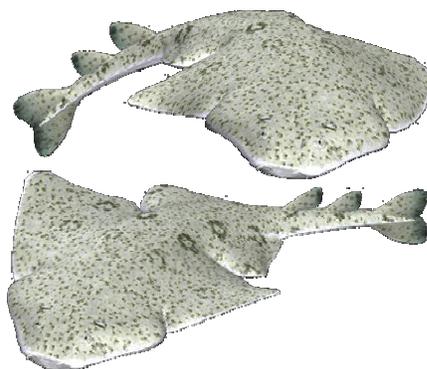




**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
DEPARTAMENTO DE PESQUERÍAS Y
BIOLOGÍA MARINA**



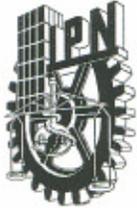
**"HÁBITOS ALIMENTARIOS DEL TIBURÓN ÁNGEL *Squatina californica*
(Ayes, 1859) EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA,
MÉXICO"**



T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

P R E S E N T A:
BIOL. MAR. OFELIA ESCOBAR SÁNCHEZ

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR., MÉXICO, JUNIO DEL 2004



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 14:00 horas del día 10 del mes de Mayo del 2004 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 de grado titulada:

“HÁBITOS ALIMENTARIOS DEL TIBURÓN ÁNGEL *Squatina californica* (AYRES, 1859) EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO”

Presentada por el alumno:

ESCOBAR
Apellido paterno

SÁNCHEZ
materno

OFELIA
nombre(s)

Con registro:

A	0	2	0	0	9	8
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

PRESIDENTE

DR. FELIPE GALVÁN MAGANA

SECRETARIO

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

SÉGUNDO VOCAL

DR. SERGIO AGUINIGA GARCÍA

TERCER VOCAL

MC. VICTOR HUGO CRUZ ESCALONA

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ



L. P. N.
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 11 del mes Mayo del año 2004, el (la) que suscribe OFELIA ESCOBAR SÁNCHEZ alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro A020098 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 cede los derechos del trabajo titulado: "HÁBITOS ALIMENTARIOS DEL TIBURÓN ÁNGEL *Squatina californica* (AYRES, 1859) EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA, 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. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: oescobar@ipn.mx

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

OFELIA ESCOBAR SÁNCHEZ

nombre y firma

DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado especialmente a mis PADRES:

Lourdes y Alejandro

A mis hermanas:

Marbe, Ana, Jessi

A esa niña traviesa

Alejandra (Boo)

Agradecimientos

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por el apoyo brindado en el desarrollo de este trabajo. Asimismo, a los maestros que formaron parte de mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, y al Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico a través de las becas otorgadas.

Agradezco sinceramente a mi director de tesis: Dr. L. Andrés Abitia Cárdenas, por toda su ayuda desde el inicio de este trabajo y de la maestría en general y principalmente por permitirme realizar parte de un sueño que todavía continuará.

Mi más sincero agradecimiento a Dr. Felipe Galván Magaña por los comentarios y por que gracias a él, se realizaron los muestreos necesarios para que esta tesis se llevara a cabo.

Al comité revisor: Dr. Agustín Hernández Herrera, Dr. Sergio Aguñiga García, C. Dr. Víctor Cruz Escalona, por los comentarios y revisiones de la tesis que sirvieron para enriquecer el presente trabajo. Asimismo a la Dra. Laura Sánchez Velazco.

Al proyecto “Ecología trófica de tiburones y mantas en el sur del Golfo de California”, financiado por el IPN.

Al cardumen, aunque parezca extraño formado: por un pez sierra (Xchel), un tiburón azul (Mary), peces de arrecife (carmen), un Pez vela (Dana), y para mí si forma parte de este cardumen, un dorado (Marce), gracias por todas la vivencias, por aguantarme y por que hasta eso, me permitieron darles carrilla.

A Caroline Downton que eres un ejemplo a seguir (excepto en tu puntualidad), por ser parte importante en mi formación desde hace algún tiempo.

A los cuates del laboratorio: Nay, Arturo, Ruth, Zulette, y otros. Obviamente al cardumen, y a los que no son pero están relacionados: Marce, Juan Pedro (ñoño mayor), Melissa, Isela, Güero concho.

A esa persona muy especial que le quiero mostrar mí más sincera admiración y porque cuando me encontraba en mis etapas de depre, ahí estaba para echarme la mano, gracias por saber escuchar y sobretodo para tener las palabras exactas para reconfortar a las personas: Gracias Don Pancheiro.

A mi amigo de siempre: Sergio, gracias por compartir lagrimas, risas, chismes, etc. Pero en general gracias por todo, espero que aunque no sigas en esto, consigas lo que te fijes como meta, y recuerda que la admiración es mutua.

A los que todavía son cuates desde la universidad y aunque algunos no estamos en los mismos laboratorios ni nada, siguen para mi bien (¿o mal?) presentes en mi vida: Mary carmen (Marychú), Nallely (Nay), Abril (Güera) y Carlitos (Carlitos), ah! se me olvidaba a Xchel que como CASI no lo veo se me estaba olvidando.

A los pescadores de los campos pesqueros: El Portugués, El Pardito, El Sauzoso y Ensenada de Muertos, por que son parte fundamental y son el anexo contiguo en la línea de costa.

Gracias;



LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

TABLAS

Tabla 1.	Número de estómagos de <i>Squatina californica</i> analizados en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre del 2000 a marzo del 2003.....	20
Tabla 2.	Meses de captura del tiburón angelito <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California, durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, señalando la frecuencia y número de estómagos con alimento.....	21
Tabla 3.	Espectro trófico del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e Índice de Importancia Relativa (IIR).....	25
Tabla 4.	Espectro trófico de hembras del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	29
Tabla 5.	Espectro trófico de machos del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003 expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	32
Tabla 6.	Espectro trófico por tallas del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003 representado en el valor numérico absoluto de la dieta, donde n es igual al número de estómagos con alimento y N como el total de presas en cada intervalo.....	34
Tabla 7.	Espectro trófico de juveniles del angelito <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003 expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	37



Tabla 8.	Espectro trófico de adultos de <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	40
Tabla 9.	Espectro trófico del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en El Pardito durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	43
Tabla 10.	Espectro trófico del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el Portugués-El Sauzoso, B. C. S., expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	46
Tabla 11.	Espectro trófico del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en Ensenada de Muertos, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	49
Tabla 12.	Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos a partir del músculo del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	54
Tabla 13.	Relación de los casos del análisis de componentes principales aplicado a los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$	61
Tabla 14.	Valores del Índice de Levin y Morisita-Horn, indicando la amplitud del espectro trófico y la sobreposición de la dieta.....	63

FIGURAS

Figura 1.	Área de estudio. Localización de los campos pesqueros en el suroeste del Golfo de California, B. C. S.....	10
Figura 2a.	Estructura de tallas del tiburón ángel, <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	19
Figura 2b.	Registros de temperatura durante los años de muestreo...	20



Figura 3.	Número de estómagos de <i>Squatina californica</i> con alimento y vacíos representados en porcentaje en el suroeste del Golfo de California durante el periodo de estudio septiembre 2000-marzo 2003.....	22
Figura 4.	Porcentaje de repleción de los estómagos con alimento del angelito <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	22
Figura 5.	Espectro trófico del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	24
Figura 6.	Total de estómagos de machos y hembras de <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	27
Figura 7.	Espectro trófico de hembras del angelito <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	28
Figura 8.	Espectro trófico de machos del angelito <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	31
Figura 9.	Espectro trófico de juveniles del angelito <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	36
Figura 10.	Espectro trófico de adultos de <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	39



Figura 11.	Número de estómagos con alimento y vacíos del tiburón ángel, <i>Squatina californica</i> en el área de El Pardito (N=159).....	41
Figura 12.	Espectro trófico de <i>Squatina californica</i> , en el área de El Pardito durante septiembre-2000 a marzo-2002, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR) (N=70).....	42
Figura 13.	Número de estómagos con alimento y vacíos del tiburón ángel, <i>Squatina californica</i> en El Portugués-El Sauzoso (N=196).....	44
Figura 14.	Espectro trófico de <i>Squatina californica</i> , en el área de El Portugués-El Sauzoso, durante enero 2001 a marzo 2003, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR) (N=81).....	45
Figura 15.	Número de estómagos con alimento y vacíos del tiburón ángel Ensenada de Muertos (N=59).....	47
Figura 16.	Espectro trófico de <i>Squatina californica</i> , en Ensenada de Muertos, durante abril y mayo del 2002, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR) (N=39).....	48
Figura 17.	Espectro trófico de <i>Squatina californica</i> , durante la temporada cálida en el suroeste del Golfo de California, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	51
Figura 18.	Espectro trófico de <i>Squatina californica</i> , durante la temporada fría en el suroeste del Golfo de California, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).....	52
Figura 19.	Especies presa principales del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> durante los años de muestreo en el Suroeste del Golfo de California, expresado en valores porcentuales del índice de importancia relativa (IIR).....	53



Figura 20.	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante el periodo febrero-2001 a Marzo 2003, representando la media y desviación estándar de los isótopos estables.....	55
Figura 21.	Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las hembras y machos del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	56
Figura 22.	Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las hembras juveniles y adultas del tiburón ángel <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	56
Figura 23	Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los machos juveniles y adultos de <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	57
Figura 24.	Media y desviación estándar de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes de juveniles y adultos de <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	57
Figura 25.	Media y desviación estándar de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tiburón ángel, <i>Squatina californica</i> , provenientes de las localidades en el suroeste del Golfo de California.....	58
Figura 26.	Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal de <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California durante los años de muestreo.....	59
Figura 27.	Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal de <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California comparando estómagos con alimento y vacíos.....	59
Figura 28.	Análisis de componentes principales de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal del tiburón ángel, <i>Squatina californica</i> en el suroeste del Golfo de California.....	60



GLOSARIO DE TÉRMINOS

Alimentario: Propio de la alimentación o referente a ella, incluye cualquier sustancia que sirve para nutrir por medio de la absorción y de la asimilación y la manera en la cual, los organismos obtienen su alimento (Kennish, 1990; Real Academia Española, 1992.)

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

Bentónicos: Organismos que viven y están asociados al sustrato o fondo marino, desde las zonas de poca profundidad a las llanuras abisales (Weisz, 1972).

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

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

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

Depredador: Organismo que mata a otro para alimentarse de él (Real Academia Española, 1992.)

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

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



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

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

Isótopo: Término que se aplica a los átomos (estables o inestables) del mismo elemento con el mismo número de protones (Z^+) y electrones (e^-) pero diferente número de neutrones (N) (Curtis, 1986).

Nicho: Papel o función de un organismo en su medio ambiente (Gerking, 1994).

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

Nivel trófico: Posición en la que se encuentra un determinado organismo en la cadena trófica, dicha posición está clasificado mediante la manera por la cual obtiene su energía (Gerking, 1994).

Repartición de Recursos: es la división del recurso entre los organismos que coexisten en una determinada comunidad (Helfman *et al.*, 1997).

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

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



RESUMEN

Con la finalidad de determinar el espectro trófico del tiburón ángel, *Squatina californica*, así como sus posibles variaciones de alimentación por talla y sexo, se realizaron muestreos mensuales durante septiembre 2000-marzo 2003 en la región suroeste del Golfo de California México. Los muestreos se realizaron en cuatro campos pesqueros: El Pardito, El Sauzoso, El Portugués y Ensenada de muertos. Se obtuvieron un total de 414 estómagos, de los cuales 190 presentaron alimento (46%) y 224 (54%) se encontraron vacíos. El espectro trófico se integró por 23 tipos de presas, los cuales fueron agrupados en tres grandes grupos taxonómicos (peces, crustáceos y cefalópodos). Los tipos de presa fueron cuantificados por los métodos numérico, gravimétrico y frecuencia de aparición. Se aplicó el índice de importancia relativa (IIR) para determinar las presas principales, las cuales fueron: *Decapterus macrosoma* (47.5%), *Porichthys analis* (15.9%), *Synodus evermanni* (8.0%) y *Myripristis leiognathus* (7.2%), así como el crustáceo *Sicyonia penicillata* (8.0%). En términos del IIR, las hembras se alimentaron principalmente de *D. macrosoma* (29.6%), *P. analis* (28.9%), *M. leiognathus* (9.6%), *Etrumeus teres* (5.7%) y *S. penicillata* (3.9%); mientras que los machos consumieron *D. macrosoma* (27.4%), *M. leiognathus* (25.0%), *P. analis* (12.1%), *S. evermanni* (9.6%), *S. penicillata* (8.1%) y *D. pacificum* (3.2%). Al aplicar el índice de Levin se observó que la amplitud del nicho trófico es relativamente bajo ($B_i=0.31$), por lo cual se le considera como un depredador selectivo. El índice de Morisita-Horn indicó que existe una sobreposición entre las dietas por sexo en cada zona ($C\lambda>0.6$), mientras que para juveniles y adultos existió sobreposición alta ($C\lambda>0.6$). Los valores del tejido del angelito ($\delta^{13}C$) comprendieron de -16.55‰ a -15.06‰ ($\mu=-15.94\text{‰} \pm 0.34$); mientras que el Nitrógeno ($\delta^{15}N$) estuvo entre 18.30‰ a 19.52‰ ($\mu= 18.90\text{‰} \pm 0.27$). Estos resultados indican que sus fuentes alimenticias son organismos bentónicos y de zonas costeras, mostrando diferencias en los valores de carbono entre las localidades.



ABSTRACT

During September 2000 to March 2003, angel shark stomach contents were sampled monthly in the southern Gulf of California, México to know the trophic spectrum of Pacific angel shark, *Squatina californica*, and their variations by length and sex. The samplings were realized in four fishing fields: El Pardito, El Sauzoso, El Portugués and Ensenada de Muertos. We apply the Index of Relative Importance (IIR) as a measure of trophic preferences. A total of 414 stomachs were examined, which 190 (46%) contained food and 224 (54%) were empty. The spectrum trophic was constituted of 23 preys species, which were agrouped in three main food categories: fishes, crustaceans and mollusk. According to the Index of Relative Importance, the most important prey were: the jack *Decapterus macrósoma* (47.5%), Daisy Midshipman *Porichthys analis* (15.9%), the peanut rock shrimp *Sicyonia penicillata* (8.0%), the inotted lizardfishes *Synodus evermanni* (8.0%) and soldierfish *Myripristis leiognathus* (7.2). The analysis of importance of each sex, indicated that females fed mainly on *D. macrósoma* (29.6%), *P. analis* (28.9%), *M. leiognathus* (9.6%), *Etrumeus teres* (5.7%) and *S. penicillata* (3.9%); while males consumed *D. macrósoma* (27.4%), *M. leiognathus* (25.0%), *P. analis* (12.1%), *S. evermanni* (9.6%), *S. penicillata* (8.1%) and *D. pacificum* (3.2%). According the Levin's index values, the niche breadth was relatively low ($B_i=0.31$), which means that the angel shark is considered a specialist predator with marked preferences for demersal fish. Trophic overlap between sexes ($C_i>0.6$) and size. The rate of isotopes analysis of $\delta^{13}C$ were 16.55 – 15.06‰ ($\mu=-15.94\text{‰} \pm 0.34$); while $\delta^{15}N$ were 18.30 a 19.52 ‰ ($\mu= 18.90\text{‰} \pm 0.27$). Therefore, it showed that angel shark predate on benthic preys and that it is feeding in the coastal area, showing differences between locality in the values of carbono.



INTRODUCCIÓN

Los elasmobranquios presentan características biológicas muy particulares, ya que son depredadores tope en los ecosistemas marinos y la mayoría se localizan en la cúspide de la cadena trófica, actuando como densoreguladores de numerosas poblaciones con las que se encuentran interactuando y que están en los niveles tróficos más bajos (Castillo-Geniz, 1992; Bonfil, 1994; Villavicencio-Garayzar, 1996a).

En el Océano Pacífico Mexicano se captura el 60% de los elasmobranquios del país; de éstos, el tiburón comprende el 60% y el cazón, que involucra a organismos de tallas pequeñas comprende el 40% de dicha captura (Bonfil, 1994; Rose, 1996).

De las 350 especies de tiburón que existen en el mundo, aproximadamente 100 viven en aguas mexicanas, y de esas, 40 son utilizadas comercialmente. Sin embargo, solo 13 son las de mayor captura; siendo los géneros *Mustelus*, *Carcharhinus*, *Alopias*, *Sphyrna* y *Squatina* los explotados en ambas costas de Baja California Sur y las de mayor frecuencia de captura (Villavicencio-Garayzar, 1996b). Aunque en el área central del Golfo de California se ha desarrollado una importante pesquería de tiburón, es en el sur del golfo en donde esta actividad incide sobre especies comercializadas como cazón, y el tiburón ángel, *Squatina californica* (Alonso-Castelán, 1998).

S. californica es la única especie que habita en el Océano Pacífico Oriental, de las 15 especies del género *Squatina* descritas mundialmente (Hamlett, 1999), posee una talla promedio de 100 cm, aunque hay registros de 155 cm de longitud total (Compagno *et al.*, 1995), su carne es comercializada como cazón; razón por la cual es difícil conocer los volúmenes de producción; sin embargo, se ha llegado a estimar que en el Golfo de California, los meses de mayor captura son de diciembre a marzo con una producción aproximada entre 13 y 26 toneladas mensuales (Alonso-Castelán, 1998).



El tiburón ángel es un organismo demersal de cuerpo aplanado, cuya distribución es del sur de Alaska al Golfo de California y de manera discontinua de Perú al sur de Chile (Kato y Hernández-Carvallo, 1967; Compagno *et al.*, 1995), aunque se ha sugerido la existencia de dos subpoblaciones del tiburón ángel; una que va desde el sur de Alaska, hasta el extremo sur de la Península de Baja California y otra en el Golfo de California (Villavicencio-Garayzar, 1996b); sin embargo no se han hecho estudios para comprobar estas subpoblaciones.

En general, *S. californica* habita los fondos arenosos y lodosos, de aguas templadas frías a cálidas, común en zonas litorales y costeras de la plataforma continental, entre 3 y 46 m de profundidad en California y hasta 183 m en el Golfo de California, incluso se ha llegado a observar que alcanza los 205 m de profundidad frente a Centro-América (Compagno *et al.*, 1995). Se alimenta principalmente de peces (corvinas, lenguados) y calamares, utilizando un ataque sorpresivo para capturar a sus presas, el cual consiste en mantenerse escondido en los fondos arenosos, interceptando a sus presas cuando pasan cerca de él (Fischer *et al.*, 1995; Fouts y Nelson, 1999).

A pesar de que se ha reconocido que los tiburones ocupan los niveles más altos de depredadores en el ecosistema marino, se tiene muy poca información a nivel internacional concerniente a la composición de las dietas y los hábitos alimentarios de los mismos, incluyendo *S. californica* en las costas de Baja California Sur. Por ello, y dada la importancia de esta especie a nivel ecológico y pesquero, se plantea el estudio de su alimentación como un aspecto importante para conocer la biología básica de esta especie.



ANTECEDENTES

La familia Squatinidae ha sido poco estudiado a nivel nacional e internacional, siendo los trabajos de reproducción los mejores representados (Bridge, 1992; Capapé *et al.*, 1990; Sunye y Vooren, 1997; Awruch, 2000; Capapé *et al.*, 2002), aunque también existen estudios generales de biología (Cousseau, 1973), taxonomía (Merriman y Olsen, 1949; Cousseau, 1973; Plesher, 1983; Vooren y Da Silva, 1991; Fazzano *et al.*, 1999; Gadig *et al.*, 1999; Cousseau y Figueroa, 2001; Milessi *et al.*, 2001), dinámica poblacional (Boeckmann, 1996) y genética (Sole-Cava *et al.*, 1983; Sole-Cava y Levy, 1987; Furtado-Neto y Carr, 2003).

Con respecto a trabajos que abordan los aspectos alimenticios del género *Squatina*, se tiene a Casey (1964) quien determina que el tiburón ángel del Atlántico *S. dumeril* se alimenta de lenguados, rayas, crustáceos y caracoles. Mientras que Cousseau (1973) menciona que *S. argentina* es principalmente ictiófago y secundariamente carcinófago, siendo los peces pelágicos y demersales mejor representados que los bentónicos en su dieta. Asimismo, Capapé (1975) examinó 35 especímenes de *S. squatina* en el Mediterráneo y registraron 6 especies de teleósteos bentónicos y epibentónicos en los estómagos, además de cefalópodos y crustáceos.

Ellis *et al.* (1996) determinó para el noreste del Atlántico que el angelito *S. squatina* era principalmente ictiófago, siendo la presa más importante los Pleuronectiformes (lenguados), además de otras presas bentónicas como peces (*Chromis* spp), cangrejos de la familia Majidae y *Lioncarcinus* spp., además de algunos moluscos.

El tiburón ángel de ornato, *S. tergocellata*, fue estudiado por Bridge *et al.* (1998) con muestras provenientes de las capturas comerciales de la pesquería de arrastre en Australia. Donde el análisis del contenido estomacal indicó que los calamares (*Notodarus gouldi*) y peces (principalmente Monacanthidae) eran las especies más importantes en la dieta de este tiburón. Estas presas fueron



capturadas en los arrastres junto con *S. tergocellata*, indicando que las presas y el depredador habitan en las mismas áreas. Vögler *et al.* (2003) encuentra en la plataforma continental de Uruguay y Argentina que *S. guggenheim* es un depredador carnívoro que se alimenta sobre una variedad de peces demersales.

Los aspectos de biología reproductiva, genética, parasitología, edad y crecimiento y los aspectos demográficos del angelito *S. californica* se conocen en California (Moser y Anderson, 1977; Standora y Nelson, 1977; Pittenger, 1984; Natanson *et al.*, 1984, Natanson y Cailliet, 1986, 1990; Cailliet *et al.*, 1992; Gaida, 1995, 1997); mientras que en las costas de Baja California Sur solamente se tienen algunos trabajos que abordan aspectos poblacionales, pesqueros y de biología básica como la biología reproductiva de estos organismos: Galván *et al.* (1989) analizaron la abundancia estacional de 11 tiburones en isla Cerralvo, B. C. S., determinando que el tiburón ángel se captura principalmente durante el invierno. Villavicencio-Garayzar (1996b) realizó un estudio poblacional de *S. californica* en Laguna San Ignacio y Golfo de California, durante el periodo 1989-1995, sugiriendo la existencia de dos subpoblaciones de angelito con base en los caracteres morfométricos. Asimismo, Villavicencio-Garayzar *et al.* (1997) analizaron las especies de importancia comercial en la Bahía de La Paz, refiriendo algunos aspectos sobre composición de tallas y sexos, y algunas observaciones sobre biología reproductiva del tiburón angelito; mientras que Zayas-Álvarez (1998) realizó un estudio de biología reproductiva de este tiburón en varias localidades del Golfo de California. Marqueda-Cava (2003) estudió la biología reproductiva del angelito, determinando que la talla de madurez es a partir de los 80 cm de LT tanto para machos como para hembras.

Alonso-Castelán (1998) analizó las capturas comerciales de elasmobranquios en Baja California Sur, encontrando que el tiburón angelito se captura en el Golfo de California durante los meses de diciembre a marzo. Asimismo, Guerrero-Maldonado (2002) analizó la captura comercial de elasmobranquios en la costa suroccidental del Golfo de California, incluyendo a *S. californica* como una de las 5 especies frecuentemente capturada en la zona; mientras que Grijalva-Chon *et al.* (2002), abordaron aspectos genéticos de *S. californica* con la finalidad de



determinar la variabilidad genética en organismos obtenidos en el Norte y Sur del Golfo de California, concluyendo que es la misma especie distribuida en el Golfo, mientras que Sánchez-Reyes *et al.* (2002) realizó observaciones sobre la biología y el desarrollo embrionario del tiburón angelito *S. californica* en la Bahía de La Paz mencionando que es un organismo vivíparo que se reproduce en ciclos anuales, y su fecundidad es de 6 embriones por hembra.

Existen solo tres trabajos sobre el tiburón ángel, *S. californica*, a nivel mundial realizados en California y abordan aspectos de su alimentación: Pittenger (1984), determinó que la dieta de estos organismos era principalmente de peces (corvina, *Menticirrhus undulatus*, lenguado *Paralichthys californicus* y el pez herrero *Chromis punctipinnis*) y algunos crustáceos. Cortés (1999) analizó el nivel trófico de varias especies de tiburones utilizando sus composiciones alimenticias, mencionando que *S. californica* tiene un nivel trófico promedio de 4.1 (consumidor terciario); cabe mencionar que este trabajo se realizó a partir de varios trabajos publicados, y las categorías asignadas a las presas se determinó de manera general, no haciendo distinción entre especies sino asignando un nivel trófico para todo el taxa (e. g. peces, cefalópodos), mientras que Fouts y Nelson (1999) realizaron investigaciones sobre el comportamiento de ataque del angelito, determinando que es un depredador de emboscada.

Por otra parte, para las costas de Baja California, el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno es escaso en tiburones, ya que solo se cuenta con dos trabajos: Aguilar-Castro (2004) analizó la composición isotópica del tiburón martillo *Sphyrna lewini* mediante tejido muscular, determinando que este tiburón presenta valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de -15.58‰ a -17.57‰ , mientras que el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) varió de 19.0‰ a 21.88‰ , mostrando que los juveniles de *S. lewini* tienen una posición trófica mayor en relación con los adultos.

Cabrera-Chávez-Costa (2003) encuentra con base en el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno provenientes del músculo dorsal del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* que el $\delta^{15}\text{N}$ varió de 15.07‰ a 17.68‰ . El mismo autor menciona que la alimentación del tiburón piloto sucede en la zona oceánica, alimentándose principalmente de la langostilla *Pleuroncodes planipes*.



JUSTIFICACIÓN

La pesquería de tiburón es un recurso susceptible a los incrementos en el esfuerzo pesquero debido a su propia biología (Holden, 1974); sin embargo, la falta de información biológica confiable, es uno de los principales problemas para la toma de decisiones sobre el manejo de los recursos pesqueros de importancia comercial en México y con mayor razón las que no son aprovechadas en ese aspecto. Por esta razón, se debe tomar en cuenta la biología básica y enfatizar en el conocimiento de la dinámica poblacional de las especies que sostienen dicha actividad pesquera.

Es preciso considerar a los estudios de los hábitos alimentarios y consumo de alimento, como uno de los aspectos importantes para determinar las interacciones existentes entre las especies y el ambiente que los rodea, por lo que los estudios de contenido estomacal permiten determinar de manera directa los tipos alimenticios en la dieta, así como la cantidad, la frecuencia y la biomasa ingerida por el consumidor en diferentes épocas del año y de forma interanual.

Los estudios de análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ proporcionan información acumulada (aproximadamente 3 meses) (Tieszen *et al.*, 1983) sobre la dieta del depredador, permitiendo conocer el origen de las presas que aportan su alimento más importante. Este método se puede aplicar cuando se tiene un gran porcentaje de estómagos vacíos, ya que permitirá evaluar de manera general el origen de las presas utilizando el tejido muscular.

Por otra parte, el Golfo de California ha sido una zona importante de la pesquería de tiburón, siendo la región sur donde la actividad incide principalmente sobre especies pequeñas que no alcanzan los 150 cm de longitud total, como *Squatina californica* que se constituye como una de las más abundantes de la zona (Villavicencio-Garayzar *et al.*, 1997).



A pesar de la importancia del tiburón ángel, *S. californica* para esta zona, es muy escasa la información de la biología básica de la especie, por ello, el presente estudio pretende contribuir al conocimiento de su biología trófica con la finalidad de caracterizar a este depredador en el ecosistema marino.



OBJETIVO

Describir los hábitos alimentarios del tiburón ángel, *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la composición específica de la dieta tiburón ángel en el suroeste del Golfo de California.
- Describir las variaciones temporales de las principales presas del angelito, así como sus posibles variaciones por talla y sexo.
- Determinar la amplitud del espectro trófico del tiburón ángel en el suroeste del Golfo de California.
- Comparar los resultados del análisis de contenido estomacal de *S. californica* con el análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$



ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California es un mar marginal con aproximadamente 1000 km de longitud y 150 km de ancho; se encuentra situado entre la península de Baja California en el oeste y los estados Sonora, Sinaloa y Nayarit hacia el este, abriendo su porción sur al Océano Pacífico (Álvarez-Borrego, 1983).

Posee características climáticas más continentales que oceánicas, debido a menor efecto del clima del Océano Pacífico, el cual se reduce por la presencia en la península de Baja California de una cadena montañosa de 1 a 3 km de alto. La temperatura superficial del agua en el Golfo de California es más cálida que en regiones de latitudes similares durante abril-septiembre y es similar durante el resto del año. Las variaciones de temperatura ambiental anuales fluctúan estacionalmente entre los 30 y 34°C en el verano y entre los 10 a 13°C durante el invierno. Este amplio intervalo de temperatura ambiental tiene un efecto sobre la flora y fauna, el cual se ve reflejado en la presencia de especies tropicales, templadas y endémicas. La precipitación es mayor en el lado oriental que en el occidental del Golfo. En la costa sureste, la precipitación anual llega a incrementarse a 1000 mm³ (Álvarez-Borrego, 1983).

Las condiciones que prevalecen en el sur del Golfo es la eurihalinidad, con muy poca variación, exceptuando las cercanías de las lagunas costeras y desembocadura de ríos, donde pueden registrarse valores de oligo y mesohalinidad (Castro-Aguirre *et al.*, 1995).

Particularmente, el sur del Golfo de California, está formado por tres masas de agua: (1) agua caliente del Golfo de California, con una salinidad alta (2) Corriente de California, fría y de salinidad baja. (3) masas de agua del Pacífico ecuatorial, caliente e intermedia en salinidad. Estas masas de agua, aunada a los sistemas de frentes oceánicos tienen un impacto biológico significativo en las poblaciones (alta productividad), particularmente en los florecimientos de fitoplancton y en algunas pesquerías (Griffiths, 1965; Traganza *et al.*, 1987). Además, la gran diversidad de características topográficas y batimétricas del



Golfo de California producen una variedad de hábitats para peces y otros organismos marinos (Thomson *et al.*, 2000).

Los campamentos pesqueros en donde se efectuaron los muestreos biológicos se encuentran ubicados en la región sur del Golfo de California y son los siguientes: El Sauzoso (24°18' 26" N y 110°38' 17" W), El Pardito (24°51' 42" N y 110°35' 22" W), El Portugués (24°47' 38" N y 110°39' 39" W) y Ensenada de Muertos (23°58' 38" N y 109°49' 57" W) (Fig. 1).



Fig. 1. Área de estudio. Localización de los campos pesqueros en el suroeste del Golfo de California, B. C. S



MATERIAL Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron mensualmente durante Septiembre 2000-Marzo 2003 en los campos pesqueros El Pardito, El Sauzoso, El Portugués y Ensenada de muertos (Bahía de los Sueños) ubicados en el suroeste del Golfo de California en Baja California Sur (Fig. 1). La pesca es realizada con redes agalleras de multifilamento con una luz de malla variable entre 10 a 30 cm, colocadas a una distancia de 1 a 10 km de la costa al atardecer y revisadas al día siguiente. Aunque en el área de El Pardito, 9 organismos fueron capturados con cimbra utilizando macarela y barrilete como carnada.

Para cada organismo se registró la longitud total (LT) utilizando un ictiómetro convencional con precisión de 1 cm. Asimismo, se anotó el sexo y se disectó al organismo en un corte longitudinal en la parte ventral, procediendo a la extracción del estómago y determinando el grado de repleción gástrica, los cuales fueron agrupados en 4 categorías de llenado de acuerdo a Stillwell y Kohler (1982): 1-25% (categoría 1), 26-50% (categoría 2), 51-75% (categoría 3) y 76-100% (categoría 4), considerando que el contenido alimenticio puede ser expresado como una proporción de la capacidad de llenado.

El contenido se almacenó en bolsas de plástico, previamente etiquetadas, y fueron fijadas en una solución de formaldehído al 10% y colocados en cubetas para su posterior análisis en el Laboratorio de Ecología de Peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) en la ciudad de La Paz, Baja California Sur.

Trabajo de laboratorio y análisis de la información

Trabajo taxonómico

Durante el análisis del contenido estomacal se procedió a separar las diferentes especies presa de acuerdo al grupo taxonómico, identificándose hasta el mínimo taxón posible, dependiendo del estado de digestión. Para esto se les



asignó el estado de digestión 1 a aquellas presas que eran identificables debido a que su estado de digestión fue mínimo; el estado de digestión 2 a los organismos con pérdida de alguna estructura corporal (e. g. peces sin escamas, crustáceos sin quelas etc). El estado 3 fue considerado a presas que solo presentaban vértebras o partes aisladas del cuerpo, y el estado de digestión 4, se le asignó a la presencia de estructuras rígidas muy poco digeribles de las presas como otolitos en peces, picos de cefalópodos, etc. En este estado también se consideró la materia orgánica no identificada (MONI).

La determinación taxonómica para los peces se realizó por medio del esqueleto axial y apendicular. Para identificar los restos de peces se utilizó los trabajos de Clothier (1950) y Miller y Jorgensen (1973) para conteos vertebrales; para placas hipúricas, se usaron las claves de Monod (1968). Asimismo se utilizó la colección de esqueletos de peces del Laboratorio de Ecología de peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Mientras que para organismos con nulo o poco estado de digestión, se utilizaron las claves de Miller y Lea (1972), Walker y Rosenblatt (1988), Allen y Robertson (1994), Fischer *et al.* (1995) y Thomson *et al.* (2000).

La identificación de los moluscos cefalópodos se realizó mediante el pico basándose en los trabajos de Clarke (1962, 1986) e Iverson y Pinkas (1971) y Wolff (1982, 1984). Los crustáceos se identificaron por medio de las claves propuestas por Brusca (1980) y Fischer *et al.* (1995).

Métodos cuantitativos de análisis

En el análisis cuantitativo de los contenidos gástricos se utilizaron los siguientes métodos de acuerdo a Pinkas *et al.* (1971) y Hyslop (1980):

Método de Frecuencia de Aparición (FA). Se registró el número de estómagos en los cuales apareció un determinado tipo de presa. Los resultados se expresaron como porcentaje de una especie con respecto al número total de estómagos con alimento.



$$FA = \frac{n}{NE} * 100$$

Donde:

n= Número de estómagos en el cual apareció un determinado tipo de presa.

NE= Número total de estómagos con alimento.

Método Numérico (N). Se registró numéricamente las presas encontradas en un estómago a nivel de clase, orden, familia o especie. Al analizar los estómagos, se obtuvo el número total de organismos de cada categoría y se expresaron en porcentaje.

$$N = \frac{n}{NT} * 100$$

Donde:

n= Número total de presas de una determinada especie.

NT= Número total de presas de todas las especies

Método Gravimétrico (P). Se obtuvo información de la biomasa de las presas consumidas. Cada tipo de alimento fue separado y fue pesado en una balanza granataria. El peso fue referido al peso total estimado para la totalidad de presas encontradas en los estómagos y se expresó como un porcentaje del mismo.

$$P = \frac{p}{PT} * 100$$



Donde:

p= Peso (en gramos (g)) de un determinado tipo de alimento (especies).

PT= Peso total de las presas de todas las especies.

Índice de Importancia Relativa (IIR). Este índice incorpora los métodos anteriores por medio de la siguiente fórmula, la cual se basa y se expresa en porcentajes:

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

Donde:

P= Peso.

N= Número de organismos.

FA= Frecuencia de aparición.

Este método combinado se utilizó con la finalidad de valorar de una manera integral la importancia de cada tipo de alimento en la dieta de las especies (Hyslop, 1980).

Para la determinación de los intervalos de tallas se utilizaron los valores de longitud total y para determinar el número de intervalos se usó la regla de Sturges (Daniel, 1997). Una vez obtenido el número de intervalos de clase se procedió a determinar la amplitud de éstos, de acuerdo a Daniel (1997). Asimismo, se definieron los juveniles y adultos de acuerdo al trabajo de Marqueda-Cava (2003), cuyos muestreos se realizaron en la misma zona que el presente trabajo. Considerando como adultos a tiburones cuya longitud fue mayor ó igual a 80 cm de Longitud total y como juveniles a tiburones menores de esta longitud.

Para los datos de temperatura se utilizó la base de internet del satellite Active Archive de la NOAA.



Índices Ecológicos

Se calculó la amplitud de la dieta (B_i), utilizando el índice estandarizado de Levin (Hurlbert, 1978; Krebs, 1999) a partir de los valores obtenidos de N absoluto. Este índice asume los valores de 0 a 1. Cuando los valores de B_i son menores de 0.6, el depredador se considera especialista, lo que indica que utiliza un número bajo de recursos y presenta una preferencia por ciertas presa. Cuando los valores son cercanos a uno (>0.6), su espectro es generalista, es decir, utiliza todos los recursos sin ninguna selección.

$$B_i = 1 / n-1 \{ (1 / \sum j P_{ij}^2) - 1 \}$$

Donde:

B_i = Índice de Levin para el depredador i .

P_{ij} = Proporción de la dieta del predador i que utiliza la presa j .

n = Número de categorías de las presas.

Para evaluar la sobreposición de dietas entre tallas (juveniles-adultos) y sexos para cada zona, se aplicó el índice de Morisita-Horn al método numérico absoluto (Smith y Zaret, 1982). Este índice varía entre cero cuando las dietas son completamente distintas y a uno, cuando las dietas son idénticas. Considerando como una sobreposición biológicamente significativa o alta cuando el valor excede a 0.60; de 0.30 a 0.59 una sobreposición baja y de 0.0 a 0.29 se considera que no hay sobreposición (Langton, 1982).

$$C\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^n (P_{xi} * P_{yi})}{\left(\sum_{i=1}^n P_{xi}^2 + \sum_{i=1}^n P_{yi}^2 \right)}$$

Donde:

$C\lambda$ = Índice de Morisita-Horn de sobreposición entre depredador x y depredador y .



P_{xi} = Proporción de la presa i del total de presas usadas por el depredador x .

P_{yi} = Proporción de la presa i del total de las presas usadas por el depredador y .

n = Número total de presas.

Análisis de isótopos

Para determinar el origen del alimento de los estómagos que no contenían alimento y comparar con los estómagos con alimento se realizó un análisis de isótopos de carbono y nitrógeno. Este método se basa en la premisa de que la proporción de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de un organismo refleja los valores isotópicos del alimento consumido después de todo el proceso metabólico de la alimentación (ingestión, digestión y excreción) (DeNiro y Epstein, 1978, 1981). El nitrógeno se utiliza como un indicador del nivel trófico de un organismo a través de su ciclo de vida; mientras que el carbono proporciona la información de la fuente del alimento.

Se utiliza la notación Delta (δ) para expresar las diferencias relativas de las razones isotópicas de los elementos entre las muestras y los estándares, definiéndose en partes por mil (‰).

Para el análisis isotópico se recolectaron secciones de músculo de la parte dorsal-anterior de 38 tiburones ángel, y fueron congeladas para su posterior análisis en el Laboratorio de Ecología de Peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). Los músculos fueron seleccionados para representar y diferenciar por sexo, talla, localidad y temporalidad; así como entre estómagos con alimento y vacíos.

Los músculos fueron colocados en viales con tapas de teflón previamente lavados con una solución de ácido sulfúrico y dicromato de potasio (mezcla cromica) durante 24 horas para evitar la contaminación de las muestras, y lavados con agua destilada.



Posteriormente, los viales con los músculos fueron colocados en una Liofilizadora marca LABCONCO a -45°C a una presión de 24 a $27 \times 10^{-3}\text{MBAR}$ para secar completamente las muestras, en la UPIMA en CICIMAR permaneciendo en el liofilizador durante 24 horas.

Para la extracción de lípidos se utilizó una solución de cloroformo-metanol. Las muestras fueron colocadas en un horno de microondas (Microwave Assisted Extraction-MAE modelo 1000 (CEM, Matthews, NL) con temperatura y presión controlada durante 20 minutos. Posteriormente, fueron colocadas en un desecador a 45°C para eliminar todo el solvente; y se procedió a macerar cada muestra en un mortero de ágata, el cual fue sucesivamente lavado con agua destilada y solvente para evitar la contaminación de muestras, asimismo, se procuró que el músculo deshidratado quedará lo más fino y homogéneo posible.

Del músculo pulverizado se obtuvo una submuestra de $\pm 0.001\text{g}$, pesadas en una balanza analítica marca OHAUS con precisión de 0.0001g en cápsulas de estaño ($8 \times 5\text{ mm}$) en el Laboratorio de Química Marina de CICIMAR. Ya pesadas, estas cápsulas se enviaron al laboratorio de isótopos estables (Departamento de Agronomía) en la Universidad de Davis en California (EUA) para su análisis en el espectrofotómetro de masas, con el fin de cuantificar los isótopos estables de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$).

La cuantificación de los isótopos estables de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) se realizó en un espectrofotómetro de masas de razones isotópicas (EMRI) (20-20 espectrómetro de masas, PDZEuropa, Scientific Sandbach, United Kingdom, UK).

Primeramente se realiza la combustión de las muestras a CO_2 (bióxido de carbono) y N_2 (nitrógeno) a 1000°C en un analizador elemental en línea (PDZEuropa ANCA-GSL). Los gases fueron separados en una columna Carbosieve G (Supelco, Bellefonte, PA, USA) antes de introducirlo al espectrómetro de masas. Las razones de isótopos fueron comparadas con gases estándares (1.1237×10^{-2}



para el $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y 3.677×10^{-3} para $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) inyectados directamente dentro del espectrómetro de masas, antes y después de que se calcularan los valores promedios de las muestras, así como los $\delta^{15}\text{N}$ (AIR) y $\delta^{13}\text{C}$ (PDB).

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

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ó } \delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}})-1] \times 1000.$$

Donde: R_{muestra} para $\delta^{15}\text{N}$ es la proporción entre sus isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ mientras que para $\delta^{13}\text{C}$ es la proporción de los isótopos de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Los estándares empleados fueron Pee Dee Belemnite (PDB) para el carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y el nitrógeno atmosférico para el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$).

Se realizó un análisis de componentes principales a los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para evaluar las posibles diferencias entre las señales isotópicas.



RESULTADOS

Información general del muestreo

Se capturaron 414 ejemplares, 262 (63%) hembras y 152 (37%) machos, siendo la proporción de 1.7H:1M (Tabla 1). La longitud total de los organismos osciló de los 33 a 95.5 cm, con una longitud promedio de 76.2 cm \pm 10.6 cm (Fig. 2a). Por localidad se registraron 159 ejemplares para El Pardito, 196 para El Portugués-El Sauzoso y 59 angelitos para Ensenada de Muertos. Anualmente, se registraron 72 organismos para el año 2000, en el 2001 y 2002, se obtuvo el mayor número de organismos con 148 y 157 respectivamente, mientras que para el 2003 solo se muestreo un solo mes (marzo) con un total de 37 tiburones. La mayor abundancia se registró en la temporada invernal (Tabla 2). Las temperaturas registradas durante los años de muestreo, no mostraron diferencias interanual (Fig. 2b).

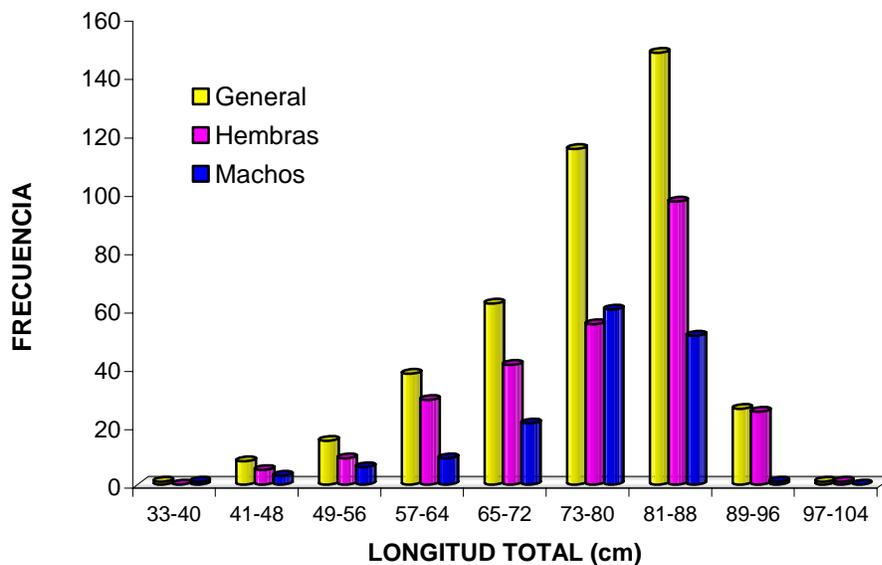


Fig. 2a. Estructura de tallas del tiburón ángel, *S. californica* en el suroeste del Golfo de California.

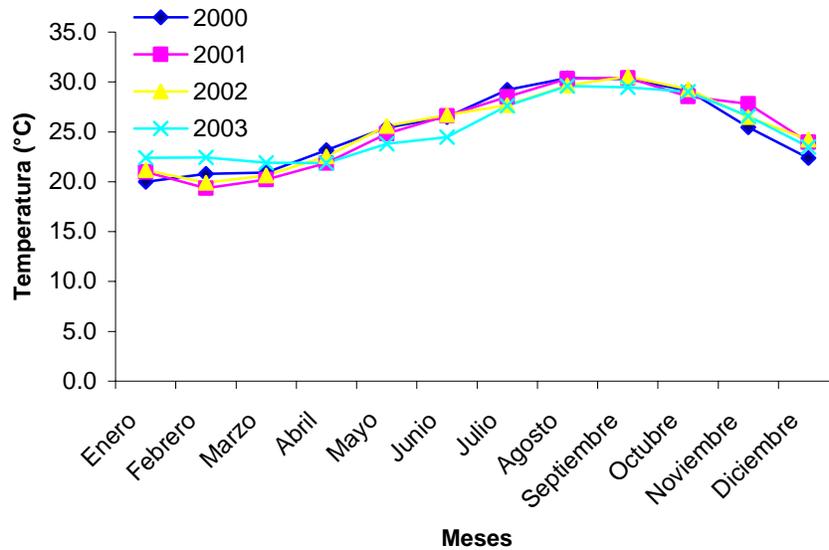


Fig. 2b. Registros de temperatura durante los años de muestreo.

Tabla 1. Número de estómagos de *Squatina californica* analizados en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre del 2000 a marzo del 2003.

	Con alimento	Vacíos	Total
Hembras	115	147	262
Machos	75	77	152
Total	190	224	414



Tabla 2. Meses de captura del tiburón angelito *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California, durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, señalando la frecuencia y número de estómagos con alimento.

AÑO	MES	FRECUENCIA	ESTÓM. C/ ALIM.
2000	Septiembre	47	10
	Octubre	16	2
	Diciembre	9	
Subtotal		72	12
2001	Enero	1	
	Febrero	43	28
	Marzo	4	4
	Junio	34	25
	Septiembre	2	2
	Octubre	15	7
	Noviembre	17	9
	Diciembre	32	16
Subtotal		148	91
2002	Enero	48	15
	Febrero	38	4
	Marzo	12	3
	Abril	49	36
	Mayo	10	3
Subtotal		157	61
2003	Marzo	37	26
TOTAL		414	190



Espectro trófico del tiburón ángel

Se obtuvo un total de 414 estómagos, de los cuales 190 (46%) presentaron alimento y 224 (54%) se encontraron vacíos (Fig. 3). El porcentaje de repleción categoría 1 se presentó en 52% de los estómagos con alimento, la categoría 2 en 29% de frecuencia, mientras que las categorías 3 y 4 representaron 4% y 14% respectivamente (Fig. 4).

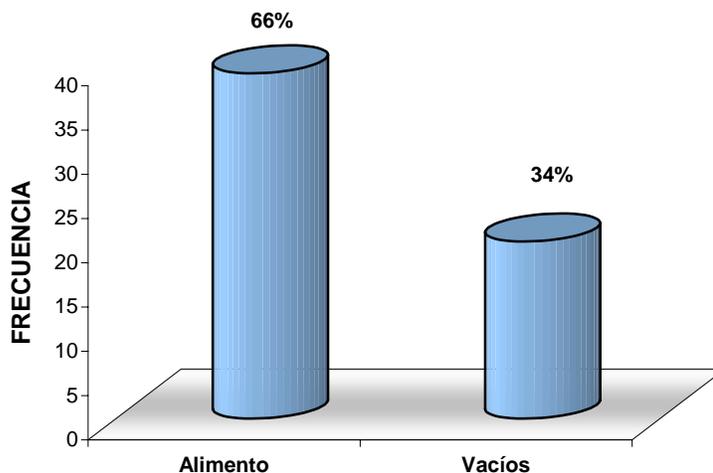


Fig. 3. Número de estómagos de *Squatina californica* con alimento y vacíos representados en porcentaje en el suroeste del Golfo de California durante el periodo de estudio septiembre 2000-marzo.

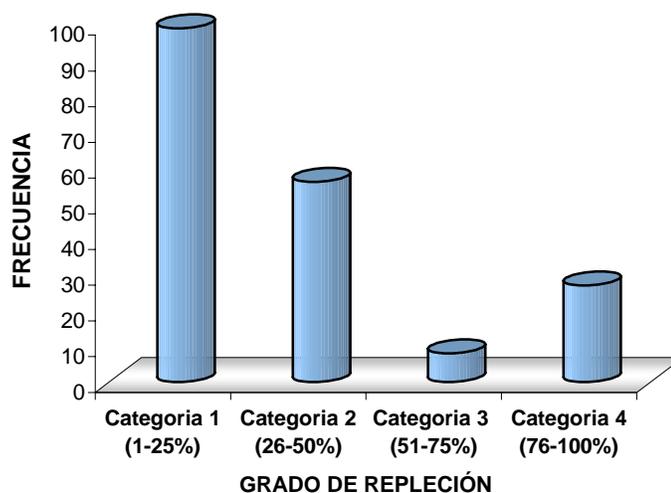


Fig. 4. Porcentaje de repleción de los estómagos con alimento del angelito *S. californica* en el suroeste del Golfo de California.



El espectro trófico se constituyó principalmente de 23 tipos de presas, de los cuales 18 fueron peces, 2 moluscos y 3 crustáceos, correspondientes a 17 familias, 17 géneros y 18 especies (Tabla 3).

El peso total de las presas fue de 4828 gramos, de los cuales, los peces aportaron 90%, crustáceos 1.7% y moluscos (cefalópodos) 0.005%. *Decapterus macrosoma* y *Etrumeus teres* fueron los que aportaron mayor porcentaje en peso con 42.1% y 13.3% respectivamente, mientras *Porichthys analis* obtuvo el 11.3%, *Synodus evermanni* el 7.1%, *Myripristis leiognathus* el 6.5% y *Diplectrum pacificum* con 4.3%, la Materia Orgánica No Identificada (MONI) el 8.3%.

De acuerdo al método numérico se obtuvieron un total de 185 organismos presa, de los cuales 86% fueron peces, 11% crustáceos y 1.6% moluscos. Las especies más numerosas fueron: *M. leiognathus* (21.1%), *P. analis* (18.9%), *D. macrosoma* (12.4%), *S. evermanni* (11.9%), *Sicyonia penicillata* (10.3%), *E. teres* (4.9%), *Ophidion iris* (4.9%) y *D. pacificum* (4.3%).

Los peces fueron las presas más frecuentes en los estómagos, presentándose en 80% de los estómagos, seguido por los crustáceos con 10%, los cefalópodos con 1.6% y la MONI con 26.3%. *P. analis* (15.3%) fue la presa de mayor frecuencia de aparición, seguido por *D. macrosoma* (11.1%), *M. leiognathus* (11.1%), *S. evermanni* (9.5%), *S. penicillata* (8.9%), *E. teres* (4.7%), *O. iris* (4.7%) y la MONI (26.8%).

De acuerdo al índice de importancia relativa (IIR), *D. macrosoma* (29.7%) fue la especie presa más importante, seguido por *P. analis* (22.7%), *M. leiognathus* (15.0%), *S. evermanni* (8.9%), *S. penicillata* (5.2%), *E. teres* (4.2%) y la MONI (10.9%) (Fig. 5).

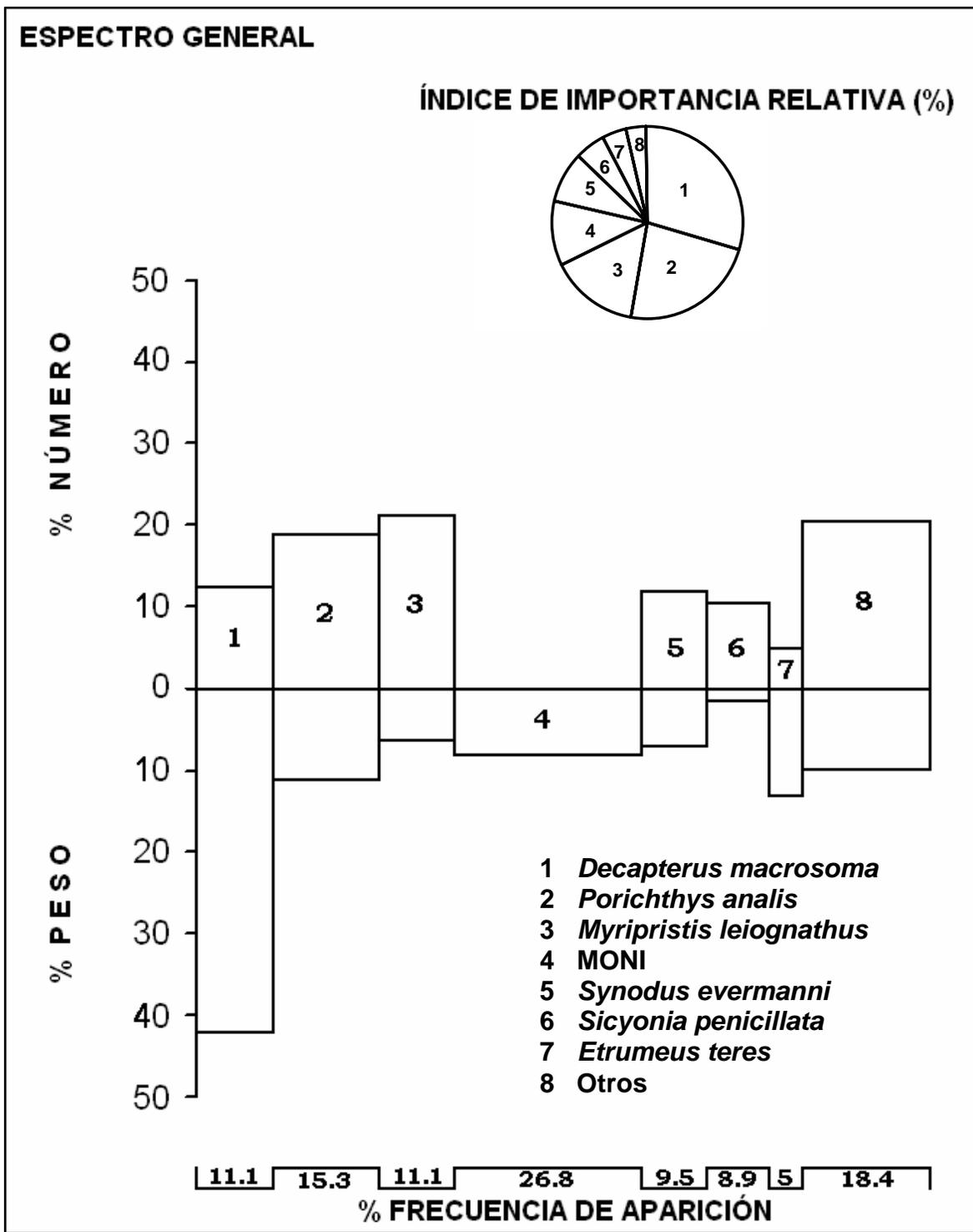


Fig. 5. Espectro trófico del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).



Tabla 3. Espectro trófico del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
Enoploteuthidae								
<i>Abraliopsis affinis</i>	2	1.05	2	1.08	0.21	0.00	1.14	0.06
Mastigoteuthidae								
<i>Mastigoteuthis dentata</i>	1	0.53	1	0.54	0.02	0.000	0.28	0.01
Subtotal			3	1.62	0.23	0.00	1.42	0.07
CRUSTACEA								
	1	0.53	1	0.54	3.96	0.08	0.33	0.02
Isopoda								
	1	0.53	2	1.08	0.91	0.02	0.58	0.03
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	17	8.95	19	10.27	77.93	1.61	106.34	5.24
Subtotal			22	11.89	82.8	1.71	107.25	5.29
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	9	4.74	9	4.86	641	13.28	85.94	4.23
<i>Sardinops caeruleus</i>	1	0.53	1	0.54	36.01	0.75	0.68	0.03
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>	29	15.26	35	18.92	544.52	11.28	460.92	22.71
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>	21	11.05	39	21.1	313.58	6.50	304.79	15.02
Labridae								
	1	0.53	1	0.54	8.92	0.18	0.38	0.02
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>	6	3.16	8	4.32	205.71	4.26	27.11	1.34
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	1	0.53	1	0.54	26.06	0.54	0.57	0.03



Tabla 3. Continuación

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>	18	9.47	22	11.9	341.28	7.07	179.63	8.85
<i>Synodus scituliceps</i>	2	1.05	2	1.08	28.79	0.60	1.77	0.09
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	21	11.05	23	12.43	2031.68	42.08	602.55	29.69
Mugilidae								
<i>Mugil spp.</i>	1	0.53	1	0.54	11.38	0.24	0.41	0.02
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>	1	0.53	1	0.54	1.7	0.04	0.30	0.01
Stromateidae								
<i>Peprilus snyderi</i>	1	0.53	1	0.54	13.61	0.28	0.43	0.02
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>	9	4.74	9	4.86	36.65	0.76	26.64	1.31
Triglidae								
<i>Bellator gymnostethus</i>	1	0.53	1	0.54	10.22	0.21	0.40	0.02
Muraenidae								
	3	1.58	3	1.62	51.28	1.06	4.24	0.21
Pleuronectiformes								
	1	0.53	1	0.54	12.25	0.25	0.42	0.02
Pomacentridae								
<i>Chromis spp.</i>	2	1.05	2	1.08	30.85	0.64	1.81	0.09
Subtotal			160	86.49	4345.49	90.02	1698.99	83.71
MONI	51	26.84	0	0	399.12	8.27	221.91	10.93
TOTAL	190		185	100	4828.52	100	2029.57	100



Espectro trófico por sexo

De las 262 hembras capturadas, 115 presentaron alimento en estómagos (44%) y 147 se encontraron vacíos (56%); mientras que de los 152 machos capturados, 75 presentaron alimento en estómagos (51%), mientras que 77 se encontraron vacíos (49%) (Fig. 6).

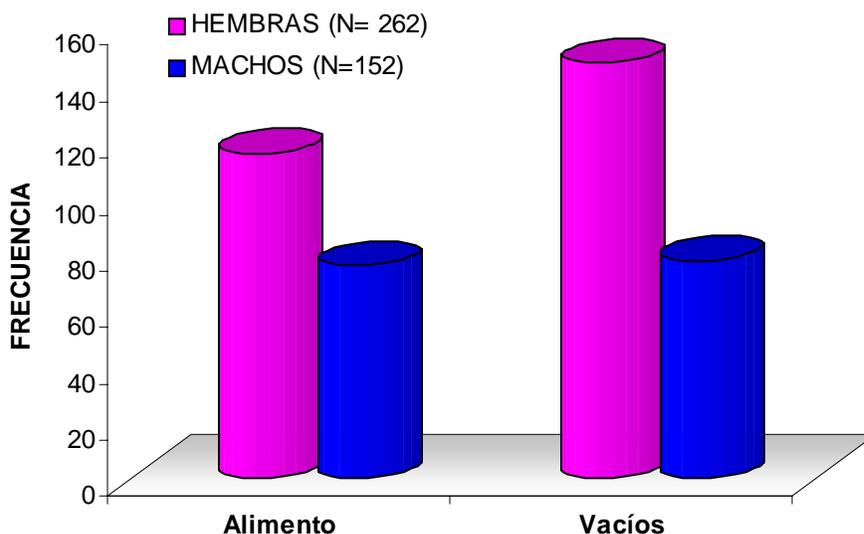


Fig. 6. Total de estómagos de machos y hembras de *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California.

Aplicando el IIR, las hembras se alimentaron principalmente de *D. macrosoma* (29.6%), *P. analis* (28.9%), *M. leiognathus* (9.6%), *S. evermanni* (8.2%), *E. teres* (5.7%), *S. penicillata* (3.9%) y la MONI (10.7%) (Fig. 7; Tabla 4).

En los machos, el índice de importancia relativa indicó que *D. macrosoma* fue la especie presa más importante con 27.4% seguido por *M. leiognathus* (25%), *P. analis* (12.1%), *S. evermanni* (9.6%), el camarón *S. penicillata* (8.1%), *D. pacificum* (3.2%) y la MONI (10.7%) (Fig. 8; Tabla 5).

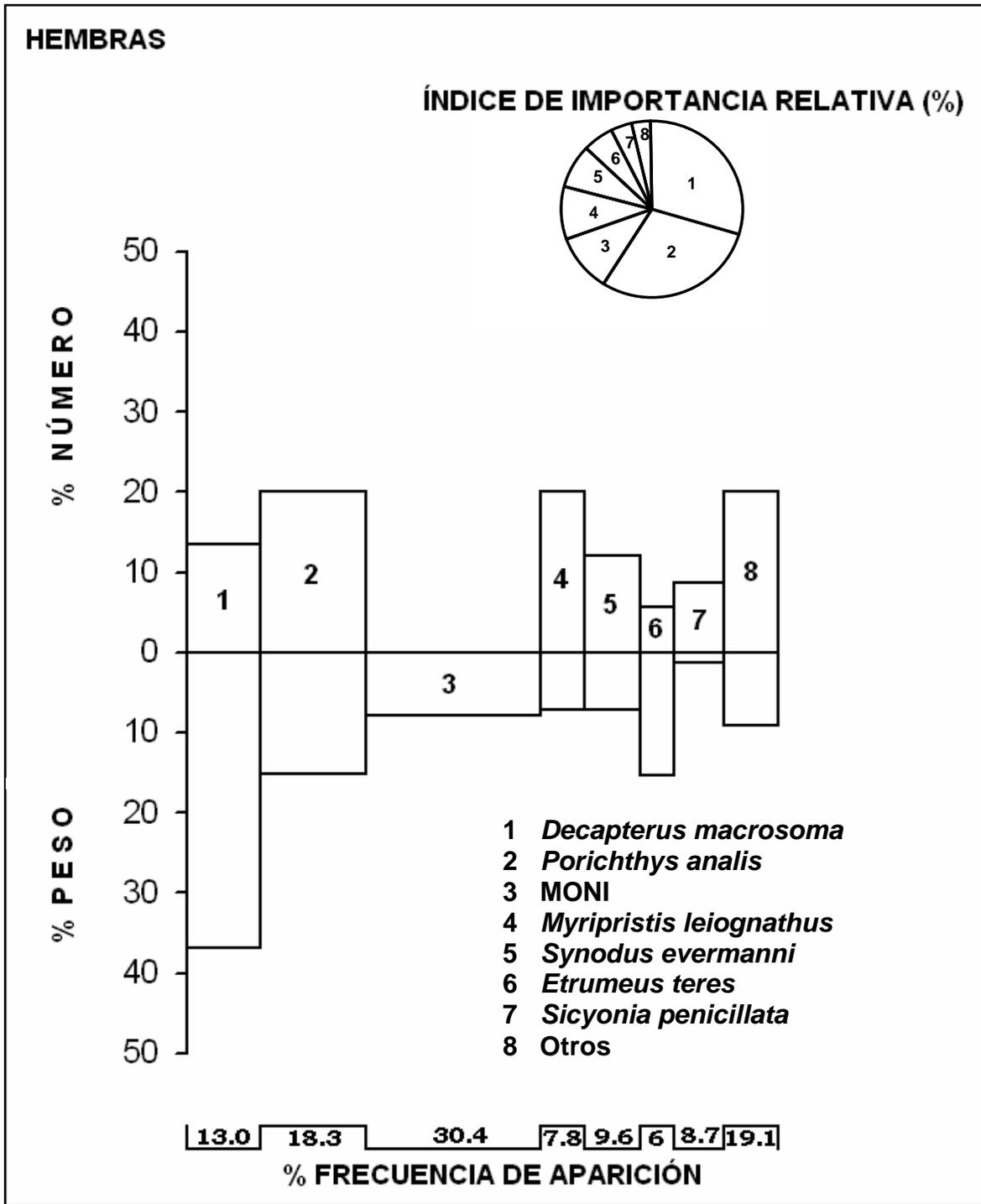


Fig. 7. Espectro trófico de hembras del angelito *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).



Tabla 4. Espectro trófico de hembras del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
Mastigoteuthidae								
<i>Mastigoteuthis dentata</i>	1	0.87	1	0.8	0.02	0.00	0.70	0.03
Subtotal			1	0.8	0.02	0.00	0.70	0.03
CRUSTACEA								
	1	0.87	1	0.8	3.96	0.13	0.80	0.04
Isopoda	1	0.87	2	1.6	0.91	0.03	1.42	0.06
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	10	8.70	11	8.8	40.26	1.27	87.59	3.94
Subtotal			14	11.2	45.13	1.43	89.81	4.04
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	7	6.09	7	5.6	482.78	15.26	126.96	5.70
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>	21	18.26	25	20	481.53	15.22	643.11	28.90
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>	9	7.83	25	20	232.15	7.34	213.94	9.61
Labridae								
	1	0.87	1	0.8	8.92	0.28	0.94	0.04
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>	2	1.74	4	3.2	138.13	4.37	13.16	0.59
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>	11	9.57	15	12	226.46	7.16	183.24	8.23
<i>Synodus scituliceps</i>	2	1.74	2	1.6	28.79	0.91	4.36	0.20



Tabla 4. Continuación

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	15	13.04	17	13.6	1169.14	36.95	659.33	29.62
Mugilidae								
<i>Mugil</i> spp.	1	0.87	1	0.8	11.38	0.36	1.01	0.05
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>	1	0.87	1	0.8	1.7	0.05	0.74	0.03
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>	7	6.09	7	5.6	34.17	1.08	40.66	1.83
Triglidae								
<i>Bellator gymnostethus</i>	1	0.87	1	0.8	10.22	0.32	0.98	0.044
Muraenidae	2	1.74	2	1.6	14.75	0.47	3.59	0.16
Pomacentridae								
<i>Chromis</i> spp.	2	1.74	2	1.6	30.85	0.97	4.48	0.201
Subtotal			110	88	2870.97	90.73	1896.50	85.21
MONI	35	30.43	0	0	248.08	7.84	238.615	10.72
TOTAL	115		125	100	3164.2	100	2225.63	100

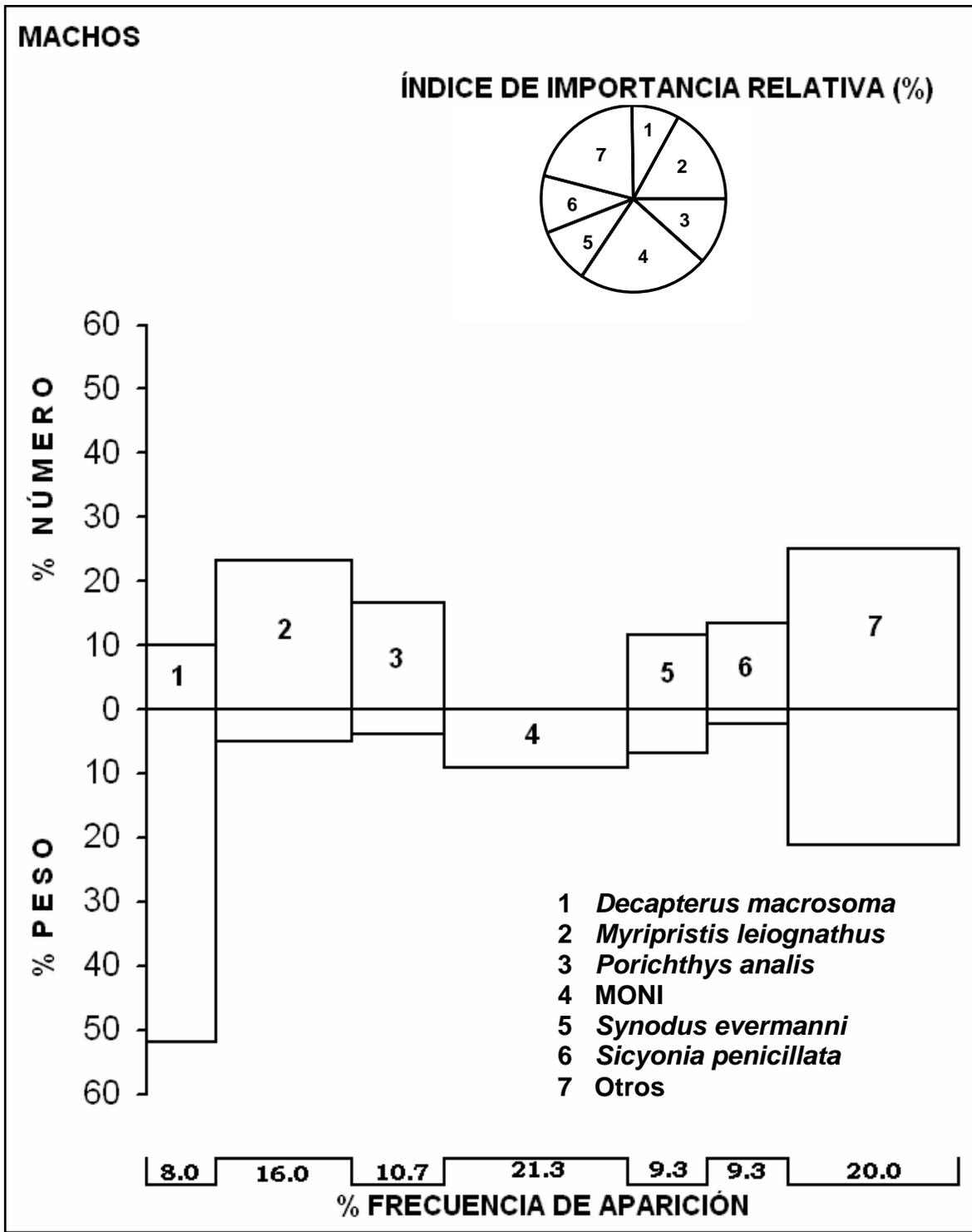


Fig. 8. Espectro trófico de machos del angelito *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).



Tabla 5. Espectro trófico de machos del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003 expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
Enoploteuthidae								
<i>Abraliopsis affinis</i>	2	2.67	2	3.33	0.21	0.01	8.92	0.49
Subtotal			2	3.33	0.21	0.01	8.92	0.49
ARTHROPODA								
Crustacea								
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	7	9.33	8	13.33	37.67	2.26	145.58	8.05
Subtotal			8	13.33	37.67	2.26	145.58	8.05
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	2	2.67	2	3.333	158.22	9.51	34.25	1.89
<i>Sardinops caeruleus</i>	1	1.33	1	1.667	36.01	2.16	5.11	0.28
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>	8	10.67	10	16.67	62.99	3.79	218.17	12.07
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>	12	16.00	14	23.333	81.43	4.90	451.66	24.98
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>	4	5.33	4	6.667	67.58	4.06	57.22	3.16
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	1	1.33	1	1.667	26.06	1.57	4.31	0.24
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>	7	9.33	7	11.67	114.82	6.90	173.31	9.59
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	6	8.00	6	10	862.54	51.85	494.82	27.37
Stromateidae								
<i>Peprilus snyderi</i>	1	1.33	1	1.667	13.61	0.82	3.31	0.18
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>	2	2.67	2	3.333	2.48	0.15	9.29	0.51
Muraenidae	1	1.33	1	1.667	36.53	2.20	5.15	0.28
Pleuronectiformes	1	1.33	1	1.667	12.25	0.74	3.20	0.18
Subtotal			50	83.33	1474.52	88.64	1459.81	81
MONI	16	21.33	0	0	151.04	9.08	193.71	10.71
TOTAL	75		60	100	1663.44	100	1808.02	100



Espectro trófico por tallas

Se definieron 8 intervalos de tallas (41-47, 48-54, 55-61, 62-68, 69-75, 76-82, 83-89, 90-96). El mayor número de estómagos con alimento estuvieron comprendidos entre los 76 y 89 cm. (intervalo VI). Mientras que del intervalo I (41-47cm) solo se colectaron dos estómagos. La mayoría de los componentes alimenticios se encontraron en las tallas intermedias (intervalo IV a intervalo VII), siendo *M. leiognathus*, *S. penicillata*, *S. evermanni*, *D. macrosoma* y *P. analis* las presas que sobresalieron en la mayoría de los intervalos (Tabla 6).

Al agrupar a los organismos en juveniles y adultos tomando en consideración el trabajo de Marqueda-Cava (2003), se obtuvo que de acuerdo al IIR, los juveniles, se alimentaron principalmente de *D. macrosoma* (47.5%), *P. analis* (15.9%), *S. penicillata* (8.0%), *S. evermanni* (8.0%) y *M. leiognathus* (7.2%) (Fig. 9; Tabla 7). En adultos, el alimento principal fue *P. analis* (27.5%), *M. leiognathus* (23.0%), *D. macrosoma* (11.0%), *S. evermanni* (8.5%), *E. teres* (4.2%) y MONI (19.9%) (Fig. 10; Tabla 8).

Espectro trófico por localidad

Para la localidad de El Pardito, se obtuvieron 70 estómagos con alimento (44%) y 89 vacíos (56%) (Fig. 11). El índice de importancia relativa indicó que *M. leiognathus* fue la especie presa principal para esta zona con el 55.2%, seguido por *P. analis* (19.6%), *S. evermanni* (13.2%), *S. penicillata* (4.3%) y *O. iris* (4.1%) (Fig. 12; Tabla 9).

Es importante mencionar que los datos de las localidades que se encuentran dentro de la Bahía de la Paz (El Portugués y El Sauzoso) fueron unidas debido a que la captura se realiza en sitios próximos. En la zona de El Portugués-El Sauzoso, se obtuvo un total de 196 estómagos, de los cuales el 59% se encontraban vacíos (N= 115) y el 41% presentaban alimento (N=81) (Fig. 13), siendo *D. macrosoma* (75.8%) la especie de mayor importancia, seguido de *S. evermanni* (6.4%), *E. teres* (3.6%), *P. analis* (3.4%), *S. penicillata* (3.4%) y MONI (4.5%) (Fig. 14; Tabla 10).



Tabla 6. Espectro trófico por tallas del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003 representado en el valor numérico absoluto de la dieta, donde n es igual al número de estómagos con alimento y N como el total de presas en cada intervalo.

ESPECIES PRESA	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	41-47	48-54	55-61	62-68	69-75	76-82	83-89	90-96
	n=2	n=10	n=10	n=17	n=30	n=63	n=47	n=11
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
Enoploteuthidae								
<i>Abraliopsis affinis</i>					1	1		
Mastigoteuthidae								
<i>Mastigoteuthis dentata</i>					1			
ARTHROPODA								
Crustacea								
Isopoda								
				2				
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	1	1	2	3	4	4	4	
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>					1	3	5	
<i>Sardinops caeruleus</i>							1	
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>				3	5	14	9	4
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>		4	2	2	2	4	20	5
Labridae								
			1					
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>		1	4		1	2		
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>						1		
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>		2	1	4	2	9	4	
<i>Synodus scituliceps</i>							2	



Tabla 6. Continuación.

ESPECIES PRESA	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	41-47	48-54	55-61	62-68	69-75	76-82	83-89	90-96
	n=2	n=10	n=10	n=17	n=30	n=63	n=47	n=11
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	1			2	2	16	2	
Mugilidae								
<i>Mugil</i> spp.				1				
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>					1			
Stromateidae								
<i>Peprilus snyderi</i>					1			
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>		2	2	2			3	
Triglidae								
<i>Bellator gymnostethus</i>						1		
Muraenidae		1				1		1
Pleuronectiformes						1		
Pomacentridae								
<i>Chromis</i> spp.								2
TOTAL	N=2	N=11	N=12	N=19	N=21	N=58	N=50	N=12

Para Ensenada de muertos se obtuvo 39 estómagos con alimento (66%) y 20 estómagos se encontraban vacíos (34%) (Fig. 15). De acuerdo al índice de importancia relativa, *P. analis* es la especie presa de mayor importancia con 53.5%, seguido de *M. leiognathus* (3.5%), *E. teres* (3.5%) y la MONI con 36.6%, (Fig. 16; Tabla 11).

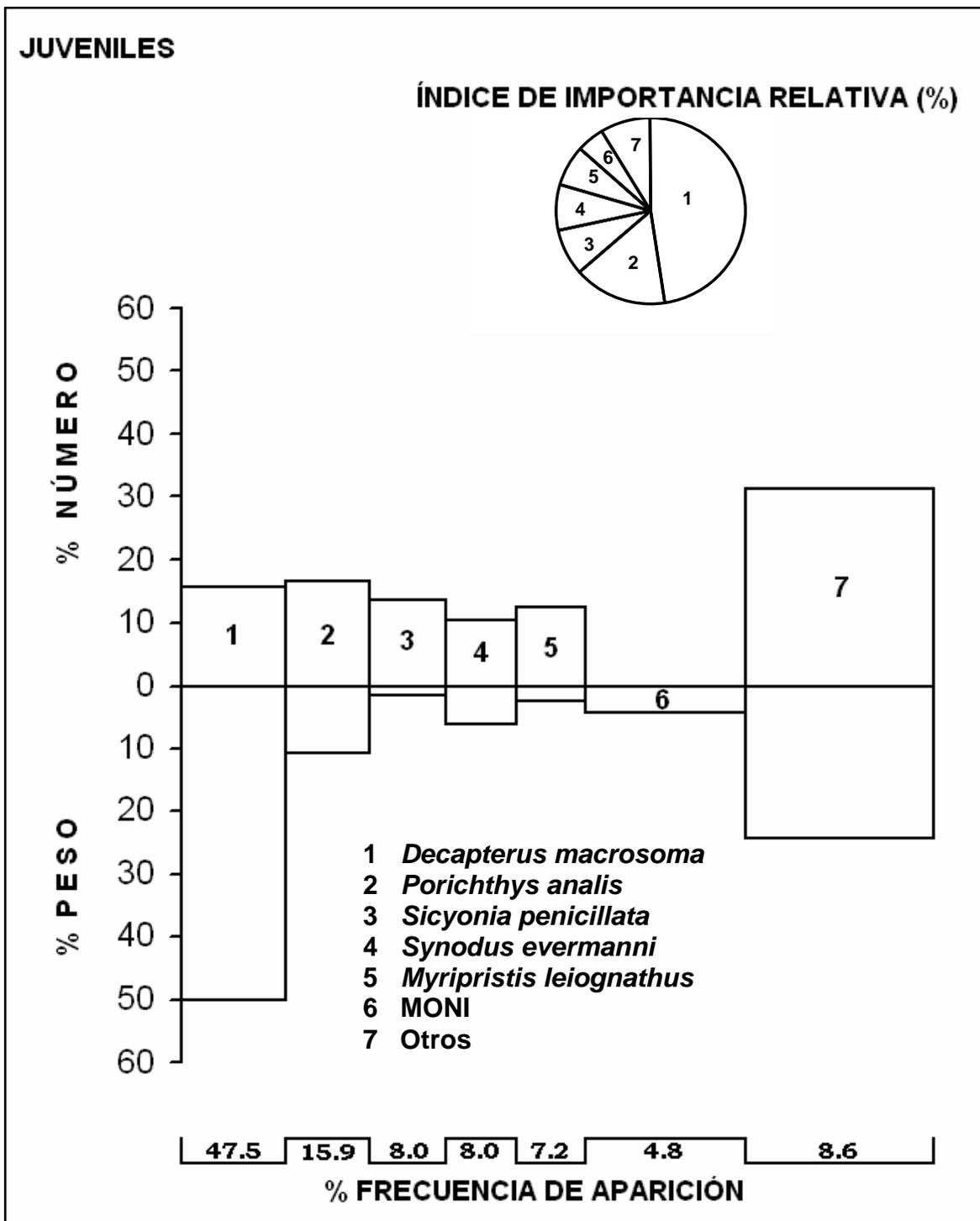


Fig. 9. Espectro trófico de juveniles del angelito *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).



Tabla 7. Espectro trófico de juveniles del angelito *S. californica* en el suroeste del Golfo de California durante septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
Enoploteuthidae								
<i>Abrialiopsis affinis</i>	1	0.96	1	1.04	0.21	0.01	1.01	0.05
Mastigoteuthidae								
<i>Mastigoteuthis dentata</i>	1	0.96	1	1.04	0.02	0.00	1.00	0.05
Subtotal			2	2.08	0.23	0.01	2.01	0.10
ARTHROPODA								
Crustacea								
	1	0.96	1	1.04	3.96	0.13	1.13	0.06
Isopoda								
	1	0.96	2	2.08	0.91	0.03	2.03	0.10
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	11	10.58	13	13.54	49.24	1.65	160.63	8.04
Subtotal			16	16.66	54.11	1.808	163.79	8.2
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	3	2.88	3	3.125	395.23	13.21	47.11	2.36
Batracoididae								
<i>Porichthys analis</i>	12	11.54	16	16.67	323.38	10.81	316.99	15.87
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>	10	9.62	12	12.5	75.76	2.53	144.53	7.24
Labridae								
	1	0.96	1	1.042	8.92	0.30	1.29	0.06
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>	5	4.81	7	7.29	186.57	6.23	65.03	3.26
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	1	0.96	1	1.042	26.06	0.87	1.84	0.09
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>	10	9.62	10	10.42	185.82	6.21	159.87	8.00
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	15	14.42	15	15.63	1500.05	50.13	948.32	47.47
Mugilidae								
<i>Mugil spp.</i>	1	0.96	1	1.042	11.38	0.38	1.37	0.07



Tabla 7. Continuación.

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>	1	0.96	1	1.042	1.7	0.06	1.06	0.05
Stromateidae								
<i>Peprilus snyderi</i>	1	0.96	1	1.042	13.61	0.45	1.44	0.07
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>	6	5.77	6	6.25	7.78	0.26	37.56	1.88
Triglidae								
<i>Bellator gymnostethus</i>	1	0.96	1	1.042	10.22	0.34	1.33	0.07
Muraenidae	2	1.92	2	2.08	50.41	1.68	7.25	0.36
Pleuronectiformes	1	0.96	1	1.042	12.25	0.41	1.40	0.07
Subtotal			78	81.26	2809.14	93.87	1736.39	86.92
MONI	23	22.12	0	0	129.11	4.31	95.41	4.78
TOTAL	104		96	100	2992.59	100	1997.6	100

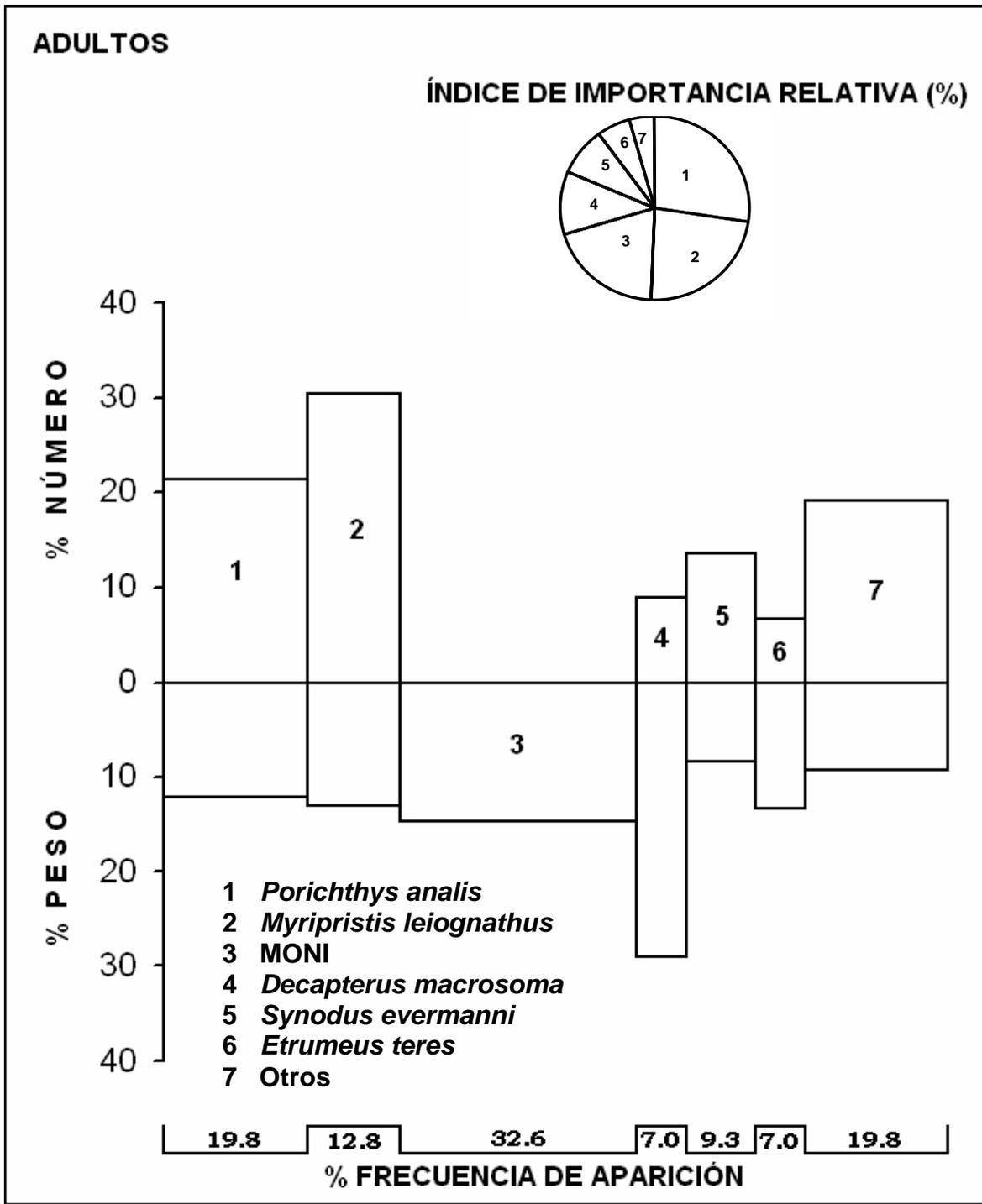


Fig. 10. Espectro trófico de adultos de *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).



Tabla 8. Espectro trófico de adultos de *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante el periodo septiembre 2000-marzo 2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
Enoploteuthidae								
<i>Abraliopsis affinis</i>	1	1.16	1	1.12	0	0	1.31	0.05
Subtotal			1	1.12	0	0	1.31	0.05
ARTHROPODA								
Crustacea								
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	6	6.98	6	6.74	28.69	1.56	57.94	2.41
Subtotal			6	6.74	28.69	1.56	57.94	2.41
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	6	6.98	6	6.742	245.77	13.393	140.47	5.84
<i>Sardinops caeruleus</i>	1	1.16	1	1.124	36.01	1.962	3.59	0.15
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>	17	19.77	19	21.348	221.14	12.051	660.22	27.46
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>	11	12.79	27	30.34	237.82	12.96	553.80	23.03
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>	1	1.16	1	1.124	19.14	1.043	2.52	0.10
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>	8	9.30	12	13.48	155.46	8.472	204.23	8.49
<i>Synodus scituliceps</i>	2	2.33	2	2.247	28.79	1.57	8.87	0.37
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	6	6.98	8	8.99	531.63	28.971	264.83	11.01
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>	3	3.49	3	3.371	28.87	1.573	17.25	0.72
Muraenidae								
	1	1.16	1	1.124	0.87	0.05	1.36	0.06
Pomacentridae								
<i>Chromis spp.</i>	2	2.33	2	2.25	30.85	1.681	9.14	0.38
Subtotal			82	92.14	1536.35	83.726	1866.28	77.61
MONI	28	32.56	0	0	270.01	14.714	479.062	19.92
TOTAL	86		89	100	1835.05	100	2404.59	100

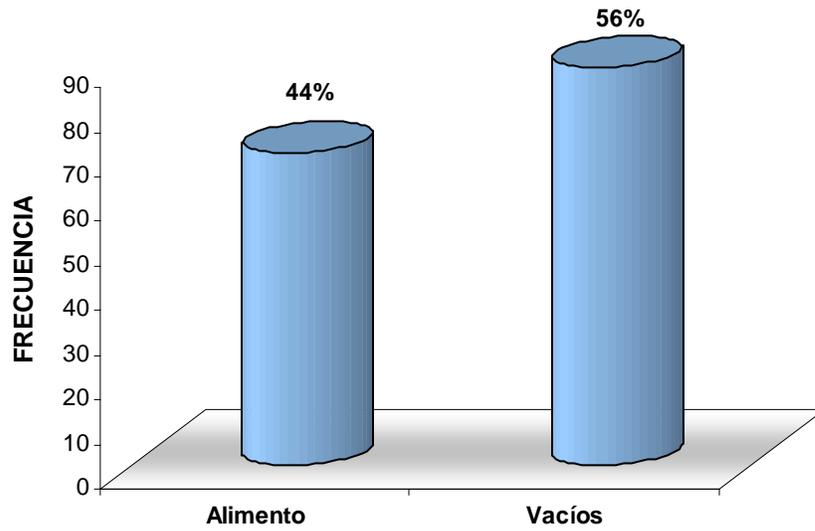


Fig. 11. Número de estómagos con alimento y vacíos del tiburón ángel, *S. californica* en el área de El Pardito (N=159).

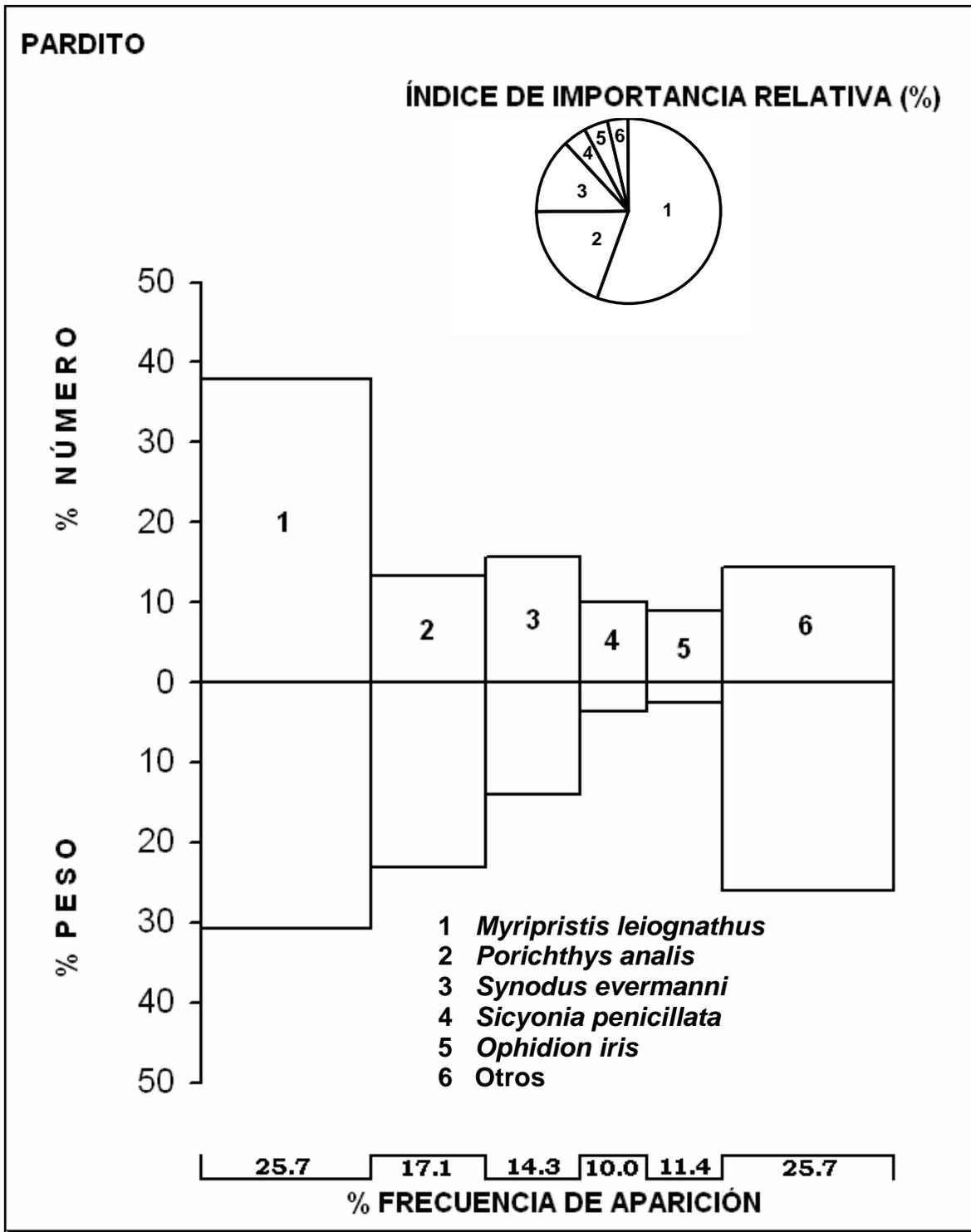


Fig. 12. Espectro trófico de *S. californica*, en el área de El Pardito durante septiembre-2000 a marzo-2002, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR) (N=70).



Tabla 9. Espectro trófico del tiburón ángel *S. californica* en El Pardito durante septiembre-2000 a marzo-2002, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
MOLLUSCA								
Cephalopoda								
Enoploteuthidae								
<i>Abraliopsis affinis</i>	2	2.86	2	2.222	0.21	0.02	6.42	0.20
Mastigoteuthidae								
<i>Mastigoteuthis dentata</i>	1	1.43	1	1.111	0.02	0.00	1.59	0.05
Subtotal			3	3.33	0.23	0.02	8.01	0.25
ARTHROPODA								
Crustacea								
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	7	10.00	9	10.00	32.11	3.57	135.67	4.25
Subtotal			9	10	32.11	3.57	135.67	4.25
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	2	2.86	2	2.22	60.4	6.705	25.51	0.80
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>	12	17.14	12	13.333	208.44	23.155	625.52	19.60
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>	18	25.71	34	37.78	276.14	30.68	1760.23	55.16
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>	2	2.86	4	4.44	138.1	15.34	56.54	1.77
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>	10	14.29	14	15.56	125	13.89	420.593	13.18
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	2	2.86	2	2.222	0.93	0.103	6.64	0.21
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>	8	11.43	8	8.89	23.67	2.63	131.64	4.12
Pomacentridae								
<i>Chromis</i> spp.	2	2.86	2	2.222	30.85	3.427	16.14	0.51
Subtotal			78	86.667	863.5	95.93	3042.81	95.35
MONI	7	10.00	0	0.00	4.33	0.481	4.81	0.15
TOTAL	70		90	100	900.19	100	3191.3	100

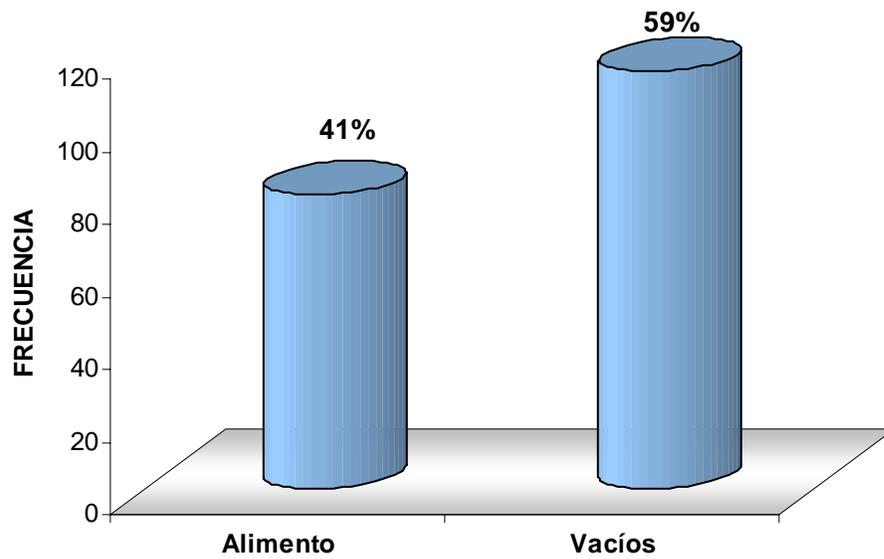


Fig. 13. Número de estómagos con alimento y vacíos del tiburón ángel, *S. californica* en El Portugués-El Sauzoso (N=196).

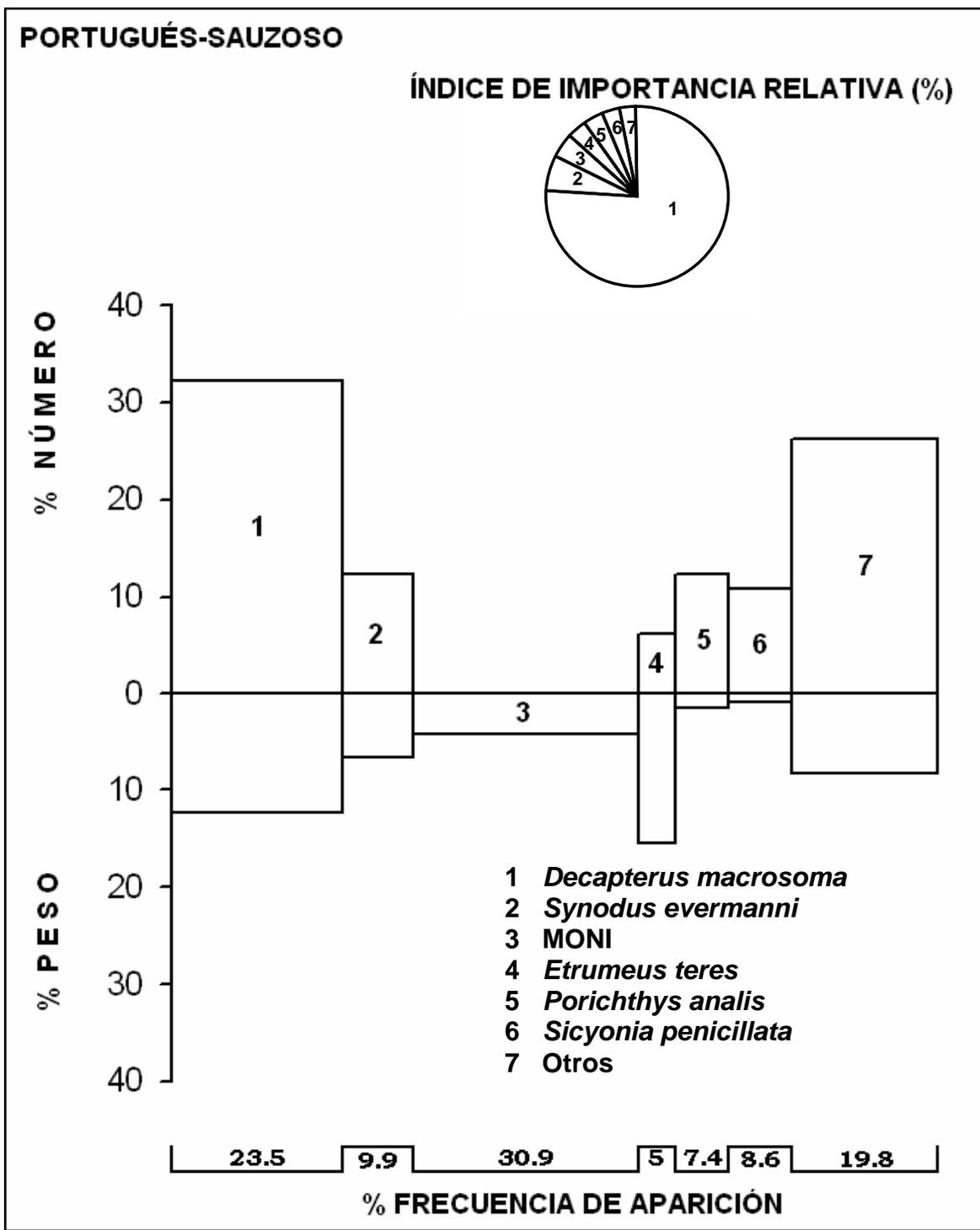


Fig. 14. Espectro trófico de *S. californica*, en el área de El Portugués-El Sauzoso, durante enero 2001 a marzo 2003, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR) (N=81).



Tabla 10. Espectro trófico del tiburón ángel *S. californica* en El Portugués-El Sauzoso, durante enero-2001 a marzo-2003, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
ARTHROPODA								
Cephalopoda								
Crustacea								
Isopoda	1	1.23	2	3.08	0.91	0.03	3.83	0.13
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	7	8.64	7	10.77	26.43	0.82	100.16	3.39
Subtotal			9	13.85	27.34	0.85	103.99	3.520
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	4	4.94	4	6.15	496.12	15.40	106.46	3.61
<i>Sardinops caeruleus</i>	1	1.23	1	1.54	36.01	1.12	3.28	0.11
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>	6	7.41	8	12.3	45.45	1.41	101.62	3.44
Labridae	1	1.23	1	1.54	8.92	0.28	2.24	0.08
Serranidae								
<i>Diplectrum pacificum</i>	4	4.94	4	6.15	67.58	2.10	40.75	1.38
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>								
	1	1.23	1	1.54	26.06	0.81	2.90	0.10
Synodontidae								
<i>Synodus evermanni</i>	8	9.88	8	12.31	216.28	6.72	187.88	6.37
<i>Synodus scituliceps</i>	2	2.47	2	3.08	28.79	0.89	9.80	0.33
Carangidae								
<i>Decapterus macrosoma</i>	19	23.46	21	32.3	2030.8	63.05	2236.9	75.82
Mugilidae								
<i>Mugil</i> spp.	1	1.23	1	1.54	11.38	0.35	2.34	0.08
Stromateidae								
<i>Peprilus snyderi</i>	1	1.23	1	1.54	13.61	0.42	2.42	0.08
Triglidae								
<i>Bellator gymnostethus</i>	1	1.23	1	1.54	10.22	0.32	2.29	0.08
Muraenidae								
	2	2.47	2	3.08	50.41	1.57	11.46	0.39
Pleuronectiformes								
	1	1.23	1	1.54	12.25	0.38	2.37	0.08
Subtotal			56	86.15	3053.88	94.82	2712.71	91.95
MONI	25	30.86	0	0.00	139.48	4.33	133.66	4.53
TOTAL	81		65	100	3220.7	100	2950.36	100

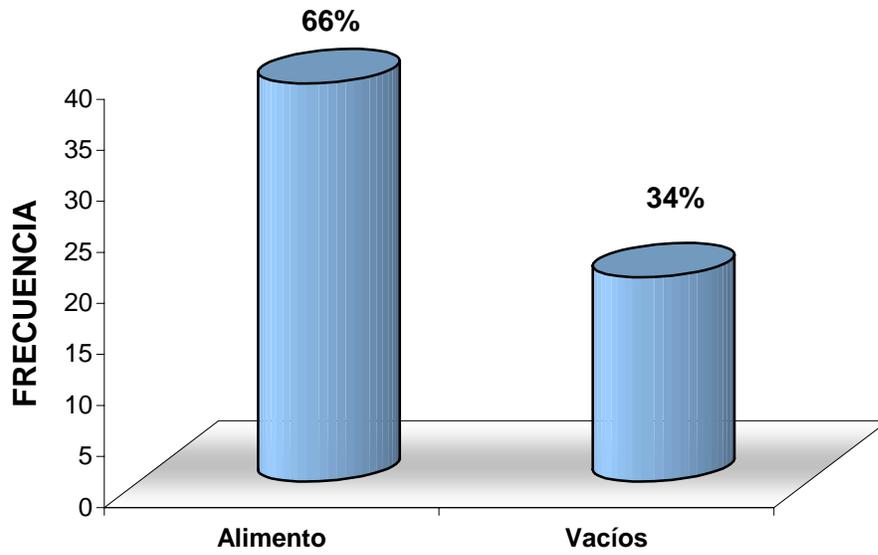


Fig. 15. Número de estómagos con alimento y vacíos del tiburón ángel Ensenada de muertos (N=59).

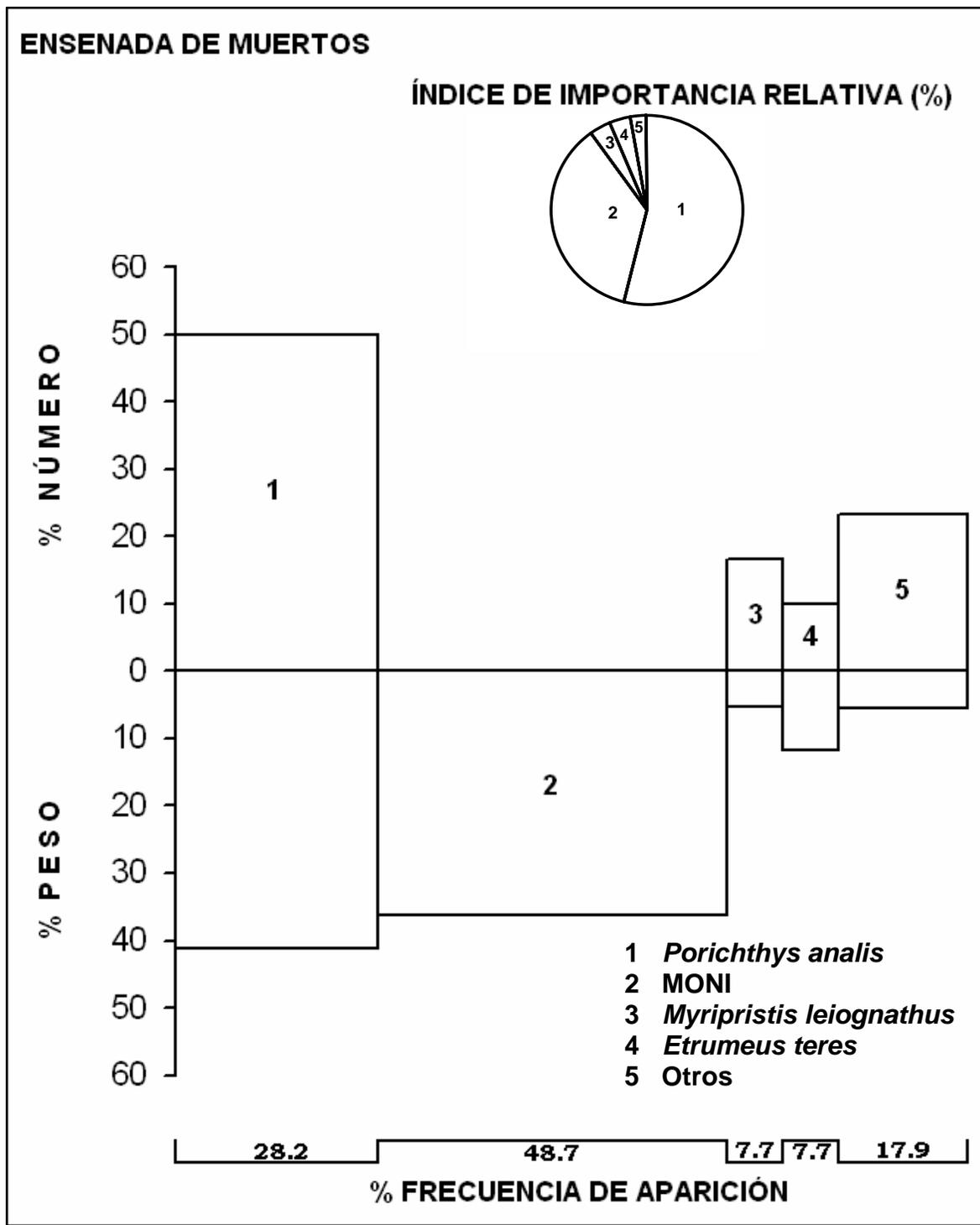


Fig. 16. Espectro trófico de *S. californica*, en Ensenada de Muertos, durante abril y mayo del 2002, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR) (N=39).



Tabla 11. Espectro trófico del tiburón ángel *S. californica* en Ensenada de Muertos, expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

ESPECIES PRESA	FA	%FA	N	%N	P	%P	IIR	%IIR
ARTHROPODA								
Crustacea	1	2.56	1	3.33	3.96	0.56	9.98	0.21
Isopoda								
Sicyoniidae								
<i>Sicyonia penicillata</i>	3	7.69	3	10	19.39	2.74	98.00	2.04
Subtotal			4	13.33	23.35	3.30	107.98	2.25
OSTEICHTHYES								
Clupeidae								
<i>Etrumeus teres</i>	3	7.69	3	10	84.52	11.941	168.78	3.51
Batrachoididae								
<i>Porichthys analis</i>	11	28.21	15	50	291.63	41.202	2572.4	53.52
Holocentridae								
<i>Myripristis leiognathus</i>	3	7.69	5	16.667	37.44	5.290	168.89	3.51
Scombridae								
<i>Scomber japonicus</i>	1	2.56	1	3.3333	1.7	0.24	9.16	0.19
Ophichthidae								
<i>Ophidion iris</i>	1	2.56	1	3.3333	12.98	1.834	13.25	0.28
Muraenidae	1	2.56	1	3.3333	0.87	0.123	8.86	0.18
Subtotal			26	86.67	429.14	60.63	2941.34	61.19
MONI	19	48.72	0	0	255.31	36.07	1757.3	36.56
TOTAL	39		30	100	707.8	100	4806.6	100



Variación temporal del alimento

La captura se realizó durante todo el año, exceptuando julio y agosto. Para analizar las variaciones temporales del espectro trófico del angelito, los meses se agruparon en temporada cálida y fría, de acuerdo a Roden y Emilsson (1979) considerando como época cálida los meses de abril, junio, septiembre y octubre, mientras que enero, febrero, marzo, noviembre y diciembre se agruparon en la época fría.

Para la temporada cálida, el índice de importancia relativa indicó que *P. analis* (52.5%) fue la especie de mayor importancia, seguido de *M. leiognathus* (10.3%), *S. penicillata* (5.6%), *E. teres* (3.7%) y MONI (22.5%) (Fig.17). En la época fría, las presas principales fueron *D. macrosoma* (57.5%), *M. leiognathus* (12.0%), *S. evermanni* (10.8%), *P. analis* (5.2%), *S. penicillata* (3.2%) y MONI (3.8%) (Fig.18).

Análisis trófico Inter-anual

En el análisis Inter-anual se utilizaron los valores del IIR donde algunas especies presas se observaron en todos los años; sin embargo variaron en cuanto a la importancia en el espectro trófico respectivo (Fig. 19).

En el año 2000 se registraron 12 estómagos con alimento. Para este año, las presas de mayor importancia fueron *M. leiognathus* (IIR= 69%), *S. evermanni* (IIR= 25%) y *S. penicillata* (IIR= 5.4%). En el año 2001, 91 estómagos presentaron alimento, de los cuales al aplicar el índice de importancia relativa indicó que las especies de mayor importancia en el espectro trófico fueron *S. evermanni* (27.5%), *P. analis* (25.8%), *M. leiognathus* (25.6%), *O. iris* (4.5%) y *S. penicillata* (4.4%).

En el 2002, se analizaron 61 estómagos con alimento. Las especies más importantes fueron: *P. analis* (41.8%), *D. pacificum* (4.2%), *S. penicillata* (3.4%) seguido de la MONI con 41.2%. En el año 2003 solo se colectaron 26 con alimento que indicaron un alto porcentaje para *D. macrosoma* (89.6%) y en menor importancia, *E. teres* (5.0%), *P. analis* (1.9%) y *S. penicillata* (1.9%).

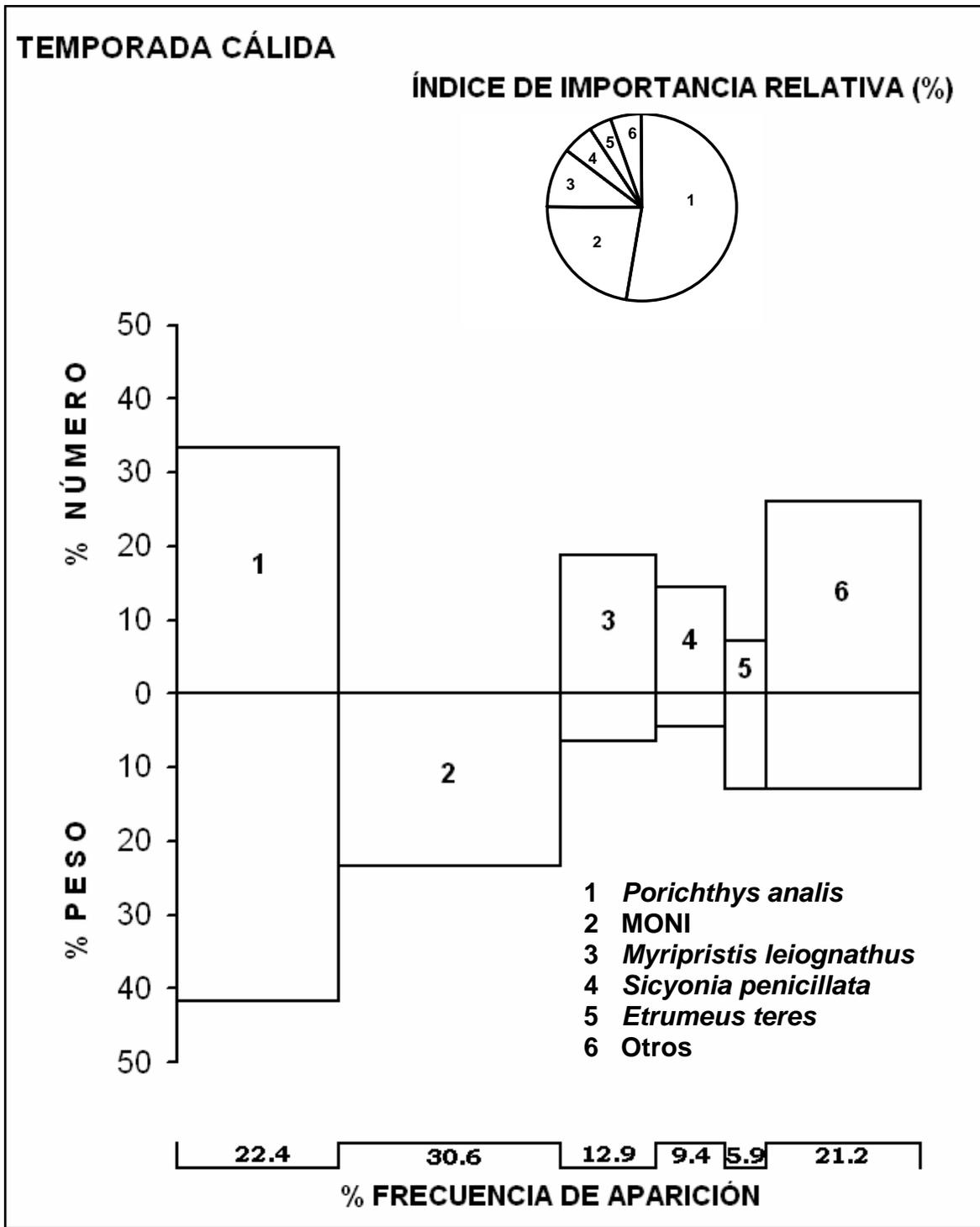


Fig. 17. Espectro trófico de *S. californica*, durante la temporada cálida en el suroeste del Golfo de California, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

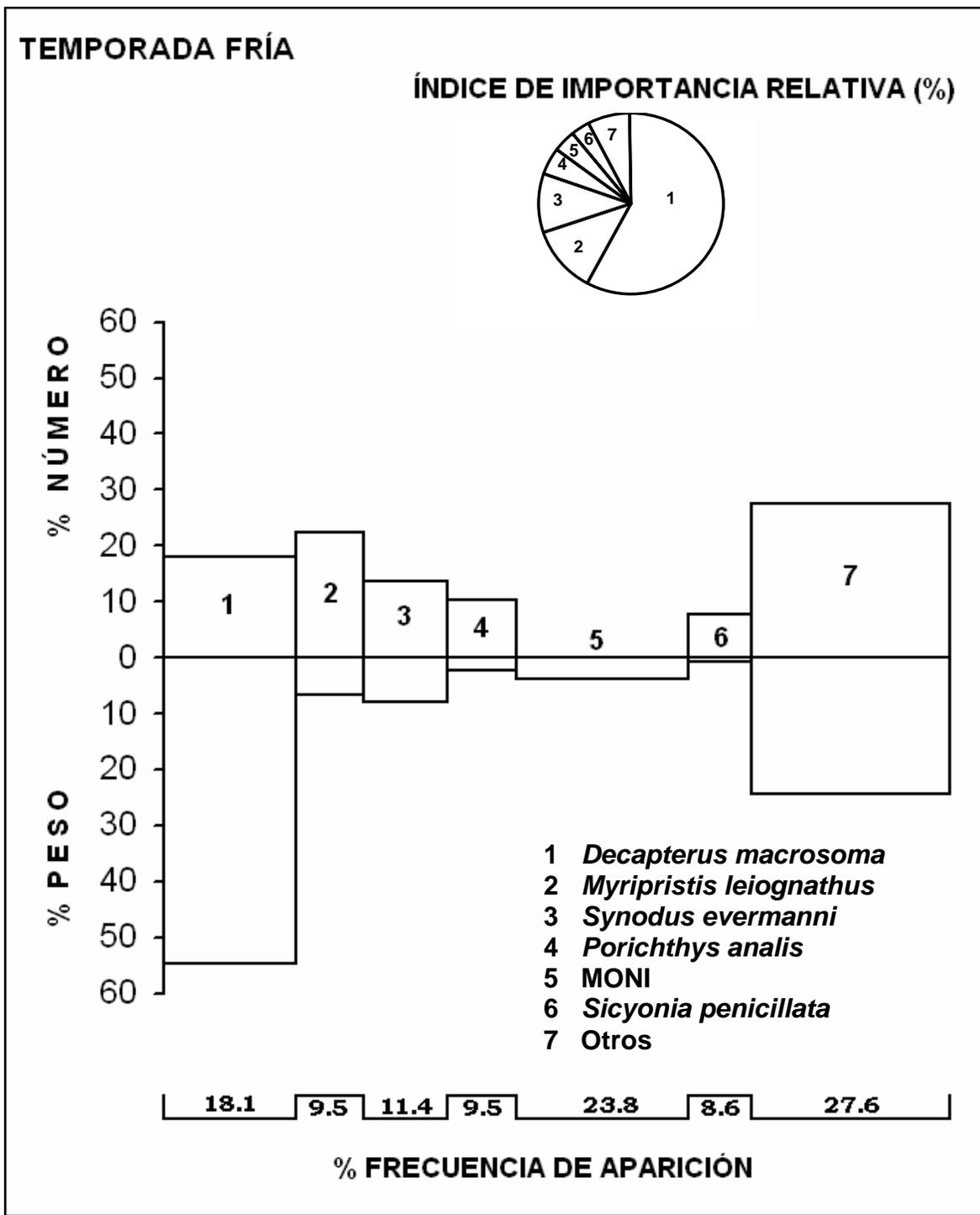


Fig. 18. Espectro trófico de *S. californica*, durante la temporada fría en el suroeste del Golfo de California, expresado en porcentajes de los métodos de frecuencia de aparición (FA), numérico (N), gravimétrico (P) e índice de importancia relativa (IIR).

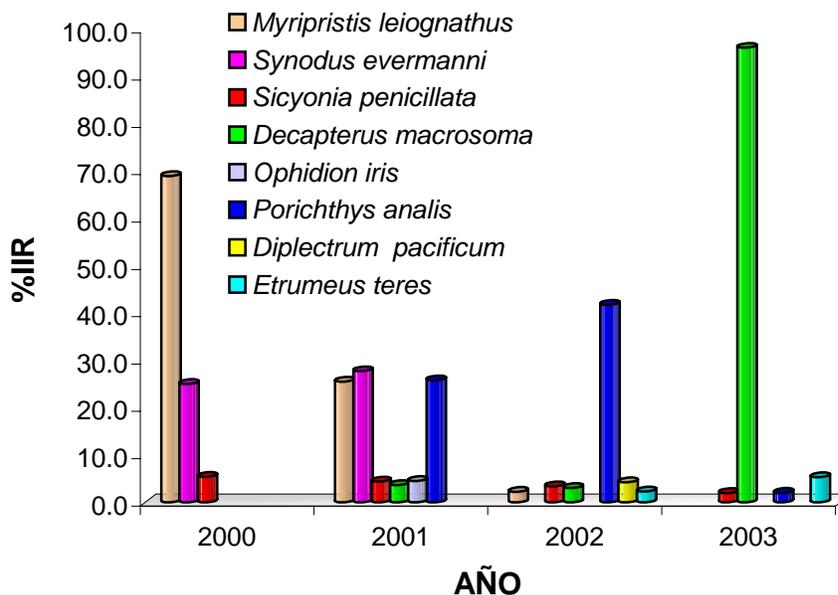


Fig. 19. Especies presa principales del tiburón ángel *S. californica* durante los años de muestreo en el Suroeste del Golfo de California, expresado en valores porcentuales del índice de importancia relativa (IIR).

Análisis de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

Las muestras isotópicas obtenidas solo proporcionan información sobre los meses de la época fría (enero, febrero, marzo, noviembre y diciembre) en que el tiburón está presente en aguas someras, ya que no se obtuvieron muestras musculares de los meses de octubre y noviembre, los cuales proporcionarían la información a largo plazo (3 meses) (Tieszen *et al.*, 1983) sobre el origen de las presas consumidas por el angelito durante los meses en que realiza su migración a aguas profundas en el Golfo de California.

El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno fue aplicado a los tiburones ángel cuyas longitudes totales fueron de 47 a 92 cm (Tabla 12). Los valores obtenidos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) comprendieron de -15.06‰ a -16.55‰ ($\mu = -15.94\text{‰} \pm 0.34$); mientras que el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) estuvo entre 18.30‰ a 19.52‰ ($\mu = 18.90\text{‰} \pm 0.27$) (Fig. 20).



Tabla 12. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos a partir del músculo del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California.

LT (cm)	Edo. de Madurez	Sexo	Localidad	FECHA	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
52	Juvenil	Macho	El Pardito	22-Ene-02	-16.12	19.14
53	Juvenil	Hembra	El Pardito	21-Jun-01	-15.83	18.60
59	Juvenil	Hembra	El Pardito	22-Ene-02	-16.23	18.69
62	Juvenil	Hembra	El Pardito	13-Feb-01	-16.02	19.16
64.4	Juvenil	Macho	El Pardito	14-Feb-01	-16.10	18.67
67	Juvenil	Hembra	El Pardito	21-Jun-01	-15.30	19.26
69	Juvenil	Macho	El Pardito	22-Ene-02	-16.10	19.52
74	Juvenil	Macho	El Pardito	13-Feb-01	-16.21	18.75
78	Juvenil	Macho	El Pardito	22-Ene-02	-16.16	18.82
79	Juvenil	Hembra	El Pardito	14-Feb-01	-15.99	18.67
79	Juvenil	Hembra	El Pardito	21-Jun-01	-15.83	18.67
82	Adulto	Hembra	El Pardito	13-Feb-01	-16.12	19.25
82	Adulto	Macho	El Pardito	13-Feb-01	-16.01	19.15
83	Adulto	Hembra	El Pardito	13-Feb-01	-16.31	18.54
92	Adulto	Macho	El Pardito	13-Feb-01	-15.68	18.68
47	Juvenil	Hembra	El Portugués	20-Mar-03	-15.91	19.21
51	Juvenil	Hembra	El Portugués	20-Mar-03	-15.94	18.97
65	Juvenil	Hembra	El Portugués	30-Mar-02	-15.42	19.32
66	Juvenil	Hembra	El Portugués	20-Mar-03	-15.06	18.70
70	Juvenil	Hembra	El Portugués	20-Mar-03	-15.61	18.89
72	Juvenil	Hembra	El Portugués	20-Mar-03	-15.70	19.01
74	Juvenil	Macho	El Portugués	30-Mar-02	-15.77	18.89
78.5	Juvenil	Macho	El Portugués	31-Mar-02	-15.92	19.01
82	Adulto	Hembra	El Portugués	31-Mar-02	-16.14	18.98
82.5	Adulto	Macho	El Portugués	20-Mar-03	-15.42	18.49
84	Adulto	Hembra	El Portugués	20-Mar-03	-15.53	18.53
88	Adulto	Macho	El Portugués	20-Mar-03	-15.82	18.73
90	Adulto	Hembra	El Portugués	20-Mar-03	-15.54	18.98
92	Adulto	Hembra	El Portugués	31-Mar-02	-15.82	18.95
61	Juvenil	Macho	Ens. Muertos	10- Abr-02	-16.48	18.61
64	Juvenil	Hembra	Ens. Muertos	10- Abr-02	-16.02	19.01
70	Juvenil	Hembra	Ens. Muertos	10- Abr-02	-16.55	18.30
80.5	Adulto	Hembra	Ens. Muertos	10- Abr-02	-15.96	19.10
81	Adulto	Hembra	Ens. Muertos	5-Abr-02	-15.90	18.87
82	Adulto	Hembra	Ens. Muertos	10- Abr-02	-16.30	18.91
86	Adulto	Macho	Ens. Muertos	10- Abr-02	-16.46	18.98
87	Adulto	Macho	Ens. Muertos	5-Abr-02	-16.55	19.24
88.5	Adulto	Hembra	Ens. Muertos	10- Abr-02	-15.79	18.90
PROMEDIO					-15.94	18.90

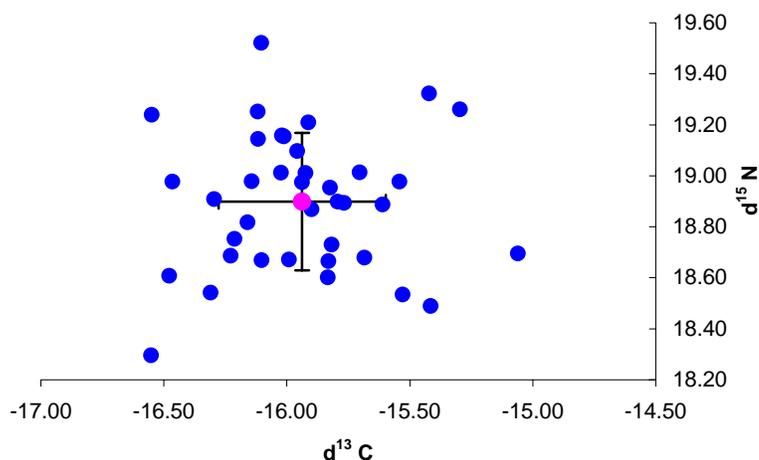


Fig. 20. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante el periodo febrero-2001 a Marzo 2003, representando la media y desviación estándar de los isótopos estables.

En el análisis isotópico por sexos, las proporciones isotópicas no mostraron un patrón diferencial en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, excepto en algunos machos que tuvieron valores de carbono más negativos ($\mu = -16.06\text{‰} \pm 0.32$) y algunas hembras con valores más positivos ($\mu = -18.87\text{‰} \pm 0.34$) (Fig. 21).

Para hembras juveniles ($\delta^{13}\text{C} = -15.82\text{‰} \pm 0.38$ y $\delta^{15}\text{N} = 18.89\text{‰} \pm 0.30$) y adultos ($\delta^{13}\text{C} = -15.94\text{‰} \pm 0.28$ y $\delta^{15}\text{N} = 18.9\text{‰} \pm 0.22$) se mostró una ligera diferencia al encontrar que los valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ y menores de $\delta^{13}\text{C}$ correspondían a juveniles, sin embargo en general hubo tanto adultos como juveniles posicionados en el mismo nivel de nitrógeno y con valores semejantes de carbono (Fig. 22). En machos juveniles ($\delta^{13}\text{C} = -16.13\text{‰} \pm 0.23$ y $\delta^{15}\text{N} = 18.93\text{‰} \pm 0.35$) y adultos ($\delta^{13}\text{C} = -16.0\text{‰} \pm 0.38$ y $\delta^{15}\text{N} = 18.89\text{‰} \pm 0.25$), el análisis no mostró diferencias en las raciones isotópicas, aunque el valor más alto de $\delta^{15}\text{N}$ correspondió a un juvenil. Además se observa que algunos machos adultos están en valores de carbono más negativos con respecto al resto de los adultos (Fig. 23).

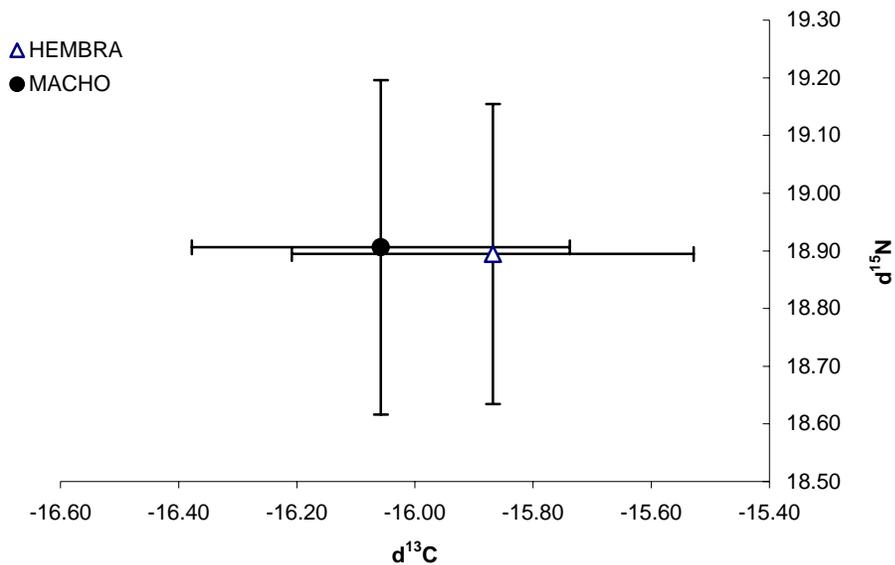


Fig. 21. Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las hembras y machos del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California.

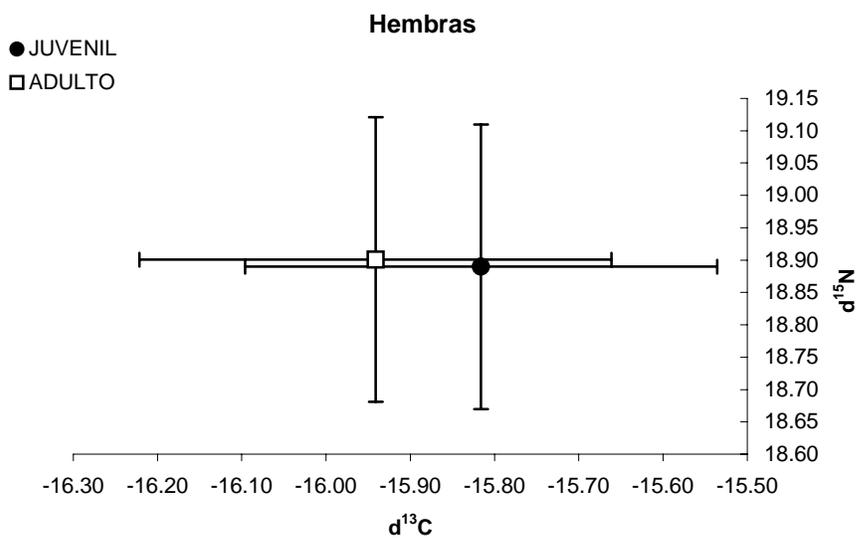


Fig. 22. Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las hembras juveniles y adultas del tiburón ángel *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California.

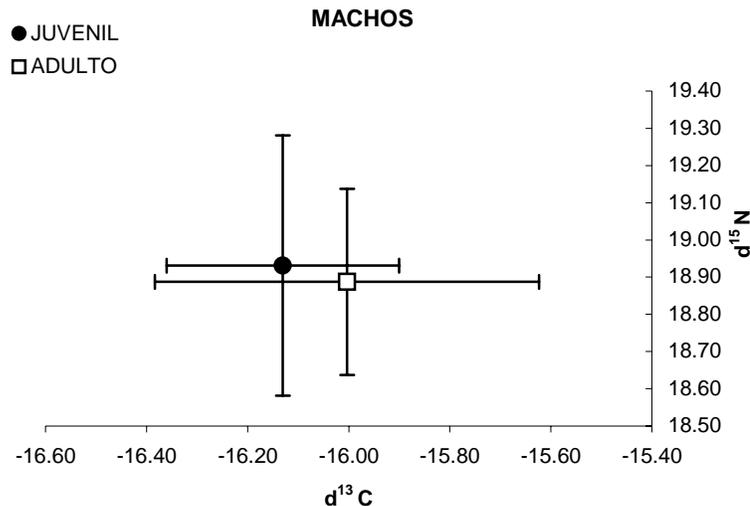


Fig. 23. Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los machos juveniles y adultos de *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California.

Los valores isotópicos de carbono de los juveniles y adultos, fueron muy similares con medias de $-15.91\text{‰} \pm 0.39$ y $-15.96\text{‰} \pm 0.30$ respectivamente. Asimismo, para las raciones de nitrógeno, los juveniles presentaron una media de $18.93\text{‰} \pm 0.31$ y los adultos con $18.87\text{‰} \pm 0.23$ (Fig. 24).

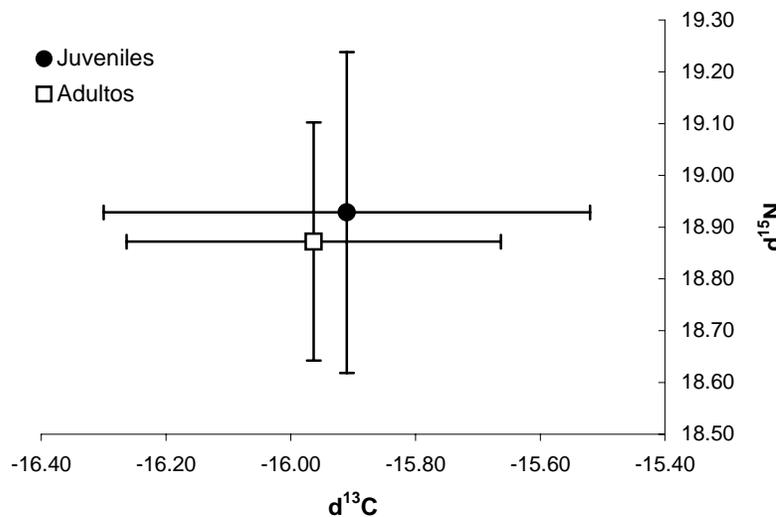


Fig. 24. Media y desviación estándar de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes de juveniles y adultos de *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California.



Por zonas, el área de Ensenada de Muertos presentó valores de carbono menores (más negativos) (-16.50‰), sin embargo el promedio fue de $-16.22‰ \pm 0.30$, mientras que en El Pardito fueron 1‰ más positivos con un promedio de $-16.00‰ \pm 0.26$. En el Portugués se registraron proporciones isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ menos negativos ($-15.69‰ \pm 0.28$) (Fig. 25). No existiendo diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ por zona. Asimismo, al comparar el análisis isotópico interanual (2001, 2002 y 2003), no se encontró grandes diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 26), excepto en 2002 donde los valores de carbono fueron más negativos y con valores de nitrógeno más altos.

Al comparar los valores isotópicos de carbono y nitrógeno de los estómagos que se encontraban vacíos presentaron el mismo patrón de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que los que presentaron alimento (Fig. 27).

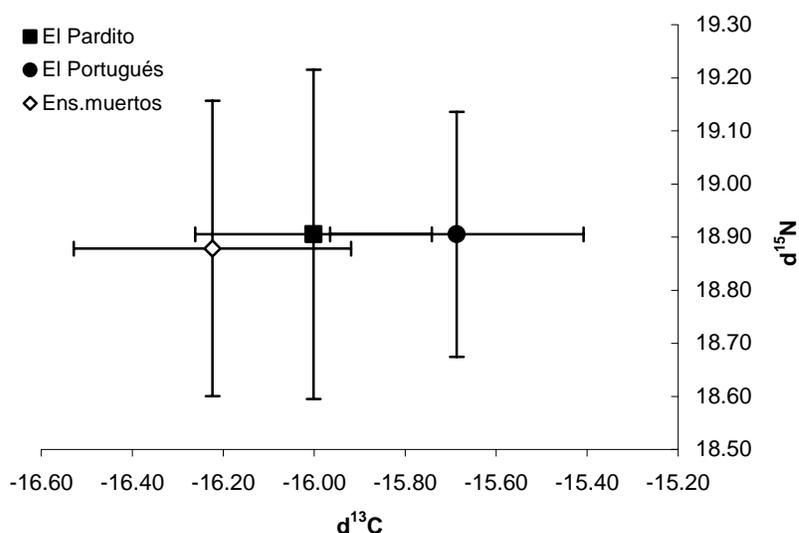


Fig. 25. Media y desviación estándar de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tiburón ángel, *Squatina californica*, provenientes de las localidades en el suroeste del Golfo de California.

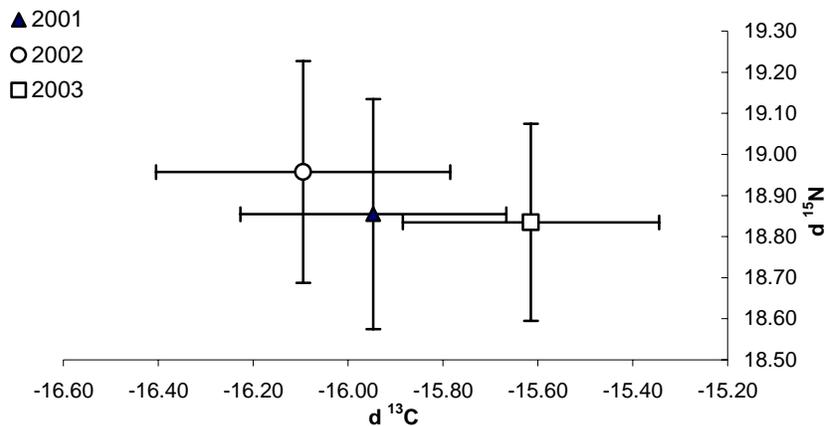


Fig. 26. Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal de *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California durante los años de muestreo.

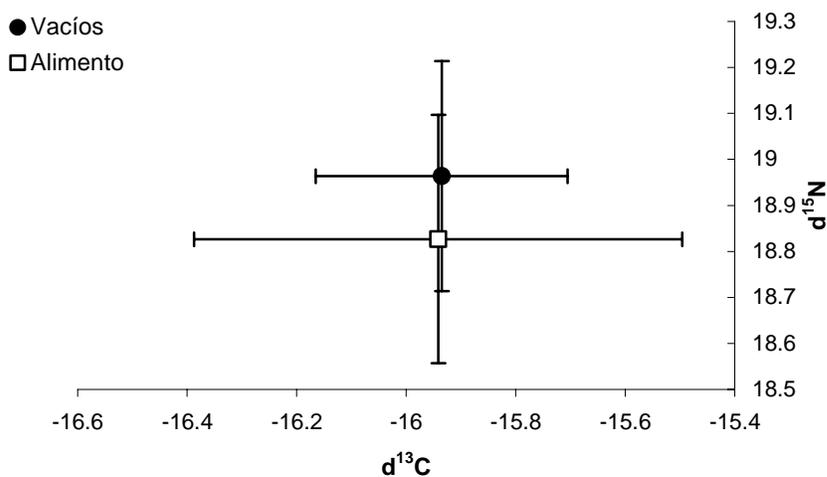


Fig. 27. Medias y desviaciones estándar de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal de *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California comparando estómagos con alimento y vacíos.



El análisis de componentes principales de los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 28; Tabla 13) mostraron un gradiente latitudinal de Norte a Sur, donde se mostró una diferencia por zona, siendo los valores isotópicos de Ensenada de Muertos los que presentaron la mayor separación de El Pardito y El Portugués. Otra variable que influyó, es el sexo, ya que junto con Ensenada de Muertos aparecen 3 datos de El Pardito, siendo que estos valores son jalados por las hembras. Por lo que razones isotópica reflejan las diferencias del alimento asimilado en las áreas de estudios, además del alimento tanto de las hembras como por los machos.

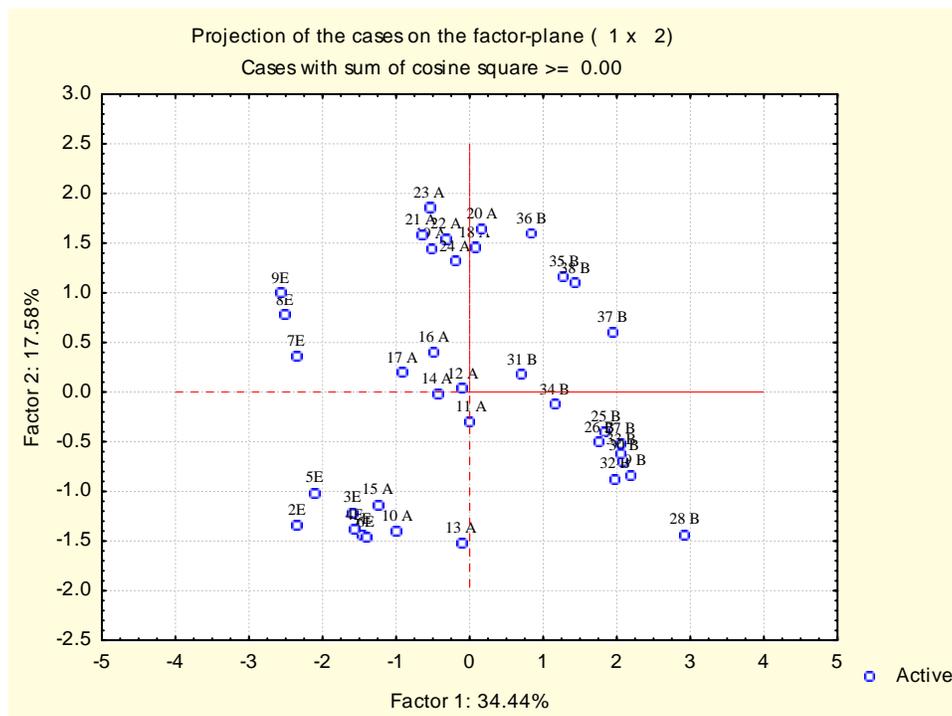


Fig. 28. Análisis de componentes principales de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ provenientes del músculo dorsal del tiburón ángel, *Squatina californica* en el suroeste del Golfo de California, donde A= El Pardito, B= El Portugués y E= Ensenada de muertos.



Tabla 13. Relación de los casos del análisis de componentes principales aplicado a los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Caso	Edo. madurez	Sexo	Localidad	Año	Temporada	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
1E	Juvenil	Hembra	E. Muertos	2002	Cálida	-16.02	19.01
2E	Juvenil	Hembra	E. Muertos	2002	Cálida	-16.55	18.30
3E	Adulto	Hembra	E. Muertos	2002	Cálida	-15.96	19.10
4E	Adulto	Hembra	E. Muertos	2002	Cálida	-15.90	18.87
5E	Adulto	Hembra	E. Muertos	2002	Cálida	-16.30	18.91
6E	Adulto	Hembra	E. Muertos	2002	Cálida	-15.79	18.90
7E	Juvenil	Macho	E. Muertos	2002	Cálida	-16.48	18.61
8E	Adulto	Macho	E. Muertos	2002	Cálida	-16.46	18.98
9E	Adulto	Macho	E. Muertos	2002	Cálida	-16.55	19.24
10 A	Juvenil	Hembra	Pardito	2001	Cálida	-15.83	18.60
11 A	Juvenil	Hembra	Pardito	2002	Fría	-16.23	18.69
12 A	Juvenil	Hembra	Pardito	2001	Fría	-16.02	19.16
13 A	Juvenil	Hembra	Pardito	2001	Cálida	-15.30	19.26
14 A	Adulto	Hembra	Pardito	2001	Fría	-15.99	18.67
15 A	Adulto	Hembra	Pardito	2001	Cálida	-15.83	18.67
16 A	Adulto	Hembra	Pardito	2001	Fría	-16.12	19.25
17 A	Adulto	Hembra	Pardito	2001	Fría	-16.31	18.54
18 A	Juvenil	Macho	Pardito	2002	Fría	-16.12	19.14
19 A	Juvenil	Macho	Pardito	2001	Fría	-16.10	18.67
20 A	Juvenil	Macho	Pardito	2002	Fría	-16.10	19.52
21 A	Juvenil	Macho	Pardito	2001	Fría	-16.21	18.75
22 A	Adulto	Macho	Pardito	2002	Fría	-16.16	18.82
23 A	Adulto	Macho	Pardito	2001	Fría	-16.01	19.15
24 A	Adulto	Macho	Pardito	2001	Fría	-15.68	18.68
25 B	Juvenil	Hembra	Portugués	2003	Fría	-15.91	19.21
26 B	Juvenil	Hembra	Portugués	2003	Fría	-15.94	18.97
27 B	Juvenil	Hembra	Portugués	2002	Fría	-15.42	19.32
28 B	Juvenil	Hembra	Portugués	2003	Fría	-15.06	18.70
29 B	Juvenil	Hembra	Portugués	2003	Fría	-15.61	18.89
30 B	Juvenil	Hembra	Portugués	2003	Fría	-15.70	19.01
31 B	Adulto	Hembra	Portugués	2002	Fría	-16.14	18.98
32 B	Adulto	Hembra	Portugués	2003	Fría	-15.53	18.53
33 B	Adulto	Hembra	Portugués	2003	Fría	-15.54	18.98
34 B	Adulto	Hembra	Portugués	2002	Fría	-15.82	18.95
35 B	Juvenil	Macho	Portugués	2002	Fría	-15.77	18.89
36 B	Adulto	Macho	Portugués	2002	Fría	-15.92	19.01
37 B	Adulto	Macho	Portugués	2003	Fría	-15.42	18.49
38 B	Adulto	Macho	Portugués	2003	Fría	-15.82	18.73



Análisis ecológicos

Amplitud trófica

Al aplicar el índice de Levin se observó que la amplitud del nicho trófico es relativamente bajo ($B_i=0.31$), por lo cual se le considera como un depredador con marcadas preferencias hacia algunos tipos alimentarios (Tabla 14).

Las hembras y machos presentan una amplitud trófica baja con $B_i= 0.4$ y $B_i= 0.5$ respectivamente (Tabla 14), mientras que para los juveniles y adultos, los valores indicaron que ambos mantienen la misma preferencia alimentaria que el comportamiento general del tiburón angelito con valores de $B_i= 0.43$ y $B_i= 0.39$.

Aplicando el Índice de Levin por zona, los valores fueron menores a 0.6. Para El Pardito se obtuvo un valor de $B_i= 0.33$, en El Portugués-El Sauzoso fue similar con $B_i= 0.35$; mientras que para Ensenada de Muertos el valor fue de $B_i= 0.38$ (Tabla 14).

Temporalmente, tanto la época cálida como la fría presentaron valores de Levin de 0.36 y 0.39 respectivamente, indicando que es un depredador con una marcada preferencia por determinados tipo-presa (Tabla 14).

Sobreposición trófica

De acuerdo al índice de Morisita-Horn, en El Portugués existió una sobreposición alta entre las dietas por sexo ($C\lambda=0.77$) y entre juveniles y adultos ($C\lambda=0.93$). Este mismo patrón se presentó en El Pardito ya que el valor lambda entre hembras y machos fue de 0.89, mientras que por tallas (juveniles-adultos) el índice indicó un valor de 0.75. Para las hembras y machos de Ensenada de Muertos, ya que la sobreposición fue de 0.61, asimismo para los juveniles ya adultos, el valor de Morisita fue de 0.63 (Tabla 13).



Tabla 14. Valores del Índice de Levin y Morisita-Horn, indicando la amplitud del espectro trófico y la sobreposición de la dieta.

	LEVIN	MORISITA
Espectro General	0.31	
Hembras	0.40	
Machos	0.50	
Juveniles	0.43	
Adultos	0.39	
Cálida	0.36	
Fría	0.39	
Localidad		
Ens. De Muertos	0.33	
<i>Hembras vs Machos</i>		0.61
<i>Juveniles vs Adultos</i>		0.63
El Portugués	0.35	
<i>Hembras vs Machos</i>		0.77
<i>Juveniles vs Adultos</i>		0.93
El Pardito	0.38	
<i>Hembras vs Machos</i>		0.89
<i>Juveniles vs Adultos</i>		0.75



DISCUSIÓN

Estado de Digestión y Grado de Repleción

El alto porcentaje de estómagos vacíos encontrados durante el periodo de muestreo se puede deber al método de captura que realizan los pescadores ribereños, ya que colocan las redes (agalleras) en la mañana o la tarde y son revisadas al día siguiente por la mañana, e incluso dos días después. Por lo que al momento que los tiburones son capturados en las redes, el alimento que hayan ingerido continúa con el proceso de digestión. Por ello el alto porcentaje de estómagos sin alimento aparente, además del elevado porcentaje de la materia orgánica no identificada (MONI). Sin embargo, Stevens y McLoughlin (1991) y Simpfendorfer (1998), sugieren utilizar redes agalleras, ya que dicho método de captura contribuye a reducir el número de estómagos vacíos, a diferencia de otros métodos más selectivos como los palangres.

Fouts y Nelson (1999) han observado que tiburón ángel depreda a sus presas durante la noche, lo que explicaría el estado avanzado de digestión de las presas y la ausencia de contenido estomacal en varios estómagos al transcurrir el tiempo necesario para la digestión de las presas.

Al respecto, se ha registrado que algunos tiburones presentan una tasa de digestión rápida comparada con las tasas de digestión en otros tiburones. En el caso del tiburón martillo o cornuda barrosa *Sphyrna lewini*, se registró un tiempo de 5.4-22.1 horas para evacuar cerca del 80% del alimento consumido (Bush y Holland, 2002). En este sentido y considerando que el tiburón angelito se alimenta preferentemente de noche, se puede sugerir que *S. californica* presenta un tiempo de digestión de pocas horas y por tanto su tasa de digestión se consideraría alta.

Sin embargo, no hay estudios de tasas de digestión del angelito y de tiburones en general, lo que hace difícil determinar el tiempo que tardan las presas en ser digeridas y la incidencia alimenticia de este tiburón. De acuerdo a



Holden (1966); Jones y Geen (1977); Medved *et al.* (1988); Cortés y Gruber (1990), hay algunas especies de tiburones (*Negaprion brevirostris*, *Squalus acanthias*, *Carcharhinus plumbeus*) que no se alimentan hasta que la digestión de sus presas esté completa. Asimismo, Cortés y Gruber (1990) mencionan que los tiburones que se alimentan continuamente podrían tener muchas presas en varios estados de digestión, además de que no hay preferencia en tiempo del día o la noche para comer, por lo que se alimentan de manera intermitente.

En lo que respecta a *S. californica*, los resultados no indican claramente si el tiburón ángel cesa de alimentarse después de consumir alimento y espera hasta que su digestión esté completa para volver a ingerir alimento, considerando que en algunos estómagos se presentaron presas con diferente estado de digestión se encontraban entre el índice 1 y 4 en el mismo estómago. Sin embargo, hay que considerar el grado de digestibilidad (degradación) que pudieran presentar las diferentes presas ya que algunas pueden presentar estructuras más digeribles (e.g. manto de calamar).

Espectro trófico del tiburón ángel

S. californica es un depredador carnívoro que se alimenta en su mayoría de peces, crustáceos y en menor porcentaje de moluscos (cefalópodos). Presentando con ello, un comportamiento similar a otras especies del género *Squatina* reportado en diferentes regiones latitudinales, como *S. guggenheim* en Uruguay y Brasil (Vögler *et al.*, 2003), *S. dumeril* (Casey, 1964), *S. argentina* (Cousseau, 1973) y *S. squatina* en el noreste del Atlántico (Capapé, 1975) y propiamente *S. californica* para las costas de California E. U. A (Pittenger, 1984). Sin embargo, de acuerdo a Bridge *et al.* (1998), el tiburón ángel de Australia (*S. tergocellata*) consume principalmente cefalópodos (*Notodarus gouldi*) seguido de peces (Monacanthidae). Siendo esta especie de angelito, la única que presentó un alto porcentaje de estómagos con alimento, aunque también se debe al método de captura (red de arrastre), debido a que los tiburones angelitos de Australia son capturados al instante y no transcurre demasiado tiempo entre la captura y la



extracción del estómago, aún así se encontró para *S. tergocellata* un gran porcentaje de materia orgánica no identificada (MONI).

La mayoría de los componentes encontrados en el espectro trófico del tiburón ángel son organismos de hábitos bentónicos (e.g. *P. analis*, *M. leiognathus*, *S. evermanni*, *S. penicillata*, *Paralabrax maculatofasciatus*, *D. pacificum*, *O. iris*), y en su minoría de especies pelágicas (*D. macrosoma*, *E. teres*), aunque puede alimentarse de organismos que no se encuentran en estrecha asociación con el bentos sino que realizan migraciones verticales diarias en la columna de agua, como los calamares *Abraliopsis affinis* y *Mastigoteuthis dentata* que a pesar de no ser especies de gran importancia en el espectro trófico, reflejan el oportunismo de este depredador al consumir especies que realizan migraciones a la parte superficial del mar durante la noche siendo atrapadas por este tiburón.

Las características de los mismos componentes, indican que el comportamiento de captura de este tiburón es poco activo, es decir, caza al acecho, ya que algunas presas que presentaron una mordida en la parte ventral como en *D. macrosoma*, *P. analis*, *M. leiognathus*, *O. iris* y *E. teres*, lo que hace sugerir el comportamiento de emboscada.

Al analizar el comportamiento del angelito, Michael (1993) señala que este tiburón permanece inmóvil permitiendo que las presas como peces y crustáceos pasen cerca de él dentro de una zona de ataque de 4-15 cm de la cabeza del tiburón para atacar, con lo que dependen de su color críptico, forma y comportamiento para capturar a sus presas de manera sorpresiva. Si la presa está dentro de esta zona y son de talla pequeña, el tiburón casi siempre tiene éxito en su captura. Este mismo comportamiento, también fue observado por Fouts y Nelson (1999) al realizar investigaciones sobre el comportamiento de captura del angelito *S. californica*, determinando que se mantiene escondido en los fondos arenosos o fangosos para interceptar a sus presas, sugiriendo que la sensación visual del movimiento de la presa es la señal más importante para el ataque, por lo cual probablemente poseen un campo de visión anterodorsal con



una selección previa de los sitios de la emboscada, basado en las características de los substratos y la disponibilidad de las presas.

Asimismo, se ha encontrado que este tiburón, a diferencia de otros, presentan un ángulo de rotación craneal de 90°, por lo que su cabeza queda completamente perpendicular al sustrato, lo cual lo hace la única especie de tiburón con una rotación tan elevada, ya que solo se había reportado para el tiburón martillo *S. lewini* y para el tiburón de Galápagos *C. galapagensis* una rotación craneal de 32° y 27° respectivamente (Fouts y Nelson, 1999).

Aunque de acuerdo a Michael (1993), algunos tiburones toman ventaja de catástrofes naturales sobre la muerte de otros organismos, como el tiburón ángel de California, *S. californica*, el cual se alimenta de peces muertos (e.g. *Chromis punctipinnis*) por algún brote de enfermedad, lo cual sucede anualmente en verano, utilizándolo como presa fácil y abundante, obteniendo un buen recurso alimenticio y/o se alimentan de calamares muertos y sus huevos que están sobre el fondo durante el desove del calamar. El mismo autor reporta que este mismo comportamiento fue observado para el tiburón perro o cornudo, *Heterodontus* spp.

Asimismo, Pittenger (1984) menciona que si *S. californica* se está alimentando de calamares vivos, se tendría que alimentar por medio de su estrategia de emboscada. En cambio, si los tiburones se alimentan de calamar muerto y que se va quedando en el fondo, las señales visuales u olfativas parecerían ser los estímulos del alimento más importantes.

Se ha reportado en algunos atunes que el calamar es una de las presas que pasa durante un periodo de 5 a 10 horas por el tracto digestivo, debido a que las enzimas gástricas digieren su tejido blando (manto), por lo que regularmente se encuentra solo la mandíbula (pico) (Schaefer, 1984; Olson y Boggs, 1986). En este sentido, sería difícil establecer si el angelito lo consume vivo o muerto, debido al tiempo que transcurre el tiburón en las redes, además de considerar que solo se encontró el pico, por lo tanto, si el angelito lo capturó muerto, éste podría ya



estar en estado avanzado de descomposición. Considerando que *S. californica* lo capturó con su estrategia de emboscada durante las migraciones verticales nocturnas de los calamares, por lo menos el angelito debió capturarlo en 10 horas antes de su captura en las redes (durante la noche).

D. macrosoma fue la presa más importante en el espectro alimentario del angelito, le siguieron las especies cuyos hábitos son bentónicos (e. g. *P. analis*, *M. leiognathus*, *S. penicillata*). Destacando que estas presas además de ser las especies de mayor importancia, en su mayoría presentaron el menor grado de digestión, por lo que se sugeriría que de acuerdo a Schaefer (1984) estas serían las especies que aportan un mayor valor energético a la dieta. Ya que las presas de alto contenido energético, son evacuados más lentamente que los de menor energía, debido a que sus valores energéticos se relacionan directamente con el incremento en la cantidad de lípidos (Olson y Boggs, 1986; Abitia-Cárdenas *et al.*, 1997).

A diferencia de otros tiburones (e.g. *C. falciformis*) éste tiburón no se alimenta en su mayoría de cardúmenes, con lo que maximizaría su probabilidad alimenticia, sino de organismos solitarios (*P. analis*, *Ophidion iris*, *S. evermanni*, etc), sin embargo, su presa principal (*D. macrosoma*) forma grupos considerables, además de otras presas importantes dentro de su espectro que pueden formar pequeños grupos (*M. leiognathus*). Asimismo, se observó que los estómagos que presentaron solo una presa, ésta era relativamente grande. Mientras que en algunos estómagos se presentaron un mayor número de presas con el mismo estado de digestión y misma especie, lo cual hace sugerir que el angelito cesa de alimentarse hasta su saciedad.

Se ha encontrado que el tiburón ángel se localiza frecuentemente en la interfase rocoso-arenoso de arrecifes, debido a que este tipo de hábitats sirven de refugio para una amplia variedad de peces, lo cual les permite incrementar la captura de sus presas (Pittenger, 1984). El mismo autor reporta que un tiburón ángel (*S. californica*) es capaz de recorrer grandes distancias en una sola noche, sugiriendo que tales movimientos están en función de localizar nuevos sitios de



emboscada. Con esta misma tendencia, varios depredadores de emboscada rutinariamente permanecen en espera en zonas adyacentes donde se encuentran sus presas típicas (Pittenger, 1984).

En el caso de *D. macrosoma*, los carángidos son considerados como habitantes de media profundidad; sin embargo, aunque no son peces estrictamente de arrecifes, estas especies son comunes en los bordes de la plataforma continental. Además se ha registrado que las denominadas caballas (género *Decapterus*) son especies que están principalmente en zonas costeras y que pueden estar cerca del fondo. Lo que es aprovechado por el angelito, al estar éste carángido dentro de su zona de ataque.

Las presas del angelito en su mayoría (*M. leiognathus*, *P. analis*, *Ophidion iris*, *S. evermanni*) son especies que durante el día se refugian en cuevas, en grietas y debajo de bordes de arrecifes o incluso algunos pueden enterrarse en lodo o en arena, emergiendo durante la noche para alimentarse de otros organismos como crustáceos (Allen y Robertson, 1994). Lo que comprobaría la captura nocturna del angelito debido a los hábitos de las presas. Asimismo, el camarón, *S. penicillata*, es un habitante de zonas arenosas y lodosas, lo que lo hace una presa común en el hábitat donde incurre el angelito (Hendrix, 1995).

Cabe mencionar que durante el análisis del contenido estomacal, se encontraron piedras pequeñas (categoría de Misceláneos). Esto ha sido reportado en tiburones azules (*Prionace glauca*) que se alimentaron de fauna béntonica (Stevens, 1973) y en el tiburón mako *Isurus oxyrinchus* por Stillwell y Kohler (1982) que mencionan que estos tiburones se alimentan cerca del fondo por la presencia de estas piedras, además de considerar que las piedras podrían ser de los estómagos de las presas ingeridas de origen demersal y béntonicas. Sin embargo, por el tamaño de las piedras y de la boca de las presas encontradas en la dieta del angelito, sería difícil el que éstas las ingieran, por tanto es posible que los tiburones ángel las ingirieran mientras atacan a las presas que se encuentran asociadas al fondo.



La materia orgánica no identificada (MONI) registró un valor del IIR alto. Esto también fue reportado en la dieta del tiburón perro o cornudo *Heterodontus francisci* por Segura-Zarzosa *et al.* (1997). Estos autores mencionan que el porcentaje tan alto de la MONI en los estómagos (59.3%) se podría explicar por el comportamiento del tiburón en explorar en el fondo marino en busca de sus presas, por lo cual ingiere accidentalmente detritus. Sin embargo, también mencionan que uno de los factores que más influyó en ello fue el tiempo de captura de los tiburones. Lo que también fue observado en el tiburón angelito.

Espectro trófico por sexos

De acuerdo a Zayas-Álvarez (1998) el apareamiento del angelito sucede a finales de marzo, hasta principios de mayo, ya que ambos sexos se congregan para realizar la cópula, mencionando que existe una segregación por sexos, estando presente las hembras en invierno y primavera, ligeramente más frecuente durante los meses de invierno. Este patrón fue observado en el presente trabajo, ya que las hembras fueron más abundantes durante la temporada invernal.

Esta segregación de machos y hembras es común en tiburones ya que reduce la competencia intraespecífica sexual mediante patrones de utilización del espacio (Wourms, 1977). Sin embargo, los componentes alimenticios dentro de la dieta para ambos fue similar, ya que la presa principal fue *D. macrosoma*, seguido de *P. analis*; mientras que los otros componentes no variaron en cuanto a los tipos presa, pero sí en cuanto al orden de importancia. Cabe mencionar y tomando en consideración lo mencionado por Pittenger (1984) de la elección de sitios de alimentación, estos tiburones podrían compartir el espacio, habiendo encontrado sitios donde el alimento es abundante y disponible.

En un estudio realizado por Vögler *et al.* (2003) para el angelito *S. guggenheim* no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras en las presas principales, ya que los teleósteos fueron las presas de mayor importancia, seguido de crustáceos, moluscos y poliquetos. Siendo similar este comportamiento para *S. californica* en el Golfo de California, a excepción de los poliquetos encontrados por Vögler *et al.* (2003).



Por lo general, en los elasmobranquios es común encontrar que las hembras presentan longitudes mayores que los machos (Zayas-Álvarez, 1998). A pesar de ello, no se presentaron diferencias en cuanto a las presas principales, pero si en cuanto a la biomasa ingerida, destacando que la proporción sexual estuvo más representada por las hembras, lo cual también se refleja en la cantidad de biomasa consumida por ambos sexos.

Espectro trófico por tallas

Para el Golfo de California se han registrado en hembras tallas máximas de 97 cm. de LT y mínimas de 62 cm; mientras que en machos la máxima longitud reportada es de 90 cm. de LT con una mínima longitud de 69 cm (Zayas-Álvarez, 1998).

En el presente estudio, las longitudes totales encontradas durante los años de muestreo fue amplia (33 a 95.5 cm), sin embargo, no se obtuvo una muestra uniforme para todos los intervalos. Galván *et al.* (1989) encuentran una segregación de tallas estacional en el tiburón angelito, destacando que las hembras pequeñas fueron capturadas en primavera y las grandes en invierno.

En cuanto a la alimentación por intervalos de tallas, se ha determinado en varias especies que el patrón de alimentación cambia conforme aumenta de tamaño, ya que se incrementa el número de especies en el espectro. Esto ha sido observado por Cortés y Gruber (1990) en la dieta del tiburón limón *N. brevirostris* mencionando que las variaciones en la dieta en cada intervalo de talla se debe al cambio ontogénico, lo cual permite que al ir alcanzando tallas más grandes, la variedad de hábitats que ocupa se incrementa, ya que los juveniles pueden moverse sobre los arrecifes y alimentarse sobre el fondo y los adultos pueden encontrarse más cerca de la superficie y encontrarse en áreas oceánicas. Asimismo, reportan que las presas más grandes fueron encontradas en tiburones grandes y presas pequeñas (e.g. carángidos) en tallas menores.



Entre las diferentes clases de tallas consideradas para el angelito *S. californica*, se encontró que eran altamente piscívoros, donde *D. macrosoma*, *P. analis*, *M. leiognathus*, además del camarón de roca *S. penicillata* se presentaron en todas las tallas, aunque hubo un incremento en cuanto al número de especies registradas en cada clase de talla. Este mismo patrón fue encontrado al analizar juveniles y adultos, ya que se alimentaron de 10 componentes en común. Por lo tanto, no hubo una marcada diferencia en su dieta.

Vögler *et al.* (2003) encontró en *S. guggenheim* que los peces se encontraban en todos los intervalos de tallas; sin embargo, menciona una tendencia en la disminución de estos peces y un incremento de otras presas como cefalópodos y crustáceos conforme el tiburón aumenta de longitud. Esta evidencia sugiere que se produce una amplitud en el espectro durante el desarrollo ontogénico. Además, el mismo autor menciona que el incremento de las presas puede estar asociado a que los adultos pueden disponer de presas sobre comunidades pelágicas y béntonicas en comparación con los juveniles.

Al respecto, en *S. californica* esta tendencia no fue tan evidente, debido a que los crustáceos (representados por *S. penicillata*) y peces se presentaron en todos los intervalos; mientras que los cefalópodos solo en dos. De manera que no hubo un patrón diferencial en las presas que consume el tiburón ángel con respecto a las tallas. Además, a diferencia de *S. guggenheim*, los adultos y juveniles se alimentaron tanto de la comunidad pelágica como de la béntonica. En este sentido, en el estudio telemétrico de Pittenger (1984) menciona que los angelitos, tanto juveniles como adultos, se encuentran en ambientes bentónicos por lo cual captura el tipo de presas del hábitat bentónico y de organismos que se consideran pelágicos, pero que se acercan al sustrato.

Cabe considerar que el angelito, al no realizar migraciones en la columna de agua, como lo hacen otros tiburones, se restringe al ambiente bentónico, tanto adultos como juveniles y por tanto, están a expensas del alimento encontrado en esas zonas.



Análisis trófico por localidad

En el presente trabajo, no se mostraron diferencias en cuanto a las presas en las diferentes localidades. No obstante éstas variaban en cuanto a la importancia dentro del espectro por zona. Asimismo, esto refleja la abundancia de algunos tipos alimenticios, lo cual influye en la dieta de los depredadores.

A nivel mundial y con respecto a otras especies de angelito, Ellis *et al.* (1996) determinó para el noreste del Atlántico que el angelito *S. squatina* era principalmente ictiófago, ya que los peces fueron encontrados en todos los estómagos que presentaban presas reconocibles formando el 93% de la dieta, siendo la presas más importantes los Pleuronectiformes (lenguados) y otros peces bentónicos, tales como *Chromis* spp. Otras especies presa incluyen a cangrejos de la familia Majidae y *Lioncarcinus* spp., además de algunos moluscos. Para esta misma especie, Capapé (1975) determinó que sus presas principales son teleósteos béntonicos y epibéntonicos, además de cefalópodos y crustáceos.

Casey (1964) en el Atlántico reporta que *S. dumeril* se alimenta de lenguados, rayas, crustáceos y caracoles; mientras que Cousseau (1973) menciona que *S. argentina* es principalmente ictiófago y secundariamente carcinófago. Siendo los peces pelágicos y demersales mejor representados que los béntonicos en su dieta. Vögler *et al.* (2003) categoriza a *S. guggenheim* como un depredador carnívoro que se alimenta sobre una variedad de peces demersales de la plataforma continental.

El contenido estomacal del tiburón ángel, *S. tergocellata* indica que los calamares (*N. gouldi*) y peces (principalmente Monacanthidae) fueron las especies más importantes en la dieta de este tiburón (Bridge *et al.*, 1998). Estas presas fueron capturadas en los arrastres junto con *S. tergocellata*, indicando que las presas y el depredador habitan en las mismas áreas.



Análisis trófico temporal e interanual

La temporada de captura del tiburón para este trabajo fue similar a la encontrada por otros autores, en donde mencionan que en el Golfo de California el angelito realiza migraciones a zonas costeras durante invierno-primavera y principios de verano, siendo ocasional el resto del año (Villavicencio-Garayzar, 1996b; Zayas-Álvarez, 1998; Guerrero-Maldonado, 2002), por ello su mayor abundancia en los meses de invierno, ya que se encuentran en una zona más susceptible a la pesca.

Cabe mencionar que para la zona de El Portugués y el Pardito, la captura del angelito es una pesca dirigida durante la temporada en la que está presente en la costa (invierno). Contrario a Ensenada de Muertos, lo cual se refleja en el número de organismos colectados para esta área.

Algunos autores mencionan que los cambios temporales y espaciales son muy frecuentes en los peces, debido principalmente a la disponibilidad de los recursos alimenticios (Winemiller, 1990) y de complejas interacciones ecológicas. Esta disponibilidad de recursos está sujeta a las condiciones climáticas, ya que dependiendo de esta variación, la abundancia de algunas especies presa se pueda incrementar, o reducir, tanto en número como en biomasa en un determinado periodo del año (Sierra *et al.*, 1994). Lo cual explicaría la variación temporal e interanual de las presas en la dieta del tiburón ángel, que si bien eran las mismas especies registradas, se marcaba una variación en la abundancia de estas especies, con lo cual se denota la importancia de los estudios alimenticios al detectar, de cierta manera, los cambios en la abundancia relativa de las presas al utilizar a los depredadores como muestreadores.

Pittenger (1984), encuentra en California que la dieta de *S. californica* cambia durante verano e invierno. Reportando que durante el verano, se alimentan principalmente de peces (*C. punctipinnis*) que se mueven sobre la interfase rocoso-arenoso, mientras que los calamares fueron presas encontradas solo durante el invierno. Por lo que concluye que los tiburones podrían



alimentarse tanto de calamares vivos como de calamar muerto que se va quedando en el fondo, utilizando una estrategia de acecho o escudriñando sobre el piso marino.

Pittenger (1984) menciona que la dieta y el comportamiento de muchos depredadores (e. g. tiburones, mamíferos marinos, peces) está influenciada por los calamares, ya que representan un recurso alimenticio muy importante, principalmente durante la temporada de invierno en la cual es una presa en alta disponibilidad para sus depredadores.

Vögler *et al.* (2003) encontraron variaciones estacionales en primavera y otoño en la dieta de *S. guggenheim* en la plataforma continental de Uruguay y Argentina. Determinando que esta variación es debido a las migraciones hacia las zonas costeras (menor a 40 m) cuando la copulación toma lugar entre noviembre y diciembre (primavera), ya que en otoño se encuentra en zonas más profundas. Además, argumentan que otra posible causa para la observación de diferencias interanuales en la distribución de la población del tiburón ángel puede estar relacionada a la distribución y disponibilidad de presas en cada estación.

Anualmente existió una variación en cuanto a la importancia de los componentes, que si bien algunas se presentaron en la mayoría de los años, no se encontraban en la misma proporción, lo cual se puede deber a los cambios temporales y espaciales de las comunidades de peces (Winemiller, 1990). En el año 2002 se registró el mayor porcentaje de MONI, destacando que durante este año, se muestrearon en su mayoría la localidad de El Portugués, en el cual, se llegó a revisar las redes cada dos días, asimismo, los muestreos de Ensenada de muertos se realizó durante este año, destacando que los angelitos eran transportados desde la playa de Ensenada de muertos hasta Los Planes, Baja California Sur, por tanto y aunque se considere que los angelitos acaban de quedar atrapados en las redes, durante todo este tiempo la digestión continúa su proceso.



Análisis de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

De acuerdo a DeNiro y Epstein (1981) y Peterson y Fry (1987) existe un enriquecimiento de 3-5‰ en la retención de los isótopos de ^{15}N con cada incremento sucesivo en el nivel trófico. En contraste, para la razón isotópica del carbono el incremento es de 0-1‰ (DeNiro y Epstein, 1978; Chang-Keun *et al.*, 2003). De manera que el mayor enriquecimiento de los isótopos de nitrógeno permite su uso como un indicador de la posición trófica en una red trófica, debido a que el valor isotópico de un depredador y su presa son más fácilmente distinguibles; asimismo el nitrógeno permite conocer la tendencia de la profundidad del origen de las presas (epipelágico, bentónico, mesopelágico), mientras que el carbono es utilizado para indicar la contribución relativa de diferentes fuentes primarias potenciales a la dieta en una red trófica, permitiendo diferenciar entre terrestre y acuático, costero y oceánico, o pelágico y bentónico (Rau *et al.*, 1992), por lo que pueden ser utilizados para simplificar las relaciones tróficas en una red trófica compleja (Hobson *et al.*, 1995; Das *et al.*, 2000; Overman y Parrish, 2001).

Considerando que los organismos asociados a la cadena alimenticia bentónica están enriquecidos con ^{13}C (Jennings *et al.*, 1997), los valores isotópicos observados de ^{13}C para el angelito *S. californica* (15.94‰ \pm 0.34) se encuentran dentro del intervalo de peces carnívoros que se alimentan de organismos bentónicos (-18.0 a -15.9‰) reportado por Jennings *et al.* (1997) para peces del Mediterráneo y por Reñones *et al.* (2002) para *Ephinephelus marginatus*, un depredador cuya dieta se basa en crustáceos, moluscos y peces de origen demersal, aunque encontrados en diferentes proporciones comparados con la alimentación de *Squatina*. La información acumulada de ^{13}C de las presas de estos depredadores, son coherentes con la composición taxonómica de la dieta, asimismo los valores más positivos de ^{13}C en el angelito, indica que su dieta se basa sobre organismos bentónicos-costeros.

El $\delta^{15}\text{N}$ ha sido considerado un indicador del nivel trófico para especies de peces marinos. De acuerdo a Pinnegar y Polunin (2000), solo las especies que se



encuentran en un nivel trófico alto tienen una base alimenticia pelágica que se refleja por valores de $\delta^{13}\text{C}$ relativamente bajos (más negativos). En este sentido, el tiburón angelito presentó valores más positivos de carbono (menos negativos), por lo que su dieta es considerada bentónica-costera. En este sentido, Schell *et al.* (1998) menciona que los ecosistemas costeros están enriquecidos en ^{13}C debido a los florecimientos rápidos de fitoplancton inducidos por la mezcla de la columna de agua y el consecuente aporte de nutrientes del fondo. Durante estos florecimientos de fitoplancton, los valores de ^{13}C se incrementan 2-3‰ como resultado de la retención de ^{12}C en el carbono orgánico fijado en la fotosíntesis. Mientras que en los ecosistemas oceánicos, el aporte de nutrientes, por lo general es limitado ya que los niveles de producción de las microalgas son tan lentos que decrece el CO_2 acuoso y por tanto, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ fijado en la base de la red trófica es bajo, comparado con los ecosistemas costeros (Burton y Koch, 1999).

Aguilar-Castro (2003) determina que el tiburón martillo *S. lewini* registró un promedio isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ de $20.92 \pm 0.72\text{‰}$, destacando que los juveniles presentaron valores más altos de nitrógeno que los adultos y por tanto presentaron una posición trófica relativa más alta debido a que se alimentaron de especies carnívoras sustentada en cadenas tróficas más largas. Cabrera-Chávez-Costa (2003) encuentra para el tiburón piloto *C. falciformis* un valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de $16.19 \pm 0.65\text{‰}$, presentando una posición trófica relativamente menor que *S. lewini*. El mismo autor menciona que la alimentación del tiburón piloto sucede en la zona oceánica, aun así presenta una cadena trófica corta, debido a que sus presas principales se alimentan de zooplancton o de presas zooplanctófagas. A su vez, las presas principales del angelito se alimentan de organismos asociados al bentos, de manera que *D. macrosoma* consume principalmente invertebrados planctónicos, *P. analis* depreda cangrejos, camarones, moluscos y peces. Mientras que *M. leiognathus* consume organismos planctónicos tales como larvas de cangrejos (Allen y Robertson, 1994).

Como consecuencia de su dieta, los valores de nitrógeno del angelito ($18.90\text{‰} \pm 0.27$) son intermedios entre *S. lewini* y *C. falciformis* ya que las presas



de *S. lewini*, aunque tiene presas bentónicas, se alimenta de una mayor variedad de presas pelágicas. Contrario a *C. falciformis*, cuya presa principal fue la langostilla *P. planipes*.

Dos factores pueden contribuir al enriquecimiento de N: el primero es el cambio de las preferencias sobre las presas de niveles tróficos bajos y con niveles bajos de $\delta^{15}\text{N}$ (crustáceos y peces planctívoros), hacia presas de niveles tróficos más altos en la cadena trófica y con valores de $\delta^{15}\text{N}$ altos (cefalópodos y peces carnívoros). El segundo factor que contribuye al enriquecimiento en tiempo es el incremento en la posición trófica de las presas conforme aumentan en tallas como se ha reportado por Reñones *et al.* (2002). Sin embargo, dichas variaciones no fueron evidentes para el tiburón angelito, ya que la amplitud de los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del tiburón ángel fue mínimo (1.4‰ y 1.6‰ respectivamente).

Al analizar las muestras isotópicas en general, se obtuvo valores que comparados con otros tiburones se refleja su comportamiento bentónico, al encontrar valores de carbono positivos. Asimismo los estómagos que no presentaron alimento y fueron analizados por el método de isótopos, presentaron el mismo comportamiento de asociación al bentos y que se alimentan en la costa.

La carencia de diferencias en los patrones de enriquecimiento de ^{15}N de las áreas de estudio y en tallas, sugiere nichos tróficos similares. Lo cual se observó los resultados del contenido estomacal, sugiriendo que aunque las preferencias de las especies pueden cambiar dependiendo de la disponibilidad de las presas, el angelito se alimenta de niveles tróficos similares en diferentes áreas.

Por otra parte, Hesslein *et al.* (1993) y Overman y Parrish (2001) han demostrado que la composición isotópica varía entre organismos de diferentes clases de edad, y también estacionalmente entre organismos de la misma edad. Explican que en sus estudios, las razones isotópicas fueron determinadas por las fuentes alimenticias más dominantes, y el cambio en la dieta con la edad mostró el mismo efecto en la composición isotópica. Como resultado de estos estudios,



ha surgido la idea de que si las razones isotópicas varían entre las localidades que un organismo explota a diferentes tiempos, esa información probablemente puede ser utilizada para estudiar la conducta migratoria o la variación de la dieta entre poblaciones animales.

Debido a que no se encontraron diferencias entre sexos, tallas, años y estacionalidad, se sugiere que durante los meses en que el tiburón angelito migra, presenta el mismo patrón de comportamiento que en aguas someras; sin embargo sería de gran interés el análisis de isótopos durante los meses que proporcionen información sobre la alimentación durante su estancia en las profundidades en el verano, considerando que su migración a zonas someras se deben a su ciclo reproductivo (Zayas-Álvarez, 1998). Además, se sugiere que el tiburón angelito *S. californica* no realiza migraciones horizontales de gran distancia, sino que permanece en la zona costera, pero a mayores profundidades.

El análisis de componentes principales ayudó a clarificar las diferencias isotópicas entre las localidades, asimismo estas diferencias radican en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, lo que sugiere que en las tres localidades, el tiburón ángel se alimenta de presas que deriva de fuentes de carbono diferentes, es decir de presas de diferentes ecosistemas (Rau *et al.*, 1992; Das *et al.*, 2003). A pesar de estas diferencias, los valores de Nitrógeno no fueron grandes entre las localidades, por tanto se están alimentando de organismos, cuya base alimenticia son similares.

Los tiburones que presentaron contenido estomacal consumieron principalmente *P. analis*, *M. leiognathus*, *D. macrosoma* y *S. penicillata*, por lo que se podría determinar que al no existir diferencias entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los estómagos con alimento y vacíos, probablemente los tiburones angelito consumieron los mismos tipos alimenticios.



Análisis ecológicos

Amplitud trófica

La presencia de 23 componentes alimenticios dentro del espectro trófico del angelito indica la gran capacidad de este depredador para alimentarse de una amplia variedad de presas. La dominancia de *D. macrosoma*, *P. analis* y *M. leiognathus* indica que el tiburón ángel, además de incidir preferentemente sobre la fauna demersal, realizan una selección de las presas de acuerdo a su estrategia alimenticia y a sus requerimientos, lo que es reflejado en el mayor consumo de estas especies.

Asimismo, en otras áreas y para otras especies de la familia Squatinidae se les ha considerado como depredadores especialistas, debido a la selección de sus presas. Como sucede en *S. squatina* en el noreste del Atlántico, la cual presenta una dieta constituida principalmente de lenguados (Pleuronectiformes) por lo que se considera como especialista (Ellis *et al.*, 1996). En Uruguay y Brasil, Vögler *et al.* (2003) determinan que *S. guggenheim* presentan una amplitud baja, tanto para hembras como para machos, indicando una dieta selectiva.

Este mismo patrón fue observado en *S. californica*, ya que las hembras y machos presentaron una selección de presas, asimismo por zona la amplitud de nicho fue reducida. En este sentido, Colwell y Futuyma (1971) mencionan que la amplitud de nicho es menor cuando todos los individuos se encuentran alimentándose de una o de pocas presas, por lo que se considera más especializado. De manera que el angelito, al tener una amplitud trófica reducida, tiende a seleccionar a sus presas cuando se encuentra escondido en los fondos arenosos y lodosos.

Sobreposición trófica

En cuanto a sexos, se presentaron los mismos componentes alimentarios en la dieta, de manera que la sobreposición trófica fue alta ($\lambda=0.96$), al encontrar 12



presas similares en el espectro de ambos, siendo *P. analis*, *M. leiognathus* y *D. macrosoma* las de mayor importancia tanto para machos como para hembras. Al existir una segregación por sexos se podría reducir la competencia por el alimento. Sin embargo, de acuerdo a Zayas-Álvarez (1998) esta segregación de sexos disminuye en la época reproductiva (finales de marzo a principios de mayo), de manera que podría existir una sobreposición de nicho durante esta temporada, ya que utilizan varios recursos alimenticios en común.

Al existir una sobreposición alta conlleva a una probable competencia interespecífica, sin embargo, si las especies presa se encuentran abundantes dicha competencia podría reducirse (Colwell y Futuyma, 1971).

Algunos autores han estudiado a varias especies de elasmobranquios para determinar si existe competencia entre ellos, como el trabajo de Ellis *et al.* (1996) quienes estudian 10 especies de elasmobranquios, entre las cuales estudiaron al tiburón ángel del Atlántico *S. squatina*, el cual presentó una dieta única constituida de lenguados (Pleuronectiformes). Esta dieta exclusiva se reflejó de tal manera que ninguna otra especie de elasmobranquios del estudio tuvieron un valor de sobreposición mayor que 0.14.

En los trabajos realizados para otras especies del género *Squatina* (Vögler *et al.*, 2003) se han encontrado sobreposiciones en las dietas de machos y hembras. Lo que indica la utilización de los mismos recursos alimenticios y que por tanto comparten el mismo hábitat para alimentarse.



CONCLUSIONES

- Los resultados indican que dos factores pueden contribuir al estado avanzado de digestión de las presas: el tiempo que transcurre entre la captura de los tiburones y la colecta de los estómagos y el hecho que el tiburón ángel captura a sus presas durante la noche, lo que sugiere que el angelito presenta una tasa de evacuación gástrica alta.
- La mayoría de las especies presa en la dieta se encuentran asociadas al bentos: *P. analis*, *M. leiognathus*, *D. pacificum*, *S. penicillata*, *S. evermanni*, *O. iris*. Sin embargo, también se encontraron especies de hábitos epipelágicos (*D. macrosoma*, *E. teres*).
- *S. californica* es un depredador carnívoro que pertenece a un gremio alimenticio ictiofago (incluyendo en menor proporción crustáceos y cefalópodos), presentando una marcada preferencia por pequeño grupo de presas, por lo que considera como un depredador especialista o con un espectro trófico reducido.
- La naturaleza o comportamiento de los componentes alimenticios permiten inferir que el comportamiento de captura del angelito es poco activo, es decir, caza al acecho durante la noche.
- Se presentó una sobreposición en las dietas tanto en sexos como en juveniles y adultos, ya que utilizan varios recursos alimenticios en común.
- *S. californica* presenta valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ que indican que sus fuentes alimenticias son organismos bentónicos y de zonas costeras.
- Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *S. californica* indica que la dieta varía entre zonas, sin embargo los valores de $\delta^{15}\text{N}$ no varió por tanto se alimentan de presas



que deriva de fuentes de carbono diferentes aunque con una posición trófica relativa similar (intercepción entre valores de C y N).

- Al no existir diferencias entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos con estómagos vacíos y con alimento, se puede asumir que los tiburones angelito estuvieron consumiendo las mismas presas: *P. analis*, *M. leiognathus*, *D. macrosoma* y *S. penicillata*.

RECOMENDACIONES



- A nivel internacional y nacional son muy escasos los trabajos para *S. californica* particularmente de alimentación. Sin embargo, para tener un mayor conocimiento de este recurso, es necesario estudios sobre la biología básica de este tiburón (demográficos, reproducción, edad y crecimiento, etc.).
- Dado el alto porcentaje de estómagos vacíos se recomienda que los muestreos se realicen durante la noche, cuando ocurre la captura de las presas o en una hora muy temprana, para evadir el avanzado estado de digestión del alimento.
- Uno de los puntos importantes en el presente trabajo es el análisis de isótopos como complemento para los estudios estomacales, ya que proporcionan información a largo plazo, por tanto, el obtener muestras durante los primeros meses de migración hacia aguas costeras, proporcionarían información sobre la alimentación durante su estancia en las profundidades.
- Se recomienda realizar un análisis de isótopos a las presas, principalmente las potenciales, lo que proporcionaría mayor información sobre las relaciones tróficas del angelito.

**LITERATURA CITADA**

- Abitia-Cárdenas, L. A., Galván-Magaña, F. y Rodríguez-Romero, J. 1997. Food habits and energy values of prey of striped marlin *Tetrapturus audax* (Philippi, 1887) off the coast of Mexico. *Fishery Bulletin*. 95: 360-368.
- Aguilar-Castro, N. A. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 109 pp.
- Allen, G. R. y Robertson, D. R. 1994. Peces del Pacífico Oriental Tropical. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Agrupación Sierra Madre y CEMEX. México. 327pp.
- Alonso-Castelán, C. 1998. Capturas comerciales de elasmobranchios en Baja California Sur, México (1990-1996). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 73 pp.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. *En*: B. H. Ketchum (ed.). *Estuaries and enclosed seas*. Pp 247-449. Elsevier Publishing Co. New York. 26.
- Awruch, C. A. 2000. Biología reproductiva del tiburón ángel *Squatina guggenheim*, Marini 1936 (Elasmobranchii, Squatinidae) en el Golfo San Matías, Pcia. De Rio Negro, Argentina. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Argentina. 67 pp.
- Boeckmann, C. E. 1996. Dinâmica populacional e avaliação de estoques de cações-anjo, *Squatina guggenheim* Marini, 1936 e *Squatina oculata* Vooren e Silva, 1991 na Plataforma continental do Sul do Brasil. Tesis de Maestría. Fundação Universidade do Rio Grande (FURG).
- Bond, C. E. 1979. *Biology of fishes*. Saunders College Publishing. E. U. A. 514 pp.



- Bonfil, S. R. 1994. Overview of world elasmobranchs fisheries. FAO Fish Technical. Pap. 341: 1-119.
- Bridge, N. 1992. The reproductive biology of the ornato shark in the Great Australian Bight. NEWSL. Australian. Soc. Fish Biology. 22 (2): 28.
- Bridge, N. F. , Mackay, D. y Newton, G. 1998. Biology of the ornate angel shark (*Squatina tergozellata*) from the great Australian Bight. Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 49: 679-686.
- Brusca, R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. The University of Arizona Press. (2nd. Ed). E. U. A. 513 pp.
- Burton, R. y Koch, P. 1999. isotopic tracking of foraging and long-distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. Oecología. 119: 579-585.
- Bush, A. y Holland, K. 2002. Food limitation in a nursery area: estimates of daily ration in juvenile scalloped hammerheads, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834) in Kane'ohe Bay, O'ahu, Hawai'i. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 278: 157-178.
- Cabrera-Chávez-Costa, A. A. 2003. Hábitos alimenticios del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibrón, 1839) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 95 pp.
- Cailliet, G. M., Mollet, H. F., Pittenger, G. G., Bedford, D. y Natanson, L. J. 1992. Growth and demography of the Pacific angel shark *Squatina californica*, based upon tag returns off California. Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 43: 1313-1330.



- Capapé, C. 1975. Observations sur le régime alimentaire de 29 sélaciens pleurorèmes des côtes tunisiennes. Archives de l'Institut Pasteur de Tunis. 52 : 395-414.
- Capapé, C., Quignard, J. P. y Mellinger, J. 1990. Reproduction and development of two angel sharks, *Squatina squatina* y *S. oculata* (Pisces: Squatinidae), off Tunisian coast: semi-delayed vitellogenesis, lack of eggs capsules, and lecythotrophy. Journal of fish Biology. 37: 347-356.
- Capapé, C., Seck, A. A., Gueye-Ndiaye, A., Diatta, Y. y Diop, M. 2002. Reproductive biology of the smoothback angel shark *Squatina oculata* (Elasmobranchii: Squatinidae), from the coast of Senegal (eastern tropical Atlantic). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 82: 635-640.
- Casey, J. G. 1964. Angler's guide to sharks of the Northeastern united states maine to Chesapeake Bay of sport fisheries and Wild Life Circular N°. 179: 7-33.
- Castillo-Geniz, J. L. 1992. Diagnóstico de la pesquería del tiburón en México. Instituto Nacional de la Pesca. Secretaría de Pesca. México. 76 pp.
- Castro-Aguirre, J. L., Balart, E. F. y Arvizu-Martínez, J. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. Hidrobiológica. 5 (1-2): 57-78.
- Chang-Keun, K., Jeong, B. K., Kun-Seop, L., Jong, B. K. Pil-Yong, L. y Jae-Sang, H. 2003. Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: dual stable C and isotope analysis. Marine Ecology Progress Series. 259: 79-92.



- Clarke, M. R. 1962. The identification of cephalopod beaks and their relationship between beak size and total body weight. *Bulletin British Museum (Natural History)*. 8(10): 422-480.
- Clarke, M. R. 1986. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press. Oxford. 273 pp.
- Clothier, C. R. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. California Department of Fish and Game. *Fishery Bulletin*. 79: 1-83.
- Colwell, R. K. y Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*. 52 (4): 567 – 576.
- Compagno, C. J. V., Krupp, F. y Schneider, W. 1995. Tiburones. *En: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Volumen II. Vertebrados-parte 1.* (eds) Fisher, W., Krupp, F., Scheneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. y Niem, V. H. FAO. Roma. 647-218.
- Cortés, E. y Gruber, S. H. 1990. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Copeia*. 1: 204-218.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*. 26: 706-717.
- Cousseau, M. B. 1973. Taxonomía y biología del pez ángel, *Squatina argentina* Marini (Pisces: Squatinidae). *Physis*. 32: 261-263.
- Cousseau, M. B. y Figueroa, D. E. 2001. Las especies del género *Squatina* en aguas de Argentina (Pisces: Elasmobranchii: Squatinidae). *Geotrópica*. 47: 85-86.



- Curtis, H. 1986. Biología. Interamericana. E. U. A. 548 pp.
- Daniel, W.W. 1997. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. Limusa. México. 878 pp.
- Das K., Lepoint, G., Loizeau, V., Debacker, V., Dauby, P. y Bouquegneau, J. M. 2000. Tuna and dolphin associations in the Northeast Atlantic: evidence of different ecological niches from stable isotope and heavy metal measurements. Marine Pollution Bulletin. 40: 102-109.
- Das, K., Beans, C., Holsbeek, L., Mauger, G., Berrow, S. D., Togan, E. Y Bouquegneau, J. 2003. Marine mammals from Northeast Atlantic: relationship between their trophic status as determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measurements and their trace metal concentrations. Marine Environmental Research. 56: 349-365.
- Day, J. W. Jr., Hall, C. A. S., Kemp, W. M. Y Yañez-Arancibia, A. 1989. Estuarine ecology. John-Wiley & Sons. E. U. A. 558 pp.
- DeNiro, M. J. y Epstein, S. 1978. Influence of the diet on the distribución of carbon isotopes in animals. Geochimica Cosmochimica Acta. 42: 495-506.
- DeNiro, M. J. y Epstein, S. 1981. Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochimica Cosmochimica Acta. 45: 341-351.
- Ellis, J. R., Pawson, M. G. y Shackley, S. E. 1996. The comparative feeding ecology of six species of ray (elasmobranchii) in the North-East Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 76: 89-106.
- Fazzano, O. B., Medina, A., Becerra, M. A. y Furtado-Neto, M. A. 1999. Datos sobre *Squatina dumeril* (Chondrichthyes, Squatinidae) no brasil, com



- somentários taxonômicos do gênero *Squatina* em águas brasileiras. Arquivos de Ciencias Marinhas, Fortaleza. 32: 133-136.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W. Sommer, C. Carpenter, K. E. y Niem, V. H. 1995. Guía FAO para la identificación de peces para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. II y III. Vertebrados, Parte 1 y 2: 647-1813.
- Fouts , W. R. y Nelson, D. R. 1999. Prey Capture by the Pacific Angel Shark, *Squatina californica*: Visually mediated strikes and ambush-site characteristics. Copeia. 2: 304-312.
- Furtado-Neto y Carr, 2003 Furtado-Neto, M. A. and Carr, S. 2003. Molecular phylogeny of angel sharks (Squatinidae, Elasmobranchii) from Brazil. AES Meeting abstracts, Manaus, Brazil.
- Gadig, O. B. F., Medina, A., Bezerra, M. A. y Furtado Neto, M. A. A. 1999. Data on *Squatina dumeril* (Chondrichthyes, Squatinidae) from Brazil, with taxonomic comments on genus *Squatina* off the Brazilian coast. Arquivos de ciencias do mar. Fortaleza.32: 133-136.
- Gaida, I. H. 1995. Evolutionary aspects of gene expression in the Pacific angel Shark, *Squatina californica* (Squatiniformes: Squatinidae). Copeia. 3: 532-554.
- Gaida, I. H. 1997. Population structure of the Pacific angel shark, *Squatina californica* (Squatiniformes: Squatinidae) around the California Channel Islands. Copeia. 4: 738-744.
- Galván, M. F., Nienhuis, H. y Klimley, P. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Gulf of California, Mexico. California Fish and Game. 75: 74-84.
- Gerking, S. D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. E. U. A. 416 pp.



- Griffiths, R. C. 1965. A study of ocean fronts off Cape San Lucas, Lower California. United States Fish Wildlife Service Special Scientific Report Fisheries. 449: 40 pp.
- Grijalva-Chon, J. M., Kaichi, A y Numachi, K. I. 2002. Homogeneidad genética en tiburón ángel (*Squatina californica*) del Golfo de California, evidenciada por análisis PCR-RFLP de la región control del ADN mitocondrial. Ciencia y Mar. 6 (17): 37-42.
- Guerrero-Maldonado, L. A. 2002. Captura comercial de elasmobranquios en la costa suroccidental del Golfo de California, México. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 54 pp.
- Hamlett, W. C. 1999. Shark, skates and rays. The biology of elasmobranch fishes. The Johns Hopkins University Press. E. U. A. 515 pp.
- Hendrix, M. E. 1995. Guía FAO para la identificación de Estomatópodos. Pacífico Centro-Oriental. Vol. I. Invertebrados, Parte 1: 356-537.
- Hellfman, G. S., Collete, B. B. y Facey, D. E. 1997. The diversity of fishes. Blackwell Science. E. U. A. 528 pp.
- Hesslein, R. H., Hallanrd, K. A. y Ramlal, P. 1993. Replacement of sulfur, carbon and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Canadian Journal Fisheries Aquatic Sciences. 50: 2071-2076.
- Hobson, K. A. K., Ambrose, W. G. y Renaud, P. E. 1995. Sources of primary production, benthic-pelagic coupling, and trophic relationships within the North-east water Polynia: insight from $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ analysis. Marine Ecology Progress Series. 128: 1-10.



- Holden, M. J. 1966. The food of the spurdog, *Squalus acanthias*. J. Cons. Perm., Int. Explor. Mer. 30 (2): 255-266.
- Holden, M. J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions: *En*: Sea Fisheries Research. F. R. H. Jones (ed) Halted Press Book. Pp. 117-137.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology. 59 (1): 67-77.
- Hyslop, E. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. Journal of Fish Biology. 17 : 411 - 429.
- Iverson, L. K. y Pinkas, L. 1971. A pictorial guide to beak of certain eastern Pacific cephalopods. California Div. Fish and Game. Fishery Bulletin. 152: 83-105.
- Jennings, S., Reñones, O., Morales-Nin, B., Polunin, N. V. C., Moranta, J. y Coll, J. 1997. Spatial variation in the ¹⁵N, and ¹³C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. Marine Ecology Progress Series, 146: 109-116.
- Jones, B. C. y Geen, G. H. 1977. Food and feeding of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia waters. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 34: 2067–2078.
- Kato, S. y Hernández-Carvallo, A. 1967. Shark tagging in the eastern Pacific Ocean, 1962-1965. pp.93-109. *En*: Gilbert, P. W., Mathew, R. F y Rall, D. P. (eds). Sharks, skates, and rays. The Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland. 624 pp.



- Kennish, M. J. 1990. Ecology of estuaries. Vol. II. Biological aspects. CRC Press. E. U. A. 391 pp.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological methodology. Addison Wesley Longman. E. U. A. 620 pp.
- Langton, R. W. 1982. Diet overlap between the Atlantic cod *Gadus Morhua*, silver hake *Merluccius bilinearis* and fifteen other northwest Atlantic finfish. U. S. National Marine Fisheries Service. Fishery Bulletin. 80: 745-759.
- Marqueda-Cava, E. A. 2003. Reproductive biology of Pacific angel shark *Squatina californica* at the South Western Gulf of California. AES Meeting abstracts, Manaus, Brazil.
- Medved, R., Stillwell, C.E. y Casey, J. G. 1988. The rate of food consumption of young sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*) in Chincoteague Bay, Virginia. Copeia. 4: 956-963.
- Merriman, D. y Olsen, H. 1949. The angel shark, *Squatina dumeril*, in southern New England waters. Copeia. (3): 221.
- Michael, S. W. 1993. Reef sharks and rays of the world. A guide to their identification, behavior, and ecology. Sea challengers. E. U. A. 106 pp.
- Milessi, A., Vögler, R. y Bazzino, G. 2001. Identificación de tres especies del género *Squatina* (Elasmobranchii, Squatinidae) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay (ZCPAU). Gayana. 65: 167-172.
- Miller, D. J. y Jorgensen, S. C. 1973. Meristic characters of some marine fishes of the western Atlantic Ocean. California Department. Fishery Bulletin. 71(1): 301-312.



- Miller, D. J. y Lea, R. N. 1972. Guide to the coastal marine fishes of California. California Department of Fish and Game. Fish Bulletin. 157: 249 pp.
- Monod, T. 1968. *Le complexe urophore des poissons teleosteens*. Memories de L'Institute Fundamental D' Afrique Noire. 81: 705 pp.
- Moser, M. y Anderson, S. 1977. An intrauterine leech infection: Branchellion lobata Moore, 1952 (Piscicolidae) in the Pacific angel shark (*Squatina californica*) from California. Canadian Journal of Zoology. Vol. 55 (4): 759-760.
- Natanson, L. y Cailliet, G. M. 1986. Reproduction and development of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. Copeia. 4: 987-994.
- Natanson, L. y Cailliet, G. M. 1990. Vertebral growth zone deposition in Pacific angel sharks. Copeia. 4: 1133-1145.
- Natanson, L., Cailliet, G. M. y Welden, B. A. 1984. Age, growth and reproduction of the Pacific angel Shark (*Squatina californica*) from Santa Barbara, California. American Zoology. 24 (3): 130.
- Odum, E. 1985. Fundamentos de ecología. Interamericana. E. U. A. 422 pp.
- Olson, R. J. y Boggs, C. H. 1986. Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacares*): independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bionergetics and cesium concentrations. Canadian Journal Fisheries Aquatic Sciences. 43: 1760-1775.
- Overman, N. C. y Parrish, D. L. 2001. Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in $\delta^{13}\text{C}$. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 58: 1253-1260.



- Peterson, B. J. y Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual Review of Ecology and Systematics. 18: 293-320.
- Pinkas L., S. Oliphant, M. e Iverson, I. L. K. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Fish bulletin.152:105.
- Pinnegar, J. K. y Polumin, N. V. C. 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. Oecologia, 122: 399-409.
- Pittenger, G. G. 1984. Movements, distributions, feeding, and growth of the pacific angel sharks, *Squatina californica* off Santa Barbara, California. Copeia. 1986: 987-994.
- Plesher, D. B. 1983. Pacific angel shark. Pacific Fishing. February. 55-59.
- Rau, G., Ainley, D., Bengtson, J., Torres, J. Y Hopskins, T. 1992. $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in weddell seabirds, seals and fish: implications for diet and trophic structures. Marine Ecology Progress Series: 84-1-8.
- Real Academia Española. 1992. Diccionario de la lengua española. 21º edic. Editorial Calpe, S. A. 1513 pp.
- Reñones, O., Polunin, V. C. y Goni, R. 2002. Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean litoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. Journal of Fish Biology. 63: 122-137.
- Roden, G. I. y Emilsson, I. 1979. Physical oceanography of the Gulf of California. Simposium sobre el Golfo de California. Universidad Autónoma de México. Manuscrito sin publicar. 58 pp.



- Rose, D. A. 1996. An overview of world trade in sharks. Traffic. United Kingdom. 106 pp.
- Sánchez-Reyes, N. A., Villavicencio-Garayzar, C. J. y Balart-Paez, E. 2002. Observaciones sobre el desarrollo embrionario del tiburón angelito *Squatina californica* (Chondrichthyes: Squatinidae) Ayres 1859, en la Bahía de La Paz, B. C. S. II Semana del tiburón en la UNAM. Programa y memorias. pp. 20.
- Schaefer, K. M. 1984. Swimming performance, body temperatures and gastric evacuation times of the black skipjack, *Euthynnus lineatus*. Copeia. 4: 1000-1005.
- Schell, D., Barnett, B. y Vinette, K. 1998. Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton of the Bering, Chukchi and Beaufort Seas. Marine Ecology Progress Series. 162: 11-23.
- Segura-Zarzosa, J. C., Abitia-Cárdenas, L. A. y Galván-Magaña, F. 1997. Observaciones sobre la alimentación del tiburón *Heterodontus francisci* Girard 1854 (Chondrichthyes: Heterodontidae), en la Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. Ciencias Marinas. 23(1): 111-128.
- Sierra, L. M., Claro, R. y Popova, O. A. 1994. Alimentación y relaciones tróficas. 263-320 pp. En: Claro, R. (ed). Ecología de los peces marinos de Cuba. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México. 525 pp.
- Simpfendorfer, C. A. 1998. Diet of the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Queensland. Australian Journal of Marine and Freshwater Research. Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 49: 757-761.
- Smith, P. E. y Zaret, M. T. 1982. Bias in estimating niche overlap. Ecology: 1248-1253.



- Sole-Cava, A. M., Vooren, C. M y Levy, J. A. 1983. Isozymic differentiation of two sibling species of *Squatina* (Chondrichthyes) in South Brazil. *Comp. Biochem. Physiol.* 75B: 355-358.
- Sole-Cava, A. M. y Levy, J. A. 1987. Biochemical evidence for a third species of angel shark off the east coast of South America. *Biochem. Syst. Ecol.* 15: 139-144.
- Standora, E. A. y Nelson, D. R. 1977. A telemetry study of the behavior of free-swimming Pacific angel sharks, *Squatina californica*. *Bulletin California Academy Science.* 76: 193-201.
- Stevens, J. D. 1973. Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca* L.) off south-west England. *Journal of the Marine Biological Association of UK.* 53: 357-361.
- Stevens, J. D. y McLoughlin, K. J. 1991. Distribution, size and sex composition, reproductive biology and diet of sharks from northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research.* 42: 151-199.
- Stillwell C. E. y Kohler, N. E. 1982. Food, feeding habits and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences.* 39: 407-414.
- Sunye, P. S. y Vooren, C. M. 1997. On cloacal gestation in angel sharks from Southern Brazil. *Journal of Fish Biology.* 50: 86-94.
- Thomson, D. A., Findley, L. T. y Kerstitch, A. N. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California. The University of Texas. New York. 353 p.



- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G. Y Slade, N. A. 1983. Fractionation and turnover of stable isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis diet. *Oecología*. 57: 32-37.
- Traganza, E. D., Redalje, D. G. y Gatwood, R. W. 1987. Chemical flux. Mixed layer entrainment and phytoplankton blooms at upwelling fronts in the California coastal zone. *Contribution Shelf Research*. 7: 89-105.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1996a. Pesquería del tiburón y cazón. *En: Casas-Valdéz, M., Ponce-Díaz, G. Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur*. 1999. 2ª ed. SEMARNAP. GOB. DE BCS. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Centro de Investigaciones Biológicas. FAO. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Cet del Mar. Instituto Politécnico Nacional. Vol. I. 350 pp.
- Villavicencio-Garayzar, C. J. 1996b. Aspectos poblacionales del angelito, *Squatina californica*, AYRES, en Baja California, México. *Revista de Investigación Científica Serie Ciencias Marinas* (1):15-21.
- Villavicencio-Garayzar, C. J., Mariano-Meléndez, E. y Downton-Hoffman, C. A. 1997. Tiburones capturados comercialmente en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. *En: Urbán, R. J. y Ramírez, R. M. (Eds). 1997. La Bahía de La Paz, investigación y conservación*. Universidad Autónoma de Baja California Sur-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-SCRIPS. 189-200 pp.
- Vögler, R., Milessi, A. C. y Quiñones, R. A. 2003. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. *Journal of Fish Biology*. 62: 1254-1267.
- Vooren, C. M., and Da Silva, K. G. 1991. On the taxonomy of the angel shark from southern Brazil, with the description of *Squatina oculata* Sp. N. *Revista Brasileira de Biologia*. 51 (3): 589-602.



- Walker, H. J. Jr. y Rosenblatt, R. H. 1988. Pacific toadfishes of the genus *Porichthys* (Batrachoididae) with descriptions of three new species. *Copeia*. 4: 887-904.
- Weisz, P. B. 1972. Elementos de biología. Omega. España. 495 pp.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*. 60: 331-367.
- Wolff, C. A. 1982. A beak key for eight eastern tropical Pacific cephalopods species, with relationship between their beak dimensions and size. *Fishery Bulletin*. 80(2): 357-370.
- Wolff, C. A. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean. NOAA Technical Report NMFS. 17: 50 pp.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman y Hall. E. U. A. 404 pp.
- Wourms, J. P. 1977. Reproduction and development of chondrichthyan fishes. *American Zoology*. 17: 379-410.
- Zayas-Álvarez, J. A. 1998. Biología reproductiva del tiburón ángel *Squatina californica* (Ayres, 1859) (Pisces: Squatinidae) en el Golfo de California. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 49 pp.