moluscos), lo cual es posible debido a la combinación de sus placas dentales de forma adoquinada, y una fuerte musculatura bucal (Sasko *et al.*, 2006; Kolmann *et al.*, 2015). En cuanto al comportamiento alimentario de estas especies, y basados en estudios de *R. bonasus* se ha registrado que utilizan los lóbulos subrostrales y sus aletas pectorales para “escarbar” en

el fondo marino (Smith & Merriner, 1985; Sasko *et al.*, 2006), presentando así una estrategia de manipulación y succión que es muy diferente a las identificadas en otras especies de batoideos (Fisher *et al.*, 2011; Wilga *et al.*, 2012).

Los estudios de dieta y ecología trófica realizados en *Rhinoptera*, sugieren que estas especies se alimentan principalmente de moluscos bivalvos y equinodermos, aunque también consumen diversos tipos de presas en bajo número y peso como anfípodos, misidáceos y peces (James, 1962; Orth, 1975; Smith & Merriner, 1985; Fisher *et al.*, 2011; Ajemian & Powers, 2012; Navarro-González *et al.*, 2012; Bade *et al.*, 2014). Se ha registrado una mayor similitud de dietas entre individuos de un mismo cardumen que entre cardúmenes (Collins *et al.*, 2007), así como, diferencias entre tallas entre cardúmenes también han sido reseñadas (Peterson *et al.*, 2001).

A partir de ejemplares provenientes de la captura artesanal del Golfo de Mannar (Océano Indico), se ha documentado que *Rhinoptera javanica* Müller & Henle, 1841, registró un elevado número de estómagos vacíos, y en aquellos con contenido estomacal, fue posible observar fragmentos muy pequeños de conchas de bivalvo (James, 1962), los cuales se propuso coinciden con las presas registradas en otra localidad del mismo Golfo (Shipley & Hornell, 1906). Los fragmentos de conchas fueron identificados como del género *Mactra*, presa que se definió como el principal componente alimentario en la dieta de la especie.

Para la costas y bahías orientales de los Estados Unidos (particularmente Chesapeake Bay), existe más información sobre la alimentación y los cambios espaciales y temporales en *R. bonasus*, lo cual puede ser resultado del monitoreo constante en esta zona de estudio por el cultivo de moluscos de importancia comercial. Según Smith & Merriner (1985), el primer registro del cual se tiene conocimiento se remonta al año 1815, en donde se reseña que esta especie es detestada por las personas que habitan cerca de la costa, debido al daño que ocasionan a la almeja *Mya arenaria*. Así mismo Smith (1907), reportó que *R. bonasus* consume almejas y ostras. Posteriormente, Wallace *et al.* (1965) la catalogaron como el depredador principal de *M. arenaria* durante la temporada de verano.

De igual forma Orth (1975), documentó que los estómagos analizados de *R. bonasus*, contenían principalmente tejidos del bivalvo comercial *M. arenaria*, indicando que la actividad del forrajeo de *R. bonasus*, ocasionó fuertes estrago a las praderas marinas de *Zostera marina*.

Daños similares causados por esta raya fueron reportados en el Norte de Carolina, por el elevado consumo de las almejas *Aequipecten irradians* (= *Argopecten irradians*) por Otweel & Crowd (1977). Merriner & Smith (1979), registraron nuevamente que la almeja de concha suave *M. arenaria* fue la presa preferencial de *R. bonasus* en Chesapeake Bay, reportando diferencias en las proporciones y especies de las presas ingeridas en zonas aledañas de los ríos tributarios (Smith & Merriner, 1985).

En la última década se retomó el estudio de la ecología trófica de la especie, Collins *et al.* (2007), resaltaron el consumo de crustáceos como presas principales en Charlotte Harbor (Florida). La percepción humana sobre *R. bonasus* en Chesapeake Bay decayó posterior a una publicación de Myers *et al.* (2007), la cual generó controvertidas acciones antrópicas dirigidas a reducir la población de *R. bonasus*, al ser identificada como la responsable de grandes pérdidas económicas en el cultivo de moluscos en el área. Posteriormente se observó un incremento en la investigación de esta especie. Fisher *et al.* (2011) realizaron pruebas sobre la preferencia o descarte del consumo y depredación de esta especie sobre moluscos de importancia comercial. Ajemian & Powers (2012) reportaron un impacto mínimo sobre moluscos de interés comercial en las costas de Alabama, observando diferencias espaciales y ontogénicas alimentarias en *R. bonasus*.

A partir del 2014, se realizaron estudios aplicando nuevas metodologías para generar información sobre la ecología trófica de *R. bonasus*. Bade *et al.* (2014) emplearon técnicas moleculares, encontrando que no existe evidencia de que *R. bonasus* se estuviese alimentado de moluscos de interés comercial en Carolina del Norte o en Chesapeake Bay. Poulakis *et al.* (2017) registraron los primeros valores isotópicos para *R. bonasus* en Charlotte Harbor, reportándolas como un depredador de pequeños invertebrados marinos, confirmando así la hipótesis de que exista una población residente en el área de estudio.

Para el hemisferio Sur del continente americano, también ha sido descrita la dieta de *R. bonasus*. Bornatowski *et al.* (2014b) a partir de ejemplares capturados de la pesca artesanal de Paraná (Brasil), reportaron como presas principales a los ofiuros y moluscos. Se debe reseñar que debido a la distribución conocida para las especies del género *Rhinoptera* en la costa occidental del Atlántico, es muy probable que este reporte corresponda a la especie *R. brasiliensis* (Vooren & Lamónaca, 2004).

Un resultado común en casi todos los estudios tróficos realizados en este género, es la especialización en el consumo de moluscos y el alto valor porcentual obtenido para la materia orgánica no identificable (MONI). Esto es atribuido al elevado grado de trituración, maceración y digestión de las presas, lo que produce un significativo efecto en la determinación y cuantificación de la estrategia alimentaria de estas especies. Al respecto, Bade *et al.* (2014) desarrollaron un método de identificación molecular de presas que aporta información valiosa en los estudios alimentarios de especies con alto nivel de trituración y/o digestión de presas.

En cuanto a la especie de interés de este estudio, *Rhinoptera steindachneri* se encuentra ampliamente distribuida a lo largo de la costa Oriental del Pacífico desde México hasta Perú, usualmente asociada a fondos arenosos y en ocasiones arrecifes rocosos, con hábitos migratorios y tendencias a formar grupos (Bizzarro *et al.*, 2009a). A lo largo de su distribución, los únicos estudios de alimentación para esta especie, se registran para la costa occidental de México, utilizando el análisis de contenido estomacal. Se han reportado principalmente equinodermos, moluscos, anélidos y crustáceos (Simental-Anguiano, 2011; Díaz-Carballido, 2011; Navarro-González *et al.*, 2012; Ramírez-Rodríguez, 2014) identificando también que la importancia relativa de cada grupo es diferente entre las localidades estudiadas, lo cual es un efecto de la variación en la distribución, abundancia espacial y temporal de las presas consumidas.

Simental-Anguiano (2011), describió la dieta para esta especie a partir de 22 individuos ($\bar{X}=79.7 \pm 9.61$ cm de ancho de disco) capturados de la pesca artesanal del Alto Golfo de California, destacando el predominio de la almeja *Tellina subtrigona* como presa principal. Para ese mismo año, Díaz-Carballido (2011), con 138 ejemplares ($\bar{X}=40.1$ AD) capturados con redes camaroneras en el Golfo de Tehuantepec, reportó que el molusco *Strigilla dichotoma* fue la especie más consumida. Navarro-González *et al.* (2012) señalaron que el ofiuro *Ophionereis annulata* fue la especie más importante en los 48 estómagos analizados, de ejemplares extraídos con redes de arrastre en la zona de pesca de camarón de Nayarit y Sinaloa ($\bar{X}=43.2 \pm 4.1$ cm AD). Finalmente, Ramírez-Rodríguez (2014) analizando contenidos estomacales de 181 individuos (AD= 23.7 – 57.0 cm) capturados en la misma zona de estudio que Navarro-González *et al.* (2012), encontró que *Corbula* sp. fue la presa principal.

3. HIPÓTESIS

Los antecedentes generales para el género *Rhinoptera*, las describen como especies pelágicas, de hábitos gregarios, migratorias, y de hábitos alimentarios durófagos con una preferencia en el consumo de invertebrados marinos bentónicos presentando estrategias de captura e ingesta de presas muy particulares y una alta frecuencia de estómagos vacíos. Se espera que al caracterizar la dieta de *Rhinoptera steindachneri* en la Bahía de La Paz, BCS, se registre un predominio de restos (tritutados e incluso macerados) de presas de moluscos bentónicos con exoesqueletos delgados, lo que conduciría a la subestimación de la importancia relativa de las mismas. Así mismo es de esperarse variación en la proporción de las presas ingeridas entre años (de acuerdo a su abundancia y disponibilidad en la zona de estudio), sin descartar la posibilidad de encontrar una frecuencia considerable de estómagos vacíos.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Describir el nicho trófico de *Rhinoptera steindachneri* en la Bahía de La Paz, Baja California Sur.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar los hábitos alimentarios de *Rhinoptera steindachneri* en la zona de estudio.

Evaluar el efecto del sexo, estado de madurez sexual, edad y temporada climática en la dieta de *R. steindachneri*.

Determinar la amplitud de nicho, la superposición y el nivel trófico de *R. steindachneri* de acuerdo a las variables estudiadas.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de La Paz se encuentra ubicada en el estado de Baja California Sur, México y tiene una gran importancia pesquera y turística para el Estado (Vázquez-Hurtado *et al.*, 2010). Se ubica entre los 24.1-24.8°N y los -110.2-110.8°O siendo la bahía más grande del Golfo de California. Se encuentra constituida por dos cuencas, una al Norte y otra al Sur siendo la primera más profunda; está conectada al Golfo por dos entradas una al Norte de la Isla del Espíritu Santo y por el Canal de San Lorenzo al Sur, (Guevara-Guillén *et al.*, 2015). De igual manera, estos autores documentaron que la Bahía de La Paz presenta dos épocas bien definidas, una cálida (junio-noviembre) y otra fría (diciembre-mayo) las cuales fueron consideradas en la presente investigación. La zona de estudio se concentra principalmente en la zona Sur de la Bahía de La Paz, el canal marítimo de San Lorenzo y zonas aledañas a la Isla del Espíritu Santo ubicada al Este de la Bahía de La Paz.

Las mareas son de carácter semidiurno, ocasionando corrientes de marea muy fuerte, mayores que las que se observan en el caso del reflujó. El aporte de agua dulce a la Bahía de La Paz es nulo, y su precipitación anual es baja (180 ml), causando un aumento en la salinidad, la cual oscila en los meses de verano entre 35.1 y 35.4 ups, con una zona de máxima salinidad (36.7 ups) (Martínez-Flores *et al.*, 2006; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008; Maciel-Zapata, 2017).

La Isla Espíritu Santo, presenta contrastes en sus litorales, al este tiene una plataforma continental expuesta al oleaje, con sustrato rocoso presentando pendientes $>5^\circ$, con isobatas de 100 a 400 m muy cercanos a la costa; mientras el oeste presenta lugares con zonas semiprotegidas y protegidas con lagunas bordeadas de por manglares, aguas someras con presencia de sustrato arenoso, pendientes suaves (1 a 3°) e isobatas de 50 a 100 m relativamente alejadas de la costa (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997; González-Medina *et al.*, 2006).

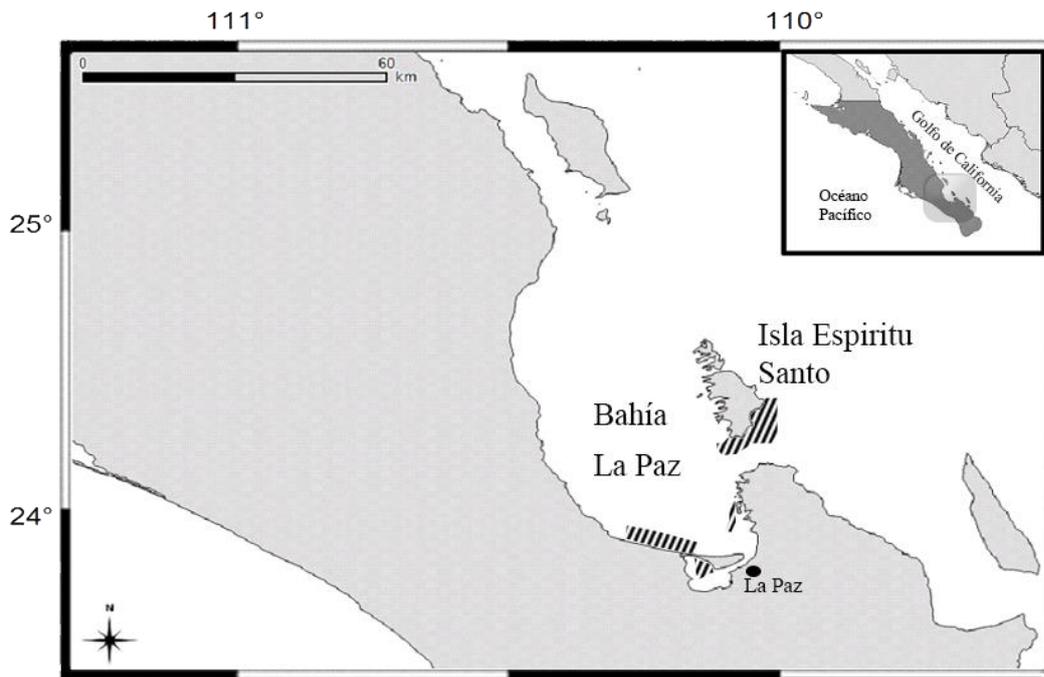


Figura 1. Ubicación geográfica de la zona de estudio. Las barras negras diagonales indican las áreas de captura de los individuos de *Rhinoptera steindachneri* recolectados para este estudio.

5.2. TRABAJO DE CAMPO

La recolecta de los organismos se realizó de manera mensual entre octubre de 2013 a diciembre de 2015 y durante los meses de marzo, junio, julio y agosto del año 2016 y marzo y abril del 2017. Para la captura de los individuos se utilizó una red agallera de fondo con dimensiones entre 100 a 300 m de largo, 1 m de alto y abertura de malla de 25 cm. Las redes fueron caladas a las 19:00 horas y recuperadas a la mañana siguiente a las 07:00 horas. A partir de agosto del 2016 se realizaron un total de cinco salidas diurnas (8:00 a 17:00 horas) con revisión de red cada 4.5 horas aproximadamente para obtener información de los hábitos alimentarios de esta especie durante el día. Los individuos capturados fueron identificados a nivel de especie, pesados (± 0.1 g), medidos en su ancho del disco (AD) (± 1 cm) y sexados usando la presencia (machos) o ausencia (hembras) de los mixopterigios en las aletas pélvicas.

Para obtener el estómago de cada ejemplar se realizó un corte longitudinal desde la parte posterior de la cintura escapular hasta la cloaca, seguido de un corte en la parte anterior del estómago y otro corte al inicio de la válvula espiral. Cada estómago fue fijado en formol al 10%, rotulado y almacenado hasta su procesamiento.

5.3. TRABAJO DE LABORATORIO

5.3.1. Procesamiento de muestras del contenido estomacal

Los restos alimentarios fueron separados, contados y pesados. Estos inicialmente se separaron en grandes grupos zoológicos (crustáceos, moluscos, anfípodos y peces) y posteriormente se procedió a la identificación al nivel taxonómico más bajo de cada ítem presa. Para ello se utilizaron diversas referencias bibliográficas especializadas por grupo taxonómico: crustáceos (Fischer *et al.*, 1995; Hendrickx, 1996, 1999), estomatópodos (Salgado-Barragán & Hendrickx, 2010) anfípodos (Philips, 2006; Chapman, 2007), bivalvos (Huber, 2010) y peces (Fischer *et al.*, 1995; Moser, 1996).

5.4. ANÁLISIS DE DATOS

Para cada uno de los individuos analizados se dispuso de la información exacta de su estado de madurez sexual (Burgos-Vázquez en preparación), así como de su edad (Pabón-Aldana, 2016). Considerando neonatos a los especímenes cuyas tallas fueron inferiores a 45 cm AD, juveniles (inmaduros) entre 46 y 49 cm AD y adultos (maduros) con tallas superiores a 70 cm AD.

5.4.1. Contenidos estomacales

Se calculó el índice de vacuidad (IV), con la finalidad de reflejar la frecuencia de alimentación de la raya, lo cual ha sido empleado previamente para estimar la fracción de la población que presentan restos de presas en el tracto digestivo (Batistic *et al.*, 2005; Valinasaab *et al.*, 2011), la cual fue calculada siguiendo la ecuación e interpretación planteada por Euzen (1987) en Valinasaab *et al.* (2011):

$$IV = \frac{Ev * 100}{Et}$$

Donde: Ev = Número de estómagos vacíos, Et = Número total de estómagos analizados.

Valores de IV interpretados como: altamente voraz (IV=0-20), relativamente voraz (IV=21-40), consumidor moderado (IV=41-60), relativamente abstigente (IV=61-80) y abstigente (IV=81-100).

Para conocer si el número de estómagos analizados fueron suficientes para describir con precisión la dieta de la especie, se aplicó una curva de acumulación de presas usando el índice

de diversidad de Shannon-Wiener para observar si se alcanzó una asíntota (Huturbia, 1973; Ferry & Cailliet, 1996). Cortés (1997) sugirió que la construcción de esta curva debe ser un proceso aleatorizado, por lo cual se usó la rutina “sample-based rarefaction (species accumulation curves)” del programa EstimateS 7.5 (Colwell, 2005), aplicando 500 iteraciones a los valores de diversidad de especies de los estómagos analizados.

Dado que este método es gráfico, ocasiona subjetividad al momento de realizar su interpretación. Por ende, para describir su precisión, se comparó la pendiente generada por los puntos finales de la curva versus una línea de pendiente cero (Bizzarro *et al.*, 2007b); específicamente, se realizó una regresión lineal usando los últimos cuatro puntos, para probar si la pendiente de la línea de mejor ajuste fue significativamente diferente de una línea de pendiente cero (H0: $m=0$ y HA: $m \neq 0$). Las pendientes fueron comparadas usando la prueba estadística de t-student, donde $t = (b-0)/S_b$, b = pendiente de la línea de mejor ajuste (coeficiente de regresión) y S_b = error estándar de la pendiente (Zar, 1999). Las pendientes no son diferentes si $P > 0.05$, indicando que la curva alcanzó la asíntota. La selección de cuatro puntos y no de tres o cinco obedece a criterios de poder estadístico de la prueba y representación del final de las curvas (Bizzarro *et al.*, 2007b).

Para describir los hábitos alimentarios de la especie se utilizaron los valores relativos de frecuencia de aparición (FA), abundancia (%PN) y peso (%PP) específicos de una presa para calcular el porcentaje del índice de importancia relativa específica de las presas (%PSIRI por sus siglas en inglés). Los valores de %PN y %PP se calcularon a partir de la propuesta de Brown *et al.* (2012, a saber:

$$\%PPi = \left(\frac{\sum Si}{\sum Sti} \right)$$

Donde: PPi = abundancia (número o peso) presa específica de la presa i , Si = el contenido de la presa i de los estómagos (número o peso) y Sti = el contenido total (número o peso) de solo los estómagos que contienen la presa i .

Con base en los índices anteriores se calculó el %PSIRI como:

$$\%PSIRI = \frac{\%FAi * (\%PNi + \%PPi)}{2}$$

Donde: $\%FAi$ = Proporción de la frecuencia de aparición para la especie presa i , $\%PNi$ = Proporción de la abundancia de presa específica de la especie presa i . $\%PPi$ = Proporción del peso de presa específica de la especie presa i .

Las estimaciones de los trabajos previos realizados en la descripción de la dieta de *R. steindachneri*, fueron utilizados para calcular el respectivo %PSIRI para mantener una homogeneidad en las comparaciones y los resultados a lo largo de este manuscrito. Para este cálculo fueron utilizados los valores de los índices simples publicados en esos trabajos, y transformados a %PNi y %PPi para su posterior aplicación en la estimación del %PSIRI, de acuerdo a las siguientes ecuaciones propuestas por Brown *et al.* (2012):

$$\%PNi = \frac{\%N}{\%FA}$$

Donde: %PNi = Proporción de la abundancia de presa específica de la especie presa *i*. %N = Porcentaje de abundancia y %FA = Porcentaje de frecuencia de aparición.

$$\%PWi = \frac{\%P}{\%FA}$$

Donde: %PPi = Proporción del peso de presa específica de la especie presa *i*. %P = Porcentaje de peso y %FA = Porcentaje de frecuencia de aparición.

La estrategia alimentaria de *R. steindachneri* se determinó usando el método gráfico propuesto por Costello (1990), modificado por Amundsen *et al.* (1996), el cual consiste en relacionar el índice de frecuencia de aparición (%FA) versus la abundancia presa específica de cada ítem presa identificado (%PNi). El empleo de esta relación permitió separar visualmente la importancia de las presas (como raras o dominantes), la estrategia alimentaria (tendencias generalista o especialista) y el comportamiento trófico de la población, es decir, si una presa es consumida en gran cantidad por unos pocos individuos (especialización individual) o si por el contrario, es consumida por la mayoría de los individuos estudiados (especialización poblacional) (Amundsen *et al.*, 1996).

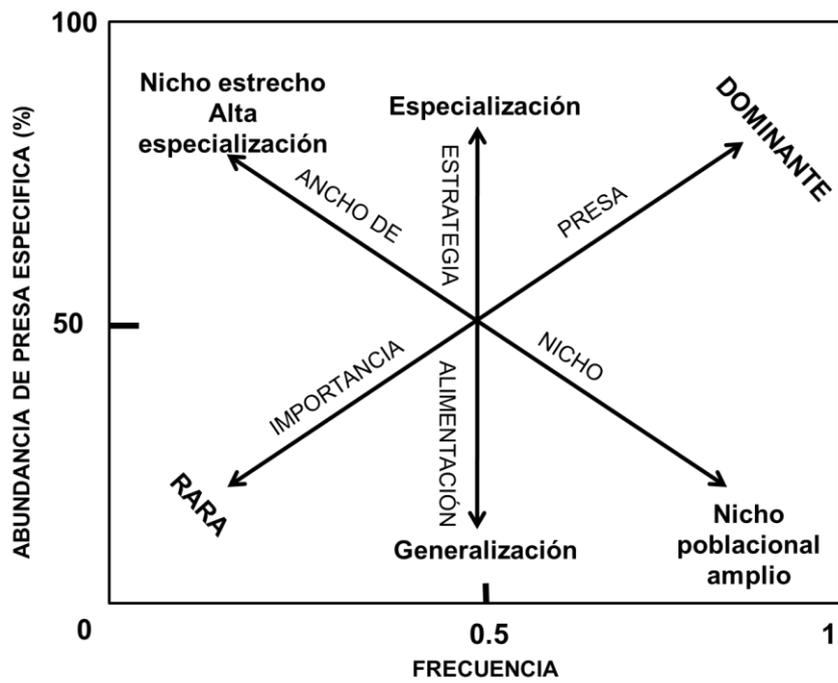


Figura 2. Cuadro de la estrategia alimentaria según Amundsen *et al.* (1996). Tomado y modificado de Restrepo-Gómez (2017).

6. RESULTADOS

6.1. Contenido estomacal

Se recolectó un total de 310 individuos de *R. steindachneri*, correspondiendo a 146 hembras y 164 machos cuya totalidad de estómagos fueron analizados. El intervalo de tallas se representó desde los 40.1 cm a los 94.2 cm AD. En promedio las hembras reportaron tallas mayores a los machos (65.3 y 62.9 cm AD respectivamente). En general, se capturaron una mayor proporción de ejemplares inmaduros para ambos sexos (69.9% hembras y 71.3% machos). Los datos de tamaño mínimo, máximo, promedio y desviación estándar, proporción sexual y estado de madurez sexual por sexo se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1. Valores biológicos de la muestra de *Rhinoptera steindachneri* capturada en la Bahía de La Paz, BCS, México durante el periodo octubre 2013 a diciembre 2015.

	Hembras	Machos
Tamaño de muestra	146	164
Promedio (AD cm)	65.3	62.9
Desviación Estándar (AD cm)	13.8	10.2
Talla mínima (AD cm)	40.1	41.8
Talla máxima (AD cm)	94.2	82.5
Proporción sexual poblacional	47.1	52.9
Proporción inmaduros	69.9	71.3
Proporción maduros	30.1	28.7

Del total de estómagos revisados y analizados, solamente nueve (2.9%) presentaron algún contenido estomacal, estableciéndose un coeficiente de vacuidad de 97.1%. No fue posible alcanzar la asíntota en la curva de acumulación de presas ($P < 0.05$; Fig. 3), y por ende no se pudo describir con precisión la dieta de la especie.

Durante las horas efectivas de pesca nocturna (19:00 a 7:00 horas), todos los individuos presentaron estómagos vacíos. Respecto a la captura de especímenes diurnos ($n=15$), el 60% presentaron restos de contenido estomacal, coincidiendo para ejemplares recolectados entre las 11:00 y 12:00 horas (intervalo de tallas entre 57 y 73 cm AD), mientras que los restantes capturados alrededor de las 17:00 horas presentaron estómagos vacíos para ambos sexos.

En los nueve estómagos con contenido estomacal se contabilizaron e identificaron un total de 6,813 individuos de presas, con un peso de 65.85 g, siendo el grupo de los crustáceos los que mayor contribución realizaron en términos numéricos (6,808 individuos) y de peso (64.9 g). El espectro alimentario de *R. steindachneri* estuvo conformado por un total de seis tipos de presa, pertenecientes cuatro clases taxonómicas: Annelida, Crustacea, Mollusca y Teleostei.

Por su abundancia en términos de frecuencia de aparición, abundancia, y peso específico, destacó el misidáceo, *Mysidium* sp. (%FA= 86, %PN= 98, %PP= 83), el cual también mostró el mayor valor de importancia relativa presa específico (%PSIRI= 77.9). La segunda presa en orden de importancia fue el opistobranquio, *Cylichna* sp. (%FA= 29, %PN= 55, %PP= 99) sumando entre las dos el 99.8% del %PSIRI; mientras el 0.2 %PSIRI restante estuvo distribuido entre decápodos e isópodos no identificados (Tabla 2).

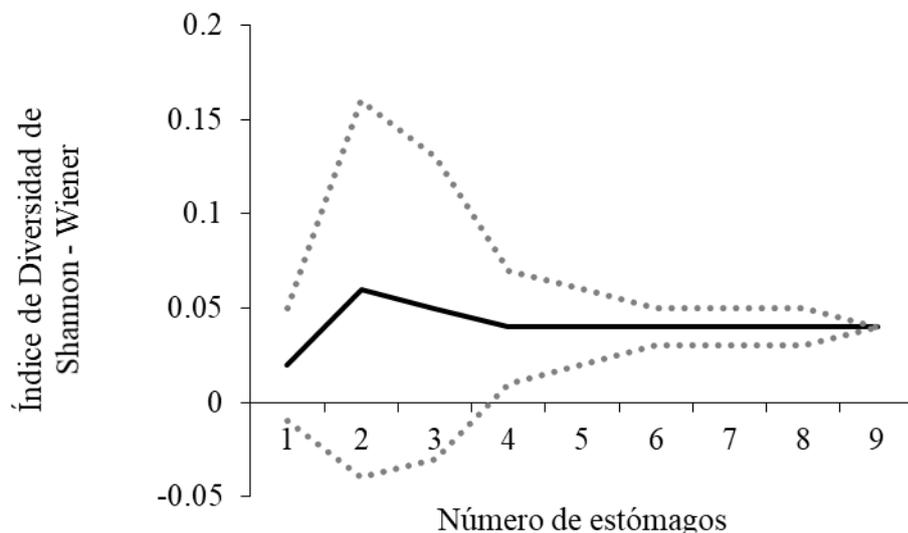


Figura 3. Curva de acumulación de especies para *Rhinoptera steindachneri* capturadas en la Bahía de La Paz, durante el 2013 al 2016. Promedio del índice de diversidad (línea continua) y la desviación estándar (línea punteada).

Con base en la representación visual propuesta por Amundsen *et al.* (1996) para identificar la estrategia alimentaria, se observó que la presa *Mysidium* sp., presentó un alto porcentaje de frecuencia de aparición (85.7%) y de abundancia presa específica (98.1%), sugiriendo que esta es una presa dominante y que la amplitud de nicho trófico de la especie se deriva de un consumo principal de este recurso por la mayoría de los especímenes. Este comportamiento fue definido por Amundsen *et al.* (1996) como especialización trófica de tipo poblacional. Algunos de los individuos de la población consumieron de forma secundaria

Cylichna sp. mientras las presas restantes combinaron valores de frecuencia y abundancia muy bajos, siendo categorizadas como presas raras o incidentales (Fig. 4).

Tabla 2. Contribución porcentual de las presas identificadas para *Rhinoptera 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 presa específica, %PSIRI). No Identificado (N/I)

Categorías de presa	%FA	%PN	%PP	%PSIRI
Annelida	14.285	0.076	0.056	0.009
Crustacea				
Decapoda				
Decapoda N/I	28.571	0.622	0.399	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

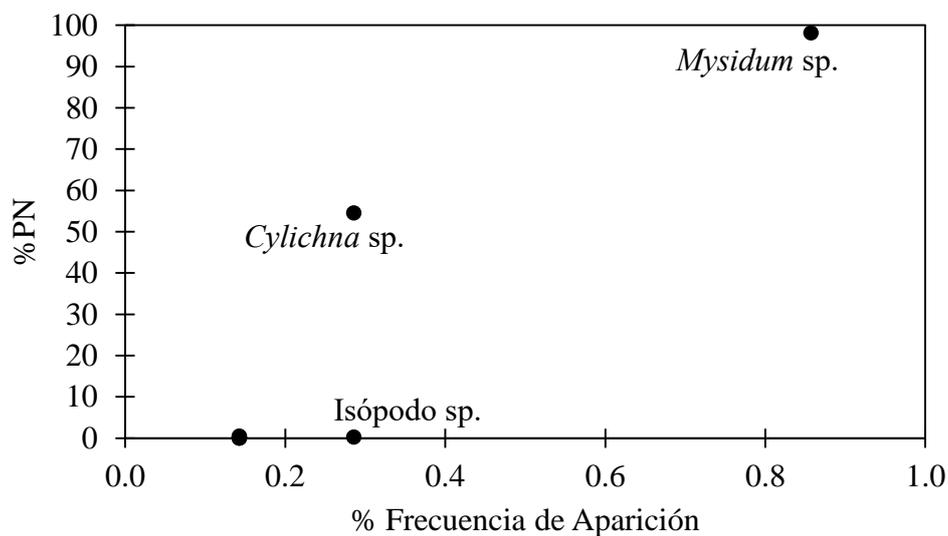


Figura 4. Representación gráfica de la estrategia alimentaria de *Rhinoptera steindachneri* capturadas en la Bahía de La Paz, BCS, México.

7. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente estudio son de alcance limitado, causados por el alto coeficiente de vacuidad y por lo cual, su interpretación y comparación con otros estudios debe ser realizada con precaución. Dado que a la fecha no se había registrado un valor de vacuidad tan alto, la discusión se dividirá en dos secciones, la primera sobre los resultados obtenidos y una segunda que se enfocará en explorar posibles hipótesis de por qué se obtuvo un coeficiente de vacuidad tan alto. Es importante resaltar que se registraron capturas a lo largo de casi todo el año, y por espacio de tres años, lo que amerita un análisis amplio para tratar de entender lo que está sucediendo con la estrategia alimentaria de la especie en Bahía de La Paz.

7.1. Dieta y estrategia alimentaria de la especie

La riqueza de presas identificadas en la dieta de *R. steindachneri* en este estudio (n=7), fue muy inferior a la reportada en los estudios previos. Simental-Anguiano (2011) registró una riqueza de 31 especies (Alto Golfo de California); Navarro-González *et al.* (2012) identificaron 29 presas (Nayarit y Sinaloa); Díaz-Carballido (2011) reportó 24 especies de presas (Golfo de Tehuantepec) mientras que Ramírez-Rodríguez (2014) identificó 21 tipos de presas (Nayarit y Sinaloa). En el caso concreto de los estudios de Simental-Anguiano (2011) y Ramírez-Rodríguez (2014), se considera que la caracterización de la dieta es confiable, ya que el de tamaño de muestra (estómagos con alimento) en ambos trabajos fue representativo. En este sentido, es importante señalar, que en todos los antecedentes citados el tamaño de muestra fue significativamente menor que en el presente estudio.

La presa con mayor valor en el índice de importancia relativa presa específica (*Mysidium* sp.) difirió de lo reportado por todos los autores que han descrito la dieta de *R. steindachneri*. De acuerdo a la zona de estudio (Norte a Sur), para el Alto Golfo de California, *Tellina subangulata* fue la presa más consumida con un %PSIRI=96.66 (Simental-Anguiano, 2011). En las costas de Nayarit y Sinaloa; Navarro-González *et al.* (2012) reportaron a *Ophionereis annulata* (%PSIRI=74.62) y Ramírez-Rodríguez (2014) a *Corbula* sp. con un %PSIRI=38.26 como las presas más importantes en sus respectivos estudios. Para el Golfo de Tehuantepec, Díaz-Carballido (2011) reportó que la principal presa fue *Strigilla dichotoma* (%PSIRI= 26.83%).

De manera general, se observó una preferencia por el consumo de moluscos bivalvos, con la excepción de lo reportado por Navarro-González *et al.* (2012), cuya presa más importante

fue un equinodermo. El hallazgo recurrente de moluscos en los contenidos estomacales en este batoideo resultó congruente, al considerar que los moluscos son uno de los grupos faunísticos más diversos y abundantes en los ecosistemas costeros de fondos suaves; sumado a su aparato bucal adaptado para depredar presas con exoesqueletos relativamente duros. En nuestros resultados la especie que obtuvo el mayor consumo (%PSIRI=77.9%) fue el crustáceo *Mysidium* sp. Estas diferencias podrían ser atribuidas a los diferentes rangos de distribución de las presas principales de la especie, lo que llevaría a que en algunas localidades las abundancias de las mismas sean bajas o nulas, llevando a la especie a explotar otras fuentes de energía (presas), con mayor disponibilidad en el medio en el que habitan (Gutiérrez, 1998).

Quizás uno de los aspectos que permitieron la preferencia por *Mysidium* sp. en la Bahía de La Paz, pueda atribuirse a sus características biológicas, tales como formación de agregaciones diurnas, estacionales y ocasionalmente, como hiperbénticos y dispersión durante la noche (Mauchline, 1971; Ortiz *et al.* 2017). Se ha documentado que la cantidad de agregaciones (en transectos de 250 m de largo) son mayores durante los meses de mayo y junio (verano) en comparación con julio y diciembre (invierno) alcanzando densidades promedio entre 15.141 y 18.166 ind/m³ (Modlin, 1993). Es muy probable que este comportamiento gregario de miles de individuos, estacional e hiperbentónico durante el día, sean cualidades que permitan a *R. steindachneri* consumir este tipo de presa sin tener que gastar mucha energía en la búsqueda de más y/o mejor alimento.

La información disponible para los opistobranquios *Cylichna* es más escasa, resaltando que es una especie sublitoral de fondos arenosos y lodosos, con una concha muy frágil, con distribución circumglobal, que puede presentar variaciones temporales (mayores picos en primavera y un decrecimiento durante invierno) presentando mayor variabilidad de abundancia en sustratos lodosos (Aneiros *et al.*, 2012). Quizás sus hábitos bentónicos y de desplazamiento lento sean cualidades que le permitan a *R. steindachneri* hacer uso de consumo a pesar de su tamaño pequeño, y que probablemente tengan agregaciones con fines reproductivos aumentando su abundancia o densidad en la Bahía de La Paz.

A pesar que las especies de *Rhinoptera* son consideradas como “depredadores especialistas” en moluscos (James, 1962; Smith & Merriner, 1985; Blaylock, 1993; Sasko *et al.*, 2006; Myers *et al.*, 2007; Ajemian & Powers, 2012), se ha registrado para *R. bonasus* el consumo de crustáceos como: misidáceos, isópodos y anfípodos en áreas de praderas marinas,

sin embargo se propone que son presas capturadas incidentalmente durante la ingesta de bivalvos (Smith & Merriner, 1985). Por su parte, Ajemian & Powers (2012), identificaron también a los anfípodos e isópodos en *R. bonasus*, para el Golfo de México.

Diferencias espaciales en los índices de importancia relativa de las presas en la dieta, también han sido reportadas para *R. bonasus*. Smith & Merriner (1985) encontraron una variación latitudinal de las presas consumidas por *R. bonasus* a lo largo de la costa este de Estados Unidos, consumiendo principalmente los bivalvos *Mya arenaria* y *Limecola balthica* en las costas de Virginia, (Estados Unidos), cambiando al bivalvo *Mulinia lateralis* en las costas de Maryland y al bivalvo *Ensis leei* en Chesapeake Bay. Ajemian & Powers (2012), señalan cambios en la dieta de *R. bonasus* capturadas en Mobile Bay y costas del Golfo de México (Alabama, Estados Unidos), con diferencias locales, dependiendo del tipo de hábitat, presentando un mayor consumo de moluscos dentro de la Bahía y una incidencia sobre crustáceos fuera de la misma.

Las variaciones en las proporciones y preferencias en el consumo de los diferentes tipos de presas (a nivel de clase) reportadas para *R. steindachneri* en las costas del Golfo de California y Pacífico mexicano (Fig. 5), podrían ser atribuidas en mayor proporción a la heterogeneidad de las características abióticas (e.g. plataforma continental, batimetría, tipo de sustrato, corrientes marinas, remolinos de mesoescala) (Álvarez *et al.*, 2009; Bizzarro *et al.*, 2009a; Bizzarro *et al.*, 2009b Vázquez-Figueroa *et al.*, 2009; Contreras-Catala *et al.*, 2015) que a aspectos biológicos. En cambio, las diferencias en el consumo de las especies de bivalvos por *R. bonasus*, pueden ser atribuidas principalmente a la distribución y abundancia de estos en el medio, debido a que la costa Este de los Estados Unidos y Norte del Golfo de México presentan características abióticas similares incluyendo la presencia de pastos marinos (e.g. plataformas continentales de gran extensión, someras, aguas claras y sustratos principalmente arenosos y fangosos) (Orth, 1975; Collins *et al.*, 2007; Hong & Shen, 2012).

7.2. Hipótesis para el alto coeficiente de vacuidad

En principio, la revisión bibliográfica muestra que los coeficientes de vacuidad en estudios previos de alimentación para *R. steindachneri*, fueron de 18.18% en el alto Golfo de California (Simental-Anguiano, 2011), de 29% en las costas de Nayarit y Sinaloa (Navarro-González *et al.*, 2012), de 52% en la misma zona (Ramírez-Rodríguez, 2014) y de 18.1% en el Golfo de

Tehuantepec (Díaz-Carballido, 2011). Así mismo se ha identificado vacuidades entre 11.1% y 52.9% para *R. bonasus* en diferentes localidades de la costa este de Estados Unidos y Brasil (Orth, 1975; Fisher, 2011; Ajemian & Powers, 2012; Bornatowski *et al.*, 2014b). En cuanto a nuestra área de estudio, se ha registrado índices de vacuidad altos para otras especies de batoideos capturadas empleando como artes de captura, redes y arpón al Sur de la Bahía de La Paz, por ejemplo, para *Mobula japonica* (76%), *M. thurstoni* (58.3%) y *M. munkiana* (40%) (Notarbartolo Di Sciara, 1988).

Aunque las hipótesis para dar respuesta a este resultado pueden ser más numerosas, se considera que las cuatro que a continuación se enumeran pueden ser las más factibles o probables de acuerdo a los resultados obtenidos y las características intraespecíficas del batoideo: i) Hábitos de alimentación de la especie, ii) Fisiología para una rápida digestión, iii) Ubicación geográfica de los ejemplares capturados o iv) Eversión estomacal natural debido estrés de la captura.

i) Entre los hábitos de alimentación descritos para *R. steindachneri*, únicamente Díaz-Carballido, (2011) realizó comparaciones del porcentaje del llenado estomacal en periodos de tiempo de 24 horas, donde la mayor frecuencia de estómagos vacíos (>85%) o de la categoría 1 (0 a 20% de llenado) se obtuvo durante la noche y por la mañana. Sasko *et al.*, (2006) describió para *R. bonasus* preferencias de alimentación a las horas del alba. En nuestra investigación, las redes de pesca fueron caladas al atardecer y se recuperaron al amanecer, lo que pudo provocar (asumiendo que su alimentación es diurna), que muchos organismos fueran capturados antes de su siguiente ingesta. De igual forma, estos ejemplares estuvieron sometidos a periodos de inanición que podrían llegar casi a las 12 horas. Con la finalidad de descartar que la hora de captura fuera un motivo de la alta frecuencia de estómagos vacíos encontrados en este estudio, se realizaron capturas en horarios diurnos, encontrando que pasado el mediodía (12:00 horas), tanto hembras como machos presentaron sus estómagos vacíos (n=6), por lo que se puede asumir que el hábito de alimentación de *R. steindachneri* en la Bahía de La Paz pudo ser un factor determinante en este estudio. Sin embargo, se recomienda continuar con capturas de individuos en tiempos circadianos en espacios temporales más reducidos, para afirmar esta hipótesis de que la hora de captura sea la causa del alto índice de vacuidad reportada en la Bahía de La Paz.



Figura 5. Mapa político de los Estados Unidos Mexicanos (amarillo) y la plataforma continental marina (gris), observándose una menor extensión de la plataforma continental para la costa occidental del Golfo de California, en comparación al resto del país.

Considerando la información de los ejemplares que presentaban restos de presas en los contenidos estomacales junto a una mayor repleción gástrica, fue posible inferir que las horas de alimentación de *R. steindachneri* en la Bahía de La Paz sean cercanas al mediodía (12:00 horas) y no durante el alba como se ha reportado para otras localidades. Es por esta razón que no se descarta la posibilidad que *R. steindachneri*, presente un periodo más específico y estrecho para alimentarse en la Bahía de La Paz, lo que sumado al tipo de presas y la alta tasa de digestión pudieran provocar el resultado obtenido en esta investigación.

Fiebig (1988) observó que la respuesta a estímulos visuales predomina en el lóbulo anterior del cerebelo, el cual se encuentra altamente hipertrofiado en *Mobula*, asociando el nervio II a la parte óptica, con un diámetro muy grueso (2.5 mm) para *Mobula mobular* (Csilla, 2011). Dado al parentesco morfológico y la cercanía evolutiva de *Rhinoptera* con *Mobula* se podría considerar que las especies consideradas como “durófagas” (incluyendo a *Rhinoptera*) presenten formas cerebrales similares con las del género *Mobula*, destacando un desarrollo atípico del cerebelo, donde estas especies empleen el sentido de la vista con mayor frecuencia y eficacia para la búsqueda de alimento que el resto de batoideos, requiriendo condiciones mínimas de luz para tener éxito, permitiendo inferir que presentan una tendencia a alimentarse durante el día.

ii) Los estudios que abordan la fisiología y digestión de las presas en elasmobranquios son escasos en comparación con los realizados en peces teleósteos (Windell, 1967; Fange & Grove, 1979). Conocer las tasas de evacuación de una especie permite estimar la ración diaria de alimento que necesita un individuo para cubrir sus necesidades energéticas, tomando en cuenta la cantidad, calidad, frecuencia de alimentación y digestión de las mismas considerando la talla o estado de desarrollo de los individuos, (Leonart *et al.*, 1985; Macpherson *et al.*, 1989; Bush & Holland 2002), siendo estimadas tasas para ciertas especies de elasmobranquios (*Carcharhinus plumbeus*, *Negaprion brevirostris*, *Scyliorhinus canicula*, *Raja erinacea* y *Carcharhinus melanopterus*) entre 30 y 92 horas (Medved, 1985; Wetherbee *et al.*, 1987; Macpherson *et al.*, 1989; Nelson & Ross, 1995; Papastamatiou *et al.*, 2007). El tiempo de vaciado gástrico varía entre especies y se ve influenciado por el estado de madurez, la temperatura del medio y las propiedades físicas y químicas de las presas ingeridas (Windell, 1967; Macpherson, 1985; Papastamatiou *et al.*, 2007).

Nelson & Ross (1995), realizaron una investigación sobre la evacuación gástrica (entre

15 y 35 horas a 10°C) en *Raja erinacea*, encontrando que el krill (*Meganyctiphanes norvegica*) y el tejido blando de almejas presentaron una digestión gástrica más rápida que los poliquetos y peces. El resultado lo atribuyen a la composición y superficie de las presas, contenido lipídico del tejido ingerido y la estructura del esqueleto interno, como las causantes de “retrasar” el proceso inicial o completo de la digestión y la evacuación (Macpherson, 1985; Papastamatiou *et al.*, 2007).

Considerando el proceso de manipulación y trituración de presas que realiza *R. steindachneri*, el cual las reduce a pequeños trozos, y siendo que sus presas principales en la Bahía de La Paz (*Mysidium* sp. y *Cylichna* sp.) pueden considerarse análogos al krill y al tejido blando de las almejas (presentan exoesqueletos delgados y un bajo contenido lipídico), se puede asumir una rápida acción de las enzimas proteolíticas y de los ácidos estomacales, resultando en una degradación y digestión rápida de las mismas.

La tasa de evacuación gástrica de los elasmobranchios también se encuentra relacionada con factores abióticos como, la temperatura del agua (Jones & Green, 1977; Macpherson *et al.*, 1989) y la temperatura del estómago (Papastamatiou *et al.*, 2007), las cuales incrementan el metabolismo de las especies (Windell, 1967; Medved, 1985). Dado que *R. steindachneri* es una especie pelágica que se mantiene en constante movimiento (mayor temperatura corporal) y que la temperatura superficial promedio del mar en Bahía de La Paz es de 24°C, pudieran propiciar un alto metabolismo y digestión más rápidas de las presas reduciendo o imposibilitando la probabilidad de encontrar restos de las mismas en los estómagos analizados.

Con base en lo anterior se podría inferir que al ser *R. steindachneri* una especie pelágica, que se alimenta frecuentemente podría registrar secreciones continuas de ácidos estomacales, que mantienen niveles de pH muy bajos, incluso en ayunas (Cortés *et al.*, 2008; Leigh *et al.*, 2017). Además, la anatomía del estómago en forma de J (presente en *R. steindachneri*), se asocia a una menor retención de alimento en el estómago, comparado con los estómagos con forma de U (Kobelkowsky, 2010; Marinsek *et al.*, 2017). A lo anterior se le debe adicionar que la ingesta de presas trituradas y maceradas aceleran la digestión y el paso del contenido estomacal a la válvula espiral para continuar con el proceso de degradación y absorción.

En el presente estudio, la observación directa de los tractos digestivos mostró que, aunque el estómago estuviera completamente vacío, la válvula espiral contenía residuos

digeridos de alimento, lo cual, tiene sentido ya que una de las funciones principales de la válvula espiral es incrementar el área de absorción de nutrientes, disminuir la velocidad en el tránsito del alimento, lo cual permite más tiempo para la digestión de las proteínas (Jhaveri *et al.*, 2015; Leigh *et al.*, 2017). Esta válvula termina en el intestino distal, (paredes musculares más gruesas) cuya presión envía un impulso nervioso al cerebro teniendo como resultado la relajación del ano, permitiendo la expulsión hacia la cloaca (Holmgren & Nilsson, 1999).

iii). Una posibilidad para explicar el coeficiente de vacuidad tan elevado para esta especie en las zonas cercanas a la Bahía de La Paz, es que se trate de una zona subóptima de alimentación, especialmente para las especies migratorias como *R. steindachneri*, *Mobula japonica*, *M. thurstoni* y *M. munkiana*. A pesar de que la Bahía de La Paz es considerada como una de las aguas más productivas del Golfo de California, es posible inferir una relación directa entre los valores más bajos de la productividad primaria (Reyes-Salina *et al.* 2003) y los registros de mayores captura de los batoideos filtradoras dentro de la Bahía de La Paz y zonas cercanas (Bizzarro *et al.*, 2007b; Bizzarro *et al.*, 2009b; González-González, 2017) los cuales coinciden para la época de verano, lo cual pudiese coincidir con los mayores valores de densidad de los consumidores primarios. Sin embargo, para los ejemplares de *R. steindachneri* capturados en la Bahía de La Paz y su relación con una zona subóptima, puede estar más relacionado con factores físicos (*e.g* batimetría, tipo de sustrato, tamaño de sedimentos, longitud de la plataforma continental, aportes dulceacuícolas, entre otras.) que afecte la disponibilidad de presas bentónicas descritas para esta especie.

Al ser los moluscos las presas principales de nuestra especie de estudio, la determinación de que la Bahía de La Paz es o no una zona subóptima de alimentación para *R. steindachneri*, se basará en el análisis de la disponibilidad de este recurso. Las zonas de estudio (Alto Golfo de California, Nayarit - Sinaloa y Golfo de Tehuantepec) que describen la dieta de *R. steindachneri*, presentan similitudes en cuanto a la presencia de deltas y desembocaduras de ríos y el tipo de sustrato, cuyo predominio es arenoso-limoso y fangoso (Reguero & García-Cubas, 1988; Simental-Anguiano, 2011; Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez, 2013); cuyos aportes de deltas y ríos constituyen lugares y escenarios particulares en la composición y abundancia principalmente de moluscos (Jiménez-Prieto *et al.*, 2016). En cambio, para Bahía de La Paz se registran ambientes de semi-desierto, con ausencia de ríos con corrientes perennes y tasas de evaporación superiores a la pluviosidad o aportes dulceacuícolas (Martínez-Flores *et al.*, 2006); mientras que el sedimento abarca desde arenas muy gruesas en la costa oriental y

Norte de la Bahía incluyendo el canal de San Lorenzo (aledaño a la Isla del Espíritu Santo) hasta limo fino en el interior de la laguna (Urcádiz-Cázares *et al.*, en prensa).

Según Castillo-Rodríguez (2014), la riqueza malacológica marina de la costa occidental de México consta de 2576 especies, cuya suma de Gasterópodos y Bivalvos representan más del 90% del total reportado, registrando más de 90 especies para la plataforma de Jalisco y Colima (Landa-Jaime & Arciniega-Flores, 1998), en tanto que la composición y abundancia de los moluscos puede variar de acuerdo a factores abióticos como sedimento, temperatura, salinidad, profundidad, entre otras (Vázquez-Hurtado *et al.*, 2010; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012; Jiménez-Prieto *et al.*, 2016). Al observar los antecedentes de los porcentajes de vacuidad registrados de acuerdo a la ubicación de las zonas de estudio, es posible detectar una zonación, en la cual se registran los menores valores (18.1%) para el Alto Golfo de California y para el Sur en el Golfo de Tehuantepec (Simental-Anguiano, 2011; Díaz-Carballido, 2011); mientras los mayores valores (29 y 52%) se reportan en dos ocasiones temporales diferentes, para la misma zona de estudio (Navarro-González *et al.*, 2012; Ramírez-Rodríguez, 2014). Esto permite inferir que la plataforma continental, podría ser otro factor determinante en la composición y abundancia de la malacofauna, siendo menor donde la plataforma continental es más estrecha (Fig. 5).

En la Bahía de La Paz se han registrado diferencias espaciales en la abundancia de los bivalvos, siendo mayor en la zona norte de la misma (Vázquez-Hurtado *et al.*, 2010). Para la Isla del Espíritu Santo se ha documentado una riqueza de tan solo 14 especies de Moluscos, registrando mayor cantidad de especies para el litoral occidental, caracterizada por la presencia de sustrato arenoso y de poca profundidad (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997; González-Medina *et al.*, 2006; Guzmán-Méndez, 2009). Debido a que aproximadamente el 95% de las recolectas en nuestro estudio, se obtuvieron en la costa oriental de la isla, donde predomina el sustrato rocoso (González-Medina *et al.*, 2006), es posible que dicha zona no represente una zona potencial de alimentación para *R. steindachneri*, dada la baja riqueza y abundancia de la fauna malacológica.

Este efecto de la distribución de presas y hábitat, creando una zona subóptima de alimentación en Bahía de La Paz solo se considera viable para *R. steindachneri* ya que en las mismas localidades de captura se obtuvieron ejemplares de otras especies de rayas (*Hypanus dipterurus* y *Narcine entemedor*), las cuales reportan coeficientes de vacuidad de 11 y 30% respectivamente, y para las cuales se pudo describir detalladamente la dieta (Cabrera-Meléndez,

2017; Restrepo-Gómez, 2017).

iv) La eversión estomacal, causada por el estrés de la captura, ha sido documentada en diversas especies de elasmobranquios (Sims *et al.*, 2000; Brunnschweiler *et al.*, 2005; Brunnschweiler *et al.*, 2011), y se asume como una de las principales causas de los altos valores vacuidad en especies como *Carcharhinus falciformis* (Flores-Martínez *et al.*, 2016). En el presente estudio no fue posible detectar este fenómeno durante el tiempo de muestreo, sin embargo, no se descartó esta posibilidad dado que todo el proceso de eversión estomacal se produce en segundos, finalizando con la retracción dentro del individuo (Sims *et al.* 2000; Brunnschweiler *et al.*, 2005; Brunnschweiler *et al.*, 2011).

La mayoría de las eversiones estomacales registradas en peces, están asociadas a un estímulo de estrés, sea este por descompresión o captura en pesca (Render & Wilson 1996; Sims *et al.*, 2000; Brunnschweiler *et al.*, 2011) e incluso a la captura de más y mejor alimento (Fallows *et al.*, 2013). Para efectos de los resultados obtenidos en esta investigación, se descarta la posibilidad de la inadecuada descompresión de los individuos, dado que este tipo de eversión estomacal se presenta en peces óseos (con vejiga natatoria), y ocurre por un cambio rápido en la presión hidrostática, resultando en la ruptura de la vejiga llevando así a una eversión estomacal permanente (Render & Wilson 1996). Aunado a lo anterior, al provenir las muestras de la captura ribereña artesanal, la profundidad es somera y la velocidad de cobrada de las redes es lenta, permitiendo inferir incluso una buena descompresión de los peces.

A la fecha se ha registrado que algunos tiburones poseen la capacidad de revertir su estómago, y lo hacen mientras se encuentran en las redes de pesca, permitiendo en algunos casos observar el estómago en la boca del individuo o con el proceso de retracción del estómago incompleto (Flores-Martínez *et al.*, 2016). Es importante señalar que todos los individuos de *R. steindachneri* capturados durante el estudio, se encontraban vivos al momento de la cobrada de las redes, sin observarse en ningún momento una eversión estomacal durante la faena de pesca hasta su procesamiento respectivo, observación similar reportada por Collins *et al.* (2007) para *R. bonasus* al suroeste de Florida.

Para *R. bonasus* de Carolina del Norte y Virginia, Bade *et al.* (2014) reseñaron que a pesar de no poder identificar macroscópicamente los restos de contenido estomacal (debido al alto nivel de masticación y digestión), la composición de los fragmentos en estómagos y válvula

espiral si varió dependiendo del arte de captura empleado. Restos de tejidos de bivalvos se encontraron en la pesca con arco y de arrastre, mientras que restos de peces solo se encontraron en individuos capturados con arrastre. Smith & Merriner (1985), en Chesapeake Bay, recurren a la técnica de cercado o encierro de ejemplares de *R. bonasus* que se encontraban alimentando activamente en zonas someras (<2 m) en fondos arenosos o fangosos, después de determinar que la mayoría de los estómagos provenientes de la pesca comercial se encontraban vacíos. La técnica o método de captura puede repercutir en el grado de estrés de los individuos capturados, sin embargo, para las especies de *Rhinoptera* el método de captura no parece ser determinante para su eversión estomacal.

Para efectos de la presente investigación se descartó que la eversión intestinal sea la causante del alto índice de vacuidad registrado en los estómagos analizados, debido a que es imposible biológicamente vaciar el contenido estomacal mediante una eversión intestinal por la cloaca. Este suceso consiste en la exclusión de unos centímetros de la válvula espiral (Clark *et al.*, 2008; Barret, 2012) y ha sido reportado previamente para *R. bonasus* por Clark *et al.* (2008).

8. CONCLUSIONES

Ya que el muestreo realizado para la consecución de muestras de *R. steindachneri* fue mensual durante tres años, obteniendo muestras en casi todos los meses, es posible llegar a algunas conclusiones importantes sobre la dieta y hábitos alimentarios de la especie en la Bahía de La Paz. Quizás la más importante es que el diseño de monitoreo empleado no fue eficiente para encontrar presas en los estómagos y que por tanto se deberían implementar herramientas complementarias como los análisis de isotopos estables o técnicas moleculares. Sin embargo, debido a lo sistemático del monitoreo y a la presencia constante de ejemplares en el área, se consideró que deben existir factores no identificados que determinan este extraño resultado y que por tanto fueron planteados a manera de hipótesis.

El alto porcentaje de estómagos vacíos impidió describir con precisión estadística la dieta, por lo que las zonas de captura de los especímenes se descartan como áreas de alimentación de la especie. Por el contrario, es posible que la Bahía de La Paz esté siendo utilizada como lugar de paso o reposo. Incluso, la presencia de neonatos y hembras grávidas durante la época de estudio indica que también podría ser una zona de apareamiento y de nacimiento.

Con base en los resultados obtenidos se puede asumir que la muestra estudiada de *R. steindachneri* presente en la Bahía de La Paz no presentó diferencias por grupo de tallas en la alimentación, dado que el grupo de peces (con AD variados) que se capturó el mismo día con restos estomacales presentó las mismas presas, suponiendo una mayor diferencia de alimentación de acuerdo a la distribución espacial de las poblaciones que entre sexos, tallas o grupos de edad de una misma población.

De las diversas hipótesis planteadas, la que se consideró más viable fue una alta influencia del horario de captura sumado a altas tasas de digestión de las presas consumidas. Al parecer la especie presentaría hábitos alimentarios diurnos en un intervalo muy corto, principalmente antes del mediodía

9. RECOMENDACIONES

Para el desarrollo de futuras investigaciones sobre dieta y ecología trófica de esta y otras especies del género *Rhinoptera*, es importante tener en cuenta los problemas que se presentaron en el desarrollo de esta investigación, los cuales son un punto de partida para realizar los ajustes necesarios al diseño de la toma de muestras biológicas, el tipo de muestras a tomar y en particular, las herramientas para procesar las muestras. En este sentido se proponen las siguientes recomendaciones:

1) Capturar ejemplares en todos los horarios posibles, o al menos en intervalos de 3 a 4 horas para así tener cobertura de la mañana, tarde, noche y madrugada. Esto permitirá analizar si hay efecto del tiempo (estimado en horas durante un lapso de 24 horas) en el comportamiento alimentario de la especie. Para este tipo de captura no se deberá dejar el arte de pesca más de 2 o 3 horas en el agua para evitar la digestión de las presas que se encuentren en el estómago.

2) Dado que la posibilidad de altas tasas de digestión sigue siendo muy alta, se recomienda acompañar la toma de muestras para análisis de contenidos estomacales con muestras de tejido para análisis de isótopos estables.

3) Incorporar en la toma y el procesamiento de muestras, los protocolos necesarios para el uso de herramientas moleculares en la identificación de las presas que puedan haber sido ingeridas por el depredador.

10. 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: 79-97.
- Alvarez, L. G., F. Suárez-Vidal, R. Mendoza-Borunda & M. González-Escobar. 2009. Bathymetry and active geological structures in the Upper Gulf of California. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 61: 129-141.
- Amundsen, P. A., H. M. Gabler & F. J. Staldvik. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*. 48: 607-614.
- Aneiros, F. J. Moreira & J. S. Troncoso. 2012. Temporal dynamics of *Cyclichna cylindracea* (Pennant, 1777) in estuarine muddy bottoms. Western Society of Malacologist / International Workshop on Opisthobranchs. 6 p.
- Bade, L. M., C. N. Balakrishnan, E. M. Pilgrim, S. B. McRae & J. J. Luczkovich. 2014. A genetic technique to identify the diet of cownose rays, *Rhinoptera bonasus*: analysis of shellfish prey items from North Carolina and Virginia. *Environmental Biology of Fishes*. 97: 999-1012.
- Barrett, L. C. 2012. Intestinal eversion in the Atlantic Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, a behavior ubiquitous among Elasmobranch Fishes?—Rinsing. *Gulf of Mexico Science*. 1: 50-53.
- Batistic, M., P. Tutman, D. Bojanic, B. Skaramuca, V. Koul, N. Glavic & V. Bartulovic. 2005. Diet and diel feeding activity of juvenile pompano (*Trachinotus ovatus*) (Teleostei: Carangidae) from the southern Adriatic, Croatia. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 85: 1533-1534.
- Bizzarro, J. J., W. D. Smith, J. F. Márquez-Farías & R. E. Hueter. 2007a. Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fisheries Research*. 84: 137-146.
- Bizzarro, J. J., H. J. Robinson, C. S. Rinewalt & D. A. Ebert. 2007b. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environmental Biology of Fishes*. 80: 197-220.
- Bizzarro, J. J., W. D. Smith, J. L. Castillo-Géniz, A. Ocampo-Torres, J. F. Márquez-Farías & R. E. Hueter. 2009a. The seasonal importance of small coastal sharks and rays in the

- artisanal elasmobranch fishery of Sinaloa, Mexico. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 4: 513-531.
- Bizzarro, J. J., W. D. Smith, R. E. Hueter & C. J. Villavicencio–Garayzar. 2009b. Activities and Catch Composition of Artisanal Elasmobranch Fishing Sites on the Eastern Coast of Baja California Sur, Mexico. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*. 108: 137-151.
- Blaylock, R. A. 1993. Distribution and abundance of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in lower Chesapeake Bay. *Estuaries*. 16: 255-263.
- Bolnick, D. I., L. H. Yang, J. A. Fordyce, J. M. Davis & R. Svanbäck. 2002. Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology*. 83: 2936-2941.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. Darrin Hulsey & M. L. Forister. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*. 161: 1-28.
- Bornatowski, H., A. F. Navia, R. R. Braga, V. Abilhoa & M. F. M. Correa. 2014a. Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science*. 71: 1586-1592.
- Bornatowski, H., N. Wosnick, W. P. D. do Carmo, M. F. M. Corrêa & V. Abilhoa. 2014b. Feeding comparisons of four batoids (Elasmobranchii) in coastal waters of southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 94: 1491-1499.
- Boyle, M. D., D. A. Ebert & G. M. Cailliet. 2012. Stable-isotope analysis of a deep-sea benthic-fish assemblage: evidence of an enriched benthic food web. *Journal of Fish Biology*. 80: 1485-1507.
- 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: 3-20.
- Brunnschweiler, J., P. R. Andrews, E. J. Southall, M. Pickering & D. W. Sims. 2005. Rapid voluntary stomach eversion in a free-living shark. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 85: 1141-1144.
- Brunnschweiler, J. M., F. Nielsen & P. Motta. 2011. In situ observation of stomach eversion in a line-caught Shortfin Mako (*Isurus oxyrinchus*). *Fisheries Research*. 109: 212-216.
- Buckland, A., R. Baker, N. Loneragan & M. Sheaves. 2017. Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition. *Fisheries Research*. 196: 126-140.

- Burgos-Vázquez, M. I. En preparación. Estrategias reproductivas de dos especies de batoideos (*Narcine entemedor* y *Rhinoptera steindachneri*) en la Bahía de La Paz, BCS, Méxic. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México.
- Bush, A. & K. Holland. 2002. Food limitation in a nursery area: estimates of daily ration in juvenile scalloped hammerheads, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834) in Kāne'ohe Bay, Ō'ahu, Hawai'i. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 278: 157-178.
- Cabrera-Meléndez, P. 2017. Hábitos alimentarios de *Narcine entemedor* en la Bahía de La Paz, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México.
- Castillo-Rodríguez, Z. G. 2014. Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 419-430.
- Cervantes-Hernández, P. & A. Egremy-Valdez. 2013. Variación de la captura del recurso camarón, en relación con la disposición geográfica de los sedimentos en la zona 90 de pesca, Golfo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Hidrobiológica*. 23: 111-123.
- Chapman, J.W. 2007. Amphipoda. In: J. T. Carlton, (Ed.). *The Light and Smith Manual, Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon, Completely Revised and Expanded*. University of California Press, Berkley, California. pp. 545-618.
- Clark, T. B., Y. P. Papastamatiou & C. G. Meyer. 2008. Intestinal eversion in a free-ranging manta ray (*Manta birostris*). *Coral Reefs*. 27: 61-61.
- 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: 135.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- 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: 575-582.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 726-738.

- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*. 56: 707-717.
- Cortés, E., Y. Papastamatiou, J. Carlson, L. Ferry-Graham & B. Wetherbee. 2008. An Overview of the Feeding Ecology and Physiology of Elasmobranch Fishes. In *Feeding and Digestive Functions of Fish* 393-443. Enfield, Reino Unido: Science Publisher.
- Costello, M. J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*. 36: 261-263.
- Csilla, A. 2011. Encephalization and Brain Organization of Mobulid Rays (Myliobatiformes, Elasmobranchii) with Ecological Perspectives. *The Open Anatomy Journal*. 3: 1:13 p.
- Díaz-Carballido, P. L. 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. Puerto Ángel, Oaxaca, México. 68 pp.
- Elliott, J. M. 1972. Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwater Biology*. 2: 1-18.
- Espinoza, M., S. E. M. Munroe, T. M. Clarke, A. T. Fisk & I. S. Wehrmann. 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.
- Fallows, C., Gallagher A. J. & Hammerschlag, N. 2013. White Sharks (*Carcharodon carcharias*) Scavenging on Whales and Its Potential Role in Further Shaping the Ecology of an Apex Predator. *PLoS ONE* 8(4): e60797. doi:10.1371/journal.pone.0060797.
- Fange, R. & D. J. Grove. 1979. Digestion. In *Fish Physiology*, ed. W. S. Hoar; D. J. Randall; and J.R. Brett, 161-260. New York, USA: Academic Press.
- 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: 1055-1071.
- Ferry, L. A. & G. M. Cailliet. 1996. Sample size sufficiency and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly. In *Feeding ecology and nutrition in fish: proceedings of the symposium on the feeding ecology and nutrition in fish*, ed. D. MacKinlay and K. Shearer, 71-80 pp. San Francisco, California, USA: International Congress on the Biology of Fishes.
- Fiebig E. 1988. Connections of the corpus cerebelli in the thornback guitarfish, *Platyrrhinoidis triseriata* (elasmobranchii): a study with WGA-HRP and extracellular granule cell recording. *Journal of Comparative Neurology*. 286: 567-583.

- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental. Volumen II: Vertebrados- Parte 1. FAO, Roma, 647–1200 pp.
- Fisher, R. A., G. C. Call & R. D. Grubbs. 2011. Cownose Ray (*Rhinoptera bonasus*) Predation Relative to Bivalve Ontogeny. *Journal of Shellfish Research*. 30: 187-196.
- Flores-Martínez, I. A., Y. E. Torres-Rojas, F. Galván-Magaña & J. Ramos-Miranda. 2016. Diet comparison between silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) and scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) off the south-west coast of Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 97: 337-345.
- González-González, L. V. 2017. Diversidad de los peces batoideos de la zona Sur de la Isla del Espíritu Santo, BCS, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México.
- González-Medina, F. J., O. E. Holguín-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: 33-44.
- Guevara-Guillén, C., B. Shirasago-Germán & E. L. Pérez-Lezama. 2015. The Influence of Large-Scale Phenomena on La Paz Bay Hydrographic Variability. *Open Journal of Marine Science*. 5: 146-157.
- Gutiérrez, G. 1998. Estrategias de forrajeo. In *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento*, ed. R. Ardila; W. López; A. M. Pérez; R. Quiñones & F. Reyes. 359-381 p. Madrid, España: Librería Nueva.
- Guzmán-Méndez, I. A. 2009. Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 100 pp.
- Heithaus, M. R. & J. J. Vaudo. 2012. Predator–Prey Interactions. In *Biology of Sharks and Their Relatives Second Edition*, ed. J. C. Carrier, J. A. Musick & M. R. Heithaus. C. Press, Boca Raton, Florida, Estados Unidos. 506 pp.
- Hendrickx, M.E. 1996. Los camarones Penaeoidea bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacífico mexicano. Comisión Nacional 49 para el Uso y la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México, 148 pp.
- Hendrickx, M.E. 1999. Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano. Comisión Nacional para el Conocimiento y

- Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 274 pp.
- Hernández-Aguilar, S. B., O. Escobar-Sánchez, F. Galván-Magaña & L. A. Abitia-Cárdenas. 2016. Trophic ecology of the blue shark (*Prionace glauca*) based on stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and stomach content. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 96: 1403-1410.
- Holmgren S, Nilsson S (1999) Digestive system. In: *Sharks, skates, and rays: the biology of shark fishes*, ed W. C. Hamlett pp. 144–173 The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Hong, B. & J. Shen. 2012. Responses of estuarine salinity and transport processes to potential future sea-level rise in the Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 104-105: 33-45.
- Huber, M., 2010. Compendium of Bivalves. A Full-Color Guide to 3,300 of the World's Marine Bivalves. A Status on Bivalvia After 250 Years of Research. Conchbooks, Hackenheim. 901 p. CD-ROM.
- Hurtubia, J. 1973. Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology*, 54: 885-890.
- Hurtubia, J. 1973. Trophic Diversity Measurement in Sympatric Predatory Species. *Ecology*. 54: 885-890.
- 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: 1449-1484.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22: 415–427.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17: 411-429.
- James, P. S. 1962. Observation on shoals of the Javerine Cownose ray *Rhinoptera javanica* Müller & Henle from the Gulf of Mannar, with additional notes on the specie. *Journal of Marine Biological Association of India*. 4: 217-223.
- Jhaveri, P., Y. P. Papastamatiou & D. P. German. 2015. Digestive enzyme activities in the guts of bonnethead sharks (*Sphyrna tiburo*) provide insight into their digestive strategy and evidence for microbial digestion in their hindguts. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 189: 76-83.
- Jiménez-Illescas, Á. R., M. Obeso Nieblas & D. A. Salas de León. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B.C.S. *Scripps*. 31-41.

- Jiménez-Prieto, M., M. Narváez, J. Fernández, T. Allen & S. Villafranca. 2016. Cambios estacionales y espaciales en la abundancia y composición de moluscos asociados a fondos arenosos de la costa oriental del estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*. 55: 39-50.
- Jones, B. C. & G. H. Geen. 1977. Food and Feeding of Spiny Dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia Waters. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 34: 2056-2066.
- Kemper, J. M., J. J. Bizzarro & D. A. Ebert. 2017. Dietary variability in two common Alaskan skates (*Bathyraja interrupta* and *Raja rhina*). *Marine Biology*. 164: 52.
- Kim, S. L. & P. L. Koch. 2011. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes*. 95: 53-63.
- Kobelkowsky, A. 2010. Anatomía comparada del sistema digestivo de las rayas *Urotrygon chilensis* y *Dasyatis sabina* (Myliobatiformes). *Revista Chilena de Historia Natural*. 83: 387-394.
- Kolmann, M. A., S. B. Crofts, M. N. Dean, A. P. Summers & N. R. Lovejoy. 2015. Morphology does not predict performance: jaw curvature and prey crushing in durophagous stingrays. *Journal of Experimental Biology*. 218: 3941-3949.
- Landa-Jaime, J. & J. Arciniega-Flores. 1998. Macromoluscos bentónicos de fondos blandos de la plataforma continental de Jalisco y Colima México. *Ciencias Marinas*. 24: 155-167.
- Leibold, M. A. 1995. The Niche Concept Revised Mechanistic Model and Community Context. *Ecology*. 76: 1371-1382.
- Leigh, S. C., Y. Papastamatiou & D. P. German. 2017. The nutritional physiology of sharks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 27: 561-585.
- Lleonart, J., J. Salat & E. Macpherson. 1985. CVPA, an expanded VPA with cannibalism. Application to a hake population. *Fisheries Research*. 3: 61-79.
- López-García, J., A. F. Navia, P. A. Mejía-Falla & A. Rubio. 2012. Feeding habits and trophic ecology of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii : Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. *Journal of Fish Biology*. 80: 1563–1579.
- Macdonald, J. S., K. G. Waiwood & R. H. Green. 1982. Rates of Digestion of different prey in Atlantic Cod (*Gadus morhua*), Ocean Pout (*Macrozoarces americanus*), Winter Flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), and American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 39: 651-659.
- Maciel-Zapata, S. R. 2017. Estructura topológica de la trama alimentaria de La Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional -

- Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 82 pp.
- Macpherson, E. (1985). Daily ration and feeding periodicity of some fishes off the coast of Namibia. *Marine Ecology Progress Series*. 26: 253-260.
- Macpherson, E., J. Leonart & P. Sanchez. 1989. Gastric emptying in *Scyliorhinus canicula* (L.): a comparison of surface-dependent and non-surface dependent models. *Journal of Fish Biology*. 35: 37-48.
- Marinsek, G. P., M. C. d. L. Viliod & R. d. B. Mari. 2017. Ecomorphology of the digestive tract of the brazilian electric ray *Narcine brasiliensis* (Olfers, 1831) (Torpediniformes: Narcinidae). *Acta Zoologica*. 98: 229-236.
- Martínez-Flores, G., R. Cervantes-Duarte & E. González-Rodríguez. 2006. Análisis de temperatura superficial del mar en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. *Naturaleza y Desarrollo*. 4: 26-34.
- Mauchline, J. 1971. Seasonal occurrence of mysids (Crustacea) and evidence of social behaviour. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 51: 51-61.
- Medved, R. J. 1985. Gastric evacuation in the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*. *Journal of Fish Biology*. 26: 239-253.
- Merriner, J. V. & J. W. Smith. 1979. *A report to the oyster industry of Virginia on the Biology and Management of the Cownose Ray (Rhinoptera bonasus Mitchill) in lower Chesapeake Bay*. Virginia Institute of Marine Science and School of Marine Science College of William and Mary, Gloucester, Virginia, Estados Unidos. 33 pp.
- Modlin, R. F. 1993. Population Parameters, life cycle and feeding of *Mysidium columbiae* (Zimmer) in the waters of the surrounding a Belizian Mangrove Cay. *Marine Ecology*. 14 (1): 23-33.
- Moser, H. G. (Ed.). 1996. *The early stages of fishes in the California Current Region. California Cooperative Fisheries Investigation Atlas 33*. Allen Press Inc., Lawrence, Kansas, USA. 1505 pp.
- Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers & C. H. Peterson. 2007. Cascading Effects of the Loss of Apex Predatory Sharks from a Coastal Ocean. *Science*. 315: 1846.
- 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: 347-362.
- 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.

- Navia, A. F., E. Cortés & P. A. Mejía-Falla. 2010. Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling*. 221: 2918-2926.
- Navia, A. F., A. Torres, P. A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2011. Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the diet of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). *Journal of Fish Biology*. 78: 1213-1224.
- 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: 1342.
- Neer, J. A. & B. A. Thompson. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. *Environmental Biology of Fishes*. 73: 321-331.
- Nelson, G. A. & M. R. Ross. 1995. Gastric evacuation in little skate. *Journal of Fish Biology*. 46: 977-986.
- Notarbartolo di Sciara, G. 1988. Natural history of the rays of the genus *Mobula* in the Gulf of California. *Fishery Bulletin*. 86: 45-66.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-Germán, J. Gaviño-Rodríguez, E. Perez-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: 559-567.
- Orth, R. J. 1975. Destruction of eelgrass, *Zostera marina*, by the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the Chesapeake Bay. *Chesapeake Science*. 16: 205-208.
- Ortiz, M., M. Hendrickx, I. Winfield & S. Cházara-Olvera. 2017. El género *Mysidium* Dana, 1852 (Crustacea, Peracarida, Mysida) en el Trópico Americano: síntesis y clave de Identificación de las especies. *Revista de Investigaciones Marinas*. 37 (1): 69-85.
- Otwell, W. S., & G. L. Crow. 1977. Utilization of North Carolina skates and rays. University of North Carolina Sea Grant Mini-Project Final Rep. 23 pp.
- Pabón-Aldana, K. A. 2016. Edad y crecimiento de la raya *Rhinoptera steindachneri* (Evermann & Jenkins, 1891) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 78 pp.
- Papastamatiou, Y. P. & C. G. Lowe. 2004. Postprandial response of gastric pH in leopard sharks (*Triakis semifasciata*) and its use to study foraging ecology. *Journal of Experimental Biology*. 207: 225-232.

- Papastamatiou, Y. P., S. J. Purkis & K. N. Holland. 2007. The response of gastric pH and motility to fasting and feeding in free swimming blacktip reef sharks, *Carcharhinus melanopterus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 345: 129-140.
- Pérez-Jiménez, J. C. 2011. Biología reproductiva de la raya *Rhinoptera bonasus* (Elasmobranchii) en el sureste del Golfo de México. *Hidrobiológica*. 21: 159-167.
- Peterson, C. H., J. F. Fodrie, H. C. Summerson & S. P. Powers. 2001. Site-specific and density-dependent extinction of prey by schooling rays: generation of a population sink in top-quality habitat for bay scallops. *Oecologia*. 129: 349-356.
- Philips, C. 2006. A Visual Identification Guide to the Gammaridean Amphipods of Morro Bay, CA - Order Amphipoda - Suborder Gammaridea. California Polytechnic State University, San Luis Obispo. 38 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: 719-734.
- Pollerspöck, J. & Straube, N. 2017, www.shark-references.com, World Wide Web electronic publication, Version 2017).
- Poulakis, G. R., H. Urakawa, P. W. Stevens, J. A. DeAngelo, A. A. Timmers, R. D. Grubbs, A. T. Fisk & 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.
- Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte & J. S. Brashares. 2009. The Rise of the Mesopredator. *BioScience*. 59: 779-791.
- 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. Tuzpan, Veracruz, México. 69 pp.
- Reguero, M. & A. García-Cubas. 1989. Moluscos de la plataforma continental de Nayarit: Sistemática y ecología (cuatro campañas oceanográficas). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. 54: 1-55.
- Render, J. H. & Wilson, C.A. 1996. The effect of gas bladder deflation on mortality of hook and line caught and released red snappers: implication for management. P 244-253. In: *Biology and culture of tropical and snappers*. Ed. Arreguín-Sánchez, F., Munro, J. L., Balgos, M. C. & Pauly, D. ICLARM Conference Proceedings. 48 – 449 pp.

- Restrepo-Gómez, D. C. 2017. Aspectos tróficos de la raya látigo *Dasyatis dipterura* en la Bahía de La Paz, BCS, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 63 pp.
- Reyes-Salina, A., R. Cervantes-Duarte, M.P. R. A. & J. E. Valdez-Holguin. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de la Paz, B.C.S. *Hidrobiológica*. 13: 103-110.
- Rohner, C. A., K. B. Burgess, J. M. Rambahiniarison, J. D. Stewart, A. Ponzo & A. J. Richardson. 2017. Mobulid rays feed on euphausiids in the Bohol Sea. *Royal Society Open Science*. 4: 161060.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*. 37: 317-350.
- Ross, S. T. 1986. Resource Partitioning in Fish Assemblages: A Review of Field Studies. *Copeia*. 2: 352-388.
- Rossman, S., P. H. Ostrom, F. Gordon & E. F. Zipkin. 2016. Beyond carbon and nitrogen: guidelines for estimating three-dimensional isotopic niche space. *Ecology and Evolution*. 6: 2405-2413.
- Salgado-Barragán, J. Hendrickx, M. E. 2010. Clave ilustrada para la identificación de los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico oriental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 1-49.
- Sasko, D. E., M. N. Dean, P. J. Motta & R. E. Hueter. 2006. Prey capture behavior and kinematics of the Atlantic cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Zoology (Jena)*. 109: 171-181.
- Sarmiento, F. O. 2001. *Diccionario de Ecología, Paisajes, Conservación y Desarrollo Sustentable para Latinoamérica*. Editorial Abya-Yala. Ecuador. 514 pp.
- Schmitt, J. D., T. Gedamke, W. D. DuPaul & J. A. Musick. 2015. Ontogenetic and Sex-Specific Shifts in the Feeding Habits of the Barndoor Skate. *Marine and Coastal Fisheries*. 7: 409-418.
- 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: 635-643.
- Shiple, A. E. & J. Hornell. 1906. Cestode and Nematode Parasites from Marine Fishes of Ceylon In *Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Mannar with supplementary reports upon the Marine Biology of Ceylon* ed. W.A. Herdman, 43-96. London, United Kingdom.

- Shipley, O. N., E. J. Brooks, D. J. Madigan, C. J. Sweeting & R. Dean Grubbs. 2017. Stable isotope analysis in deep-sea chondrichthyans: recent challenges, ecological insights, and future directions. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 27: 481-497.
- 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 de Licenciatura. Instituto Politécnico Nacional - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 125 pp.
- Simpfendorfer, C. A., M. R. Heupel, W. T. White & N. K. Dulvy. 2011. The importance of research and public opinion to conservation management of sharks and rays: a synthesis. *Marine and Freshwater Research*. 62: 518-257.
- Sims, D. W., P. L. Andrews & J. Z. Young. 2000. Fish behaviour stomach rising in rays. *Nature*. 404: 506.
- Smith, J. W. & J. V. Merriner. 1985. Food habits and feeding behavior of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in lower Chesapeake Bay. *Estuaries*. 8: 305-310.
- Smith, J. W. & J. V. Merriner. 1987. Age and growth, movements and distribution of the Cownose Ray, *Rhinoptera bonasus*, in Chesapeake Bay. *Estuaries*. 10: 153-164.
- 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: 54-65.
- Torreblanca-Ramírez, C., R. Flores-Garza, P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez & L. Galeana-Rebolledo. 2012. Riqueza, composición y diversidad de la comunidad de moluscos asociada al sustrato rocoso intermareal de playa Parque de la Reina, Acapulco, México. *Revista de biología marina y oceanografía*. 47: 283-294.
- Treloar, M. A., L. J. B. Laurenson & J. D. Stevens. 2007. Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in south-eastern Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*. 80: 181-196.
- Tricas, T. C. 1979. Relationships of the blue shark, *Prionace glauca*, and its prey species near Santa Catalina Island, California. *Fishery Bulletin*. 77: 175-182.
- Urcádiz-Cázares, F. J., V. H. Cruz-Escalona, E. H. Nava-Sánchez & A. Ortega-Rubio. En prensa. Clasificación de unidades del fondo marino a partir de la distribución espacial de los sedimentos superficiales de la Bahía de La Paz, Golfo de California. *Hidrobiológica*.

- Valadez-González, C., B. Aguilar-Palomino & S. Hernández-Vázquez. 2000. Dieta de la raya (*Narcine entemedor*) en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*. 34: 1-20.
- Valinassab, T., S. Jalali, M. Hafezieh & G. A. Zarshenas. 2011. Evaluation of some feeding indices of *Pomadasy kaakan* in the Northern Persian Gulf. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. 10: 497-504.
- Vázquez-Figueroa, V., C. Canet, R. M. Prol-Ledesma, A. Sánchez, P. Dando, A. Camprubí, C. J. Robinson & G. H. Le Bert. 2009. Batimetría y características hidrográficas (Mayo, 2007) en las Cuencas de Consag y Wagner, Norte del Golfo de California, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 61: 119-127.
- Vázquez-Hurtado, M., M. Maldonado-García, C. H. Lechuga-Devéze, H. Acosta-Salmón & A. Ortega-Rubio. 2010. Artisanal fisheries in La Paz Bay and adjacent oceanic area (Gulf of California, Mexico). *Ciencias Marinas*. 36: 433-444.
- Vázquez Hurtado, M., M. Manzano Sarabia & A. Ortega Rubio. 2010. Relación entre las capturas de *Megapitaria squalida* (Bivalvia: Veneridae) y la temperatura superficial del mar en la Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*. 52: 151-15
- Vooren, C.M. & Lamónaca, A.F. 2004. *Rhinoptera brasiliensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T44595A10912274>.
- Vögler, R., A. C. Milessi & L. O. Duarte. 2008. Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environmental Biology of Fishes*. 84: 41.
- Wallace, D. E., R. W. Hanks, H. T. Pfitzenmeyer, & W. R. Welch. 1965. The soft-shell clam... A resource with great potential. *Atlantic States Marine Fisheries Commission Leaflet*. 3: 4.
- Weigmann, S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology*. 88: 837-1037.
- Wetherbee, B. M., S. H. Gruber & A. L. Ramsey. 1987. X-Radiographic Observations of Food Passage through Digestive Tracts of Lemon Sharks. *Transactions of the American Fisheries Society*. 116: 763-767.
- Wilga, C. D., A. Maia, S. Nauwelaerts & G. V. Lauder. 2012. Prey handling using whole-body fluid dynamics in batoids. *Zoology (Jena)*. 115: 47-57.

- Windell, J. T. 1967. Rates of digestion in fishes. In *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, ed. S.D. Gerking, 151-173. New York, USA: John Wiley and Sons, Inc.
- Yemişken, 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*. 10.1017/S002531541700073X: 1-8.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 718 pp.