CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLOGICAS DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

HÁBITOS ALIMENTICIOS DEL PEZ GUITARRA *Rhinobatos productus* EN EL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Pesquerías)

p r e s e n t a

F a u s t o V a l e n z u e l a Q u i ñ o n e z

La Paz, B.C.S. Agosto de 2009

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10 horas del 18 día del Mes de Agosto del 2009, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"HABITOS ALIMENTICIOS DEL PEZ GUITARRA *Rhinobatos productus* EN EL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

FAUSTO VALENZUELA QUIÑONEZ

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN **PESQUERÍAS**

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

DR. EUGENIO ALBERTO ARAGÓN NORIEGA
DIRECTOR DE TESIS

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
CO-TUTOR

DR. DAVE EBERT
CO-TUTOR

DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Conformación del Comité

Comité Tutorial y Comité Revisor de Tesis

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega-Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Dr. Felipe Galván Magaña-Cotutor

Instituto Politécnico Nacional.

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.

Dr. Dave Ebert-Cotutor

Pacific Shark Research Center. Moss Landing Marine Laboratories

Jurado de Examen

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega

Dr. Felipe Galván Magaña

Dr. César Augusto Salinas Zavala

Suplente

Dr. Leonardo Huato Soberanis

Resumen

El 90% de las capturas de batoideos en el Pacífico mexicano son capturados en el Golfo de California donde la composición de la captura de la pesca artesanal de rayas es dominada por *Rhinobatos productus.* Estudios de alimentación en Rhinobatidos muestran que son organismos costero-bentónicos que se alimentan principalmente de crustáceos y en menor grado de peces y cefalópodos asociados al fondo. Se colectaron 160 estómagos de *R. productus* entre 460 a 1090 mm de Marzo a Agosto de 2008, en el Alto Golfo de California (AGC) para llevar a cabo un análisis de la dieta mediante contenido estomacal e isotopos de Carbono (^{13}C) y Nitrógeno (^{15}N). 100 estómagos presentaron alimento, la mayoría de las presas presentaron un alto grado de digestión (83%). En el análisis general de la dieta según el Índice de Importancia Relativa (IIR), estuvo dominada por camarones (Penaoidea y Caridea) (51.71 %IIR) seguidos por peces (9.94 %IIR) cangrejos (Brachyura) (7.2 %IIR). No hubo diferencia en la composición de la dieta por sexos solo una ligera mayor proporción de peces y cefalópodos en hembras que en machos. El %IIR presentó una marcado cambio ontogénico en la dieta por un lado los juveniles (435-569 mm) se alimentaron casi exclusivamente de camarones (Penaoidea y Caridea) (81.39 %IIR) mientras los adultos (570-830 mm) continúan alimentándose de camarones (Penaoidea y Caridea) pero en una menor proporción menor (24.94 %IIR), por otro lado peces (24.33 %IIR) y cangrejos (Brachyura) (12.31 %IIR) incrementaron su importancia e iniciaron a incorporar calamares Loliginidae (4.37 %IIR). El grupo de adultos (831-1090 mm) se alimentaron preferencialmente de cangrejos (Brachyura) (39.87 %IIR) y peces (27.18 %IIR). El análisis general y por sexos del índice de Lévin mostró que es un organismo especialista (B*i*=0.07-0.08); el grupo de juveniles (435-569) (B*i*=0.06) presentó una dieta altamente especializada en cambio los adultos (831-1090 mm) llegaron a catalogarse como generalistas (B*i*=0.71). El índice de diversidad de Shannon Wiener en el análisis general y por sexos mostró una dieta poco diversa (H'=1.39-1.77), en cambio por grupo de talla se observó un incremento en la diversidad de la dita de adultos (831-1091 mm) (H´= 2.46) con respecto a los juveniles (435-569 mm) (H'= 1.16). Se evidenció un alto traslape en la dieta entre por sexos (Cλ=0.82) y una disminución del traslape de la dieta de juveniles con respecto a los grupos de adultos (570-830 mm) (Cλ=0.59) adultos (831-1091 mm) (Cλ=0.33). No hubo diferencias significativas en la proporción C:N entre las muestras con y sin extracción de lípidos. Los valores generales de δ^{13}C (-15.13 ± 0.47‰) y δ^{15}N (19.74 ± 0.50) corresponden a valores de organismos que se alimentan en hábitats costero bentónicos. No se encontraron diferencias significativas de δ^{13}C y δ^{15}N entre sexos. Los juveniles (435-569 mm) estuvieron enriquecidos en δ^{13}C con respecto a los adultos (Tukey p=0.004). En el caso de δ^{15}N el grupo de juveniles (435-569 mm) estuvieron empobrecidos en δ^{15}N con respecto a los grupos de adultos (Tukey p<0.001 en ambos casos), no se encontraron diferencias entre los grupos en adultos (Tukey p=0.09). Los valores de nivel trófico (NT≈3.6) obtenidos para *R. productus* lo ubican como un depredador carnívoro secundario, además la variación en la dieta en diferentes estadios de desarrollo tiene implicaciones en un ligero cambio en el nivel trófico

Palabras Clave: Contenido Estomacal, Isotopos Estables, Hábitos Alimenticios

.

Abstract

The 90% of batoideii catches of Mexican Pacific coast are support by Gulf of California, where artisanal ray fishery is dominated by *R. productus*. Rhinobatids feeding studies stated that are coastal-benthic organisms and fed mainly of crustaceans, fishes and cephalopods associated at bottom. 160 stomachs of *R. productus* were collected, ranged between 460 mm to 1090 mm total length, from march to august 2008 at the Upper Gulf of California (UGC), in order to study feeding habits by means of stomach content and stable isotope analysis. 100 stomachs had alimentary items; the most of prey were highly digestive stage (83%). The general diet analysis by Index of Relative Importance (%IRI) showed that the diet was dominated by shrimp (Penaoidea and Caridea) (51.71 %IRI) followed by fish (9.94 %IRI) and brachyuran crabs (7.2 %IRI). There were not difference in diet composition between females and males. The %IRI present a remark ontogeny diet change, juvenile (435-570 mm) fed almost exclusively of shrimp (Penaoidea and Caridea) (81.39 %IRI), although adults (570-830 mm) still fed on shrimp (Penaoidea and Caridea) but in minor proportion (24.94 %IRI) while fish (24.33 %IRI) and brachyuran crabs (12.31 %IRI) increase in importance and add squids Loliginidae (4.37 %IRI). Adults (831-1090 mm) fed mainly on brachyuran crabs (39.87 %IRI) and fishes (27.18 %IRI). The general and by sex index of Levin showed that *R. productus* is a specialized predator (B*i*=0.07-0.08); juvenile (435-569) (B*i*=0.06) were highly specialized and adults (831-1090 mm) became to generalist predators. General and by sex diversity of prey were low (H'=1.39-1.77), adults (831-1090 mm) (H´= 2.46) had more diverse diet than juvenile (H'= 1.16). There were high diet overlapping between females and males (Cλ=0.82); juvenile diet overlapping decrease regarding to increase in size adults (570-830 mm) (Cλ=0.59) and adults (831-1091 mm) (Cλ=0.33). There were not significant differences on C:N of muscle samples extracted and non-extracted lipids. General values of $\delta^{13}C$ (-15.13 ± 0.47‰) y $\delta^{15}N$ (19.74 ± 0.50) correspond to organisms that fed on coastal benthic zones. Females and males presented not significant differences in isotopic signatures of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. Juvenile were enriched on $\delta^{13}C$ regarding to both adults stages (Tukey p=0.004) however juvenile were depleted on $\delta^{15}N$ regarding to adults (Tukey p<0.001; both groups). Trophic level values (TL≈3.6) showed that *R. productus* is a secondary carnivore predator, furthermore a trophic level increase regarding to size was found.

Keywords: Stomach Content, Stable Isotopes, Feeding Habits.

Dedicatoria

A mi familia quienes me conocen desde siempre y han apoyado todas mis decisiones a lo largo de mi vida. Mi padre Fausto Valenzuela Velázquez mi madre Margarita Quiñonez Díaz y hermanas Daly y Laura.

Maestros y Amigos

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por todo el apoyo brindado a través del proyecto 48445 “Bases socioeconómicas y biológicas para la explotación sustentable de los recursos pesqueros del Alto Golfo de California” financiado por el CONACYT y cuyo responsable es el Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega. El apoyo económico permitió la generación de datos así como su análisis y la redacción de este documento. A las autoridades de la Institución mi agradecimiento. Al CONACYT por la beca 235142 durante mis estudios de posgrado.

Al comité tutorial al Dr. Alberto Aragón Noriega por brindarme la confianza y por proporcionarme todo lo necesario para permitirme desarrollar la presente investigación. Al Dr. Felipe Galván Magaña que siempre tiene las puertas abiertas para cualquier persona gracias por sus valiosos comentarios en el desarrollo de la tesis. Al Dr. Dave Ebert por su accesibilidad a pesar de los problemas lingüísticos.

A las personas que permitieron la recolecta de organismos en especial al M.C. Edgar Alcántara Razo, quien en todas las campañas evitó que me preocupara de cualquier otra cosa que no fueran mis muestras así como a Demetrio, Jesús, Polo y Araceli. A la Dra. Juana López por permitir la recolecta de ejemplares en los cruceros de investigación así como a Esteban por la recolecta de las mismas. La familia Reyna Verdugo por su apoyo en el recorrido de campos de pesca al sur de San Felipe. A Leobardo y Marcela por abrir las puertas de su casa y su invaluable ayuda para conseguir que pudiese salir a recolectar organismos a bordo de barco ISMAR, agradezco el apoyo brindado por la tripulación durante el viaje.

Al CICIMAR en especial a los laboratorios de Pesquerías y de Química quienes permitieron llevar a cabo el análisis de las muestras. Al M. C. Yassir Torres Rojas por su gran ayuda en todo tipo de asesorías durante mi estancia en CICIMAR, así como demás personas con quienes permitieron que las horas en el laboratorio fueran más ligeras.

A todas las personas que de alguna u otra manera estuvieron presentes a lo largo de estos dos años e hicieron los días amenos, así como que el "tiempo vuele". Gracias por su amistad y apoyo.

Contenido

1. Introducción 1

2. Antecedentes 4

3. Objetivo general 6

3.1. Objetivos particulares 6

4. Área de estudio 7

5. Metodología 9

5.1. Obtención de muestras 9

5.2. Trabajo de laboratorio 9

5.3. Análisis cuantitativo de la dieta 10

5.3.1. Índice de importancia relativa 10

5.4. Índices ecológicos 11

5.4.1. Índice de Levin 11

5.4.2. Índice de Shannon Wiener 12

5.4.3. Índice de Morisita-Horn 12

5.5. Análisis de isótopos estables de carbono ($^{13}C/^{12}C = \delta^{13}C$) y Nitrógeno ($^{15}N/^{14}N = \delta^{15}N$). 13

5.5.1. Análisis estadístico 14

5.6. Nivel Trófico 14

6. Resultados 16

6.1. Trabajo de Laboratorio 16

6.2. Análisis cuantitativo de la dieta 18

6.2.1. Dieta general 18

6.2.2. Dieta por sexo 20

6.2.3. Variación ontogénica de la dieta 24

6.3. Índices ecológicos 28

6.3.1. Índice de Levin 28

6.3.2. Índice de Shannon-Wiener 29

6.3.3. Índice de Morisita-Horn 30

6.4. Análisis de isótopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ 31
6.4.1 Relación C:N 31
6.4.2 Análisis general y entre sexos 32
6.4.3 Variación ontogénica de la señal isotópica 33
6.5 Nivel Trófico 34
7. Discusión 36
7.1 Análisis de contenido estomacal 36
7.1.1 Análisis general de la dieta 36
7.1.2 Dieta por sexos 38
7.1.3 Variación ontogénica de la dieta 40
7.2. Índices Ecológicos 42
7.3 Isotopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ 44
7.3.1 Relación C:N 44
7.3.2 Señal isotópica general y entre sexos 45
7.3.3 Variación ontogénica de la señal isotópica 47
7.4 Nivel trófico 49
8. Conclusiones 53
Recomendaciones 54
Bibliografía 55
ANEXOS 74

Índice de Figuras

Figura 1. Alto Golfo de California (Tomado de Ramírez Rojo y Aragón Noriega, 2006)……... 7
Figura 2. *Rhinobatos productus* longitud total (LT) y ancho de disco (AD)…… 9
Figura 3. Estructura de tallas de machos y hembras de *R. productus*…….... 16
Figura 4. Porcentaje de estómagos vacios y con contenido…….. 17
Figura 5. Índice de llenado 1 (1-25%), 2 (26-50%), 3 (51-75%) y 4 (76-100%)…….. 17
Figura 6. Estado de digestión de las presas……... 18
Figura 7. Participación en la dieta general de *R. productus* a) Presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de Crustáceos, 5) peces 6) Loliginidae y 7) otros. b) participación porcentaje del índice de importancia relativa…… 20
Figura 8. Participación en la dieta de hembras de *R. productus a*) Presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa, 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) otros……... 22
Figura 9. Participación en la dieta de machos de *R. productus*, presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa, 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) otros…… 23
Figura 10. Valor porcentual del índice de importancia relativa (%IIR) de los grupos presa de hembras y machos de *R. productus*…….... 23
Figura 11. Participación en la dieta de juveniles (435-569 mm) de *R. productus*, presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces y 6) otros…… 26
Figura 12. Participación en la dieta de adultos (570-830 mm) de *R. productus,* presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) Otros…….. 27
Figura 13. Participación en la dieta de adultos (830-1090 mm) de *R. productus,* presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) otros……... 27
Figura 14. Variación de valor porcentual del índice de importancia relativa (%IIR) de los grupos presa en diferente estado ontogénico de *R. productus*……. 28
Figura 15. Representación gráfica de la relación C/N del músculo de *R. productus*

con y sin extracción de lípidos……... 31
Figura 16. Representación gráfica de la señal isotópica (promedio ± DE) de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ general, hembras y machos del músculo de *R. productus*…… 32
Figura 17. Representación gráfica de la señal isotópica (promedio ± DE) $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de juveniles (435-569 mm), adultos (570-830 mm) y adultos (830-1090 mm) del músculo de *R. productus*…….. 33

Índice de Tablas

Tabla I. Índice de Lévin para *Rhinobatos productus* en diferentes categorías: general, por sexos y estadio ontogénico…….. 29
Tabla II. Índice de Shannon-Wiener para *Rhinobatos productus* en diferentes categorías: general, por sexos y estadio ontogénico…… 30
Tabla III. Índice de traslapo de dieta de Morisita-Horn…….. 30
Tabla IV. Valores de nivel trófico calculados para *R. productus* mediante contenido estomacal (Cortés, 1999) e isotopos estables δ15N (Post, 2002) tomando como base material orgánico particulada (Altabet et al., 1999) y diferentes valores de Δ (Δ_1= 2.7, Caut *et al*., 2009; Δ_2=3.11, Vanderklift, 2003; Δ_3=3.4, Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002)…….. 35

Anexos

Anexo I. Composición general de la dieta de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR)…….. 75
Anexo II. Composición de la dieta de hembras de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR)……... 77
Anexo III. Composición de la dieta de machos de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR)……... 78
Anexo IV. Composición de juveniles (435-569 mm), adultos (570-830 mm) y adultos (830-1091 mm) de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR)…….. 80
Anexo V. Valores de índice de Lévin y de Shannon-Wiener para diferentes especies de Rhinobatidos…… 82

1. Introducción

La mayor producción de elasmobranquios en México se concentra en la costa del Pacífico (68.9% de las capturas de 1996-2003) (CONAPESCA, 2003). Históricamente el 90% de la producción de mantas y rayas (Batoideos) del Pacífico proviene del Golfo de California (Sonora, Baja California, Baja California Sur y Sinaloa) del cual, el estado de Sonora aporta el 50% de las capturas (CONAPESCA, 2004). El pez guitarra *Rhinobatos productus* es el más abundante en las capturas (Márquez, 2002; Bizarro *et al*., 2007) es una raya comúnmente observada en aguas templadas a lo largo de la línea costa de Océano Pacífico, su distribución es de San Francisco, California a Guerrero México incluyendo el Golfo de California (Bebee y Tee Van, 1941; Fisher *et al.*, 1995). Es una especie que habita fondos blandos de bahías, lagunas costeras y estuarios (Márquez, 2007).

Los batoideos como depredadores tope, diversidad de especies y mayor abundancia podrían potencialmente jugar papeles importantes en las redes alimenticias de comunidades demersales marinas vía interacciones ecológicas tales como competencia y depredación (Murawski, 1991; Mayo *et al*., 1992; Fogarty y Murawski, 1998; Link *et al*., 2002; Orlov, 2004). Ha sido bien documentado que algunos grupos de batoideos *e.g.* las familias Myliobatidae y Rhinobatidae, juegan de hecho un papel de influencia importante en el cambio de la comunidad de la fauna béntica en sustratos de fondo blando (Lasiak, 1982; VanBlaircom, 1982; Rossuow, 1983; Smith y Merriner, 1985; Gray *et al*., 1997; Ebert y Cowley, 2003).

El conocer las relaciones tróficas es fundamental para investigaciones de procesos ecosistémicos (Polis y Winemiller, 1996). Los estudios de dieta basadas en contenido

estomacal ha sido una práctica estándar en ecología de peces (Hyslop, 1980) que permite conocer el lugar que ocupa el depredador y sus presas en la red alimenticia. Este tipo de estudios también ayuda a entender como un depredador podría influenciar la población de las presas y viceversa. Sin este conocimiento, podrían surgir problemas de cambios en la red alimenticia cuando la abundancia de una o mas especies es alterada, tal como aquellas causadas por sobrepesca (Rinewalt *et al*., 2007).

El análisis de contenido estomacal permite conocer de qué se alimenta un depredador y puede ser cuantificado en términos de taxones específicos ingeridos, pero no necesariamente asimilados. Los contenidos estomacales provee solo información acerca de la alimentación inmediata antes de la captura (Grey *et al*., 2002). Los análisis de isótopos estables en tejidos del consumidor permiten conocer el origen del alimento asimilado y es una técnica que se utiliza cada vez más como una eficaz herramienta ecológica para evaluar relaciones tróficas en una amplia variedad de ecosistemas (Peterson y Fry, 1987; Hobson, 1999).

La abundancia natural de isótopos de carbono y nitrógeno es frecuentemente usada, la medición de ambos actualmente producen más información en relaciones alimenticias que un solo elemento (Grey *et al.*, 2002). Como fracción de isótopos de carbono de la fuente alimenticia al consumidor es relativamente conservativa (0 a + 1‰, DeNiro y Epstein, 1978), la firma $\delta^{13}C$ de un organismo refleja la composición isotópica de la dieta y provee información de la fuente de carbono de la red alimenticia. La abundancia de $\delta^{15}N$ en los tejidos del consumidor tiende a un relativo incremento al de su presa debido a la excreción preferencial de los isótopos más ligeros durante la transaminación y desaminación de

proteínas. El enriquecimiento de $\delta^{15}N$ es usualmente de 3.4‰ y entonces puede ser usado para delinear la estructura trófica en la red alimenticia debido a que cambia en cada nivel trófico (Minagawa y Wada, 1984).

A pesar de que los isótopos brindan información de la dieta asimilada, ésta no da resultados de resolución taxonómica, por lo que esta técnica y el análisis de contenido estomacal se consideran complementarios en el estudio de relaciones tróficas intraespecíficas e interespecíficas (Román, 2003). En la actualidad se ha planteado la necesidad de incorporar el uso de isótopos estables en los estudios de contenido estomacal de rayas para tener un mejor entendimiento de las relaciones tróficas y los impactos ecológicos entre rayas y peces demersales (Ebert y Bizarro, 2007; Bizarro *et al*., 2007b). En base a lo anterior, el objetivo del presente estudio es describir los hábitos alimenticios de *Rhinobatos productus* por medio de contenido estomacal e isótopos estables en el Alto Golfo de California.

2. Antecedentes

En México *Rhinobatos productus* ha sido ampliamente estudiado, se han realizado trabajos de edad y crecimiento (Timmons y Richard, 1997; Downton, 2001; Márquez, 2007), biología reproductiva (Villavicencio, 1993; Downton, 2001; Downton, 2007; Márquez, 2007), estructura genética (Sandoval Castillo *et al.*, 2004) y selectividad (Márquez, 2005).

En cuanto su alimentación, Talent (1982) en Elkhorn Slough California observó que *R. productus* se alimenta principalmente de crustáceos de los cuales su principal presa fue el cangrejo *Hemigrapsus oregonensis*, además encontró que existe una ligera variación del hábito alimenticio en tallas grandes (90-140 cm) debido que estos incorporaron peces en su dieta sin llegar a ser un alimento importante. Downton (2007) en Bahía Almejas y Laguna San Ignacio, Baja California Sur, encontró que *R. productus* se alimenta principalmente de crustáceos de los cuales el camarón *Farfantepenaeus californiensis* y los cangrejos *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* fueron las presas más importantes en Bahía Almejas y estomatópodos *Hemisquilla ensigera californiensis* y *Hemisquilla sp*., langostilla *Pleuroncodes planipes* y camarón *F. californiensis* en Laguna San Ignacio.

Se han realizado varias investigaciones en especies del mismo género en diversas partes del mundo, como Navia Andrés *et al.* (2007) que observó en aguas Colombianas que *Rhinobatos leucorhynchus* se alimenta de crustáceos decápodos (*Trachypenaeus spp.*), por otro lado Ismen *et al.* (2007), en el mar Mediterráneo encontraron que *Rhinobatos rhinobatos* consume en su dieta principalmente crustáceos (Estomatópodos: Squillidae) la cual cambia en función de la talla, los Penaoideos disminuyeron mientras Squillidae ganaron importancia hacia tallas grandes. Shibuya *et al.* (2005) en la costa de Paraíba

Brasil, establecieron que *Rhinobatos percellens* tiene preferencia por crustáceos. Capape y Zaouali (1981) estudiaron el régimen alimenticio de *Rhinobatos rhinobatos* y *Rhinobatos cemiculus* en aguas Tunisias, encontraron que se alimentan de invertebrados bentónicos (moluscos, cefalópodos y teleósteos), la presa principal de *Rhinobatos rhinobatos* fue el poliqueto *Hermione hystrix*. McEachran y Capape (1984) coincide con el estudio anterior en que *Rhinobatos rhinobatos* se alimenta de invertebrados y peces bentónicos. Abdel Azis *et al.* (1993) en aguas del mediterráneo en Egipto, encontraron que *Rhinobatos rhinobatos* se alimenta de peces, crustáceos, moluscos y cefalópodos.

3. Objetivo general

Describir los hábitos alimenticio y nivel trófico de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California mediante el análisis de contenido estomacal e isótopos estables.

3.1. Objetivos particulares

- Identificar la composición de la dieta de *Rhinobatos productus*.
- Definir la amplitud de la dieta.
- Analizar si existe variación de la dieta y traslape trófico en diferente grado ontogénico y entre sexos.
- Establecer los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en el músculo.
- Identificar si varía la composición de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en diferente grado ontogénico y sexos.
- Establecer el nivel trófico.

4. Área de estudio

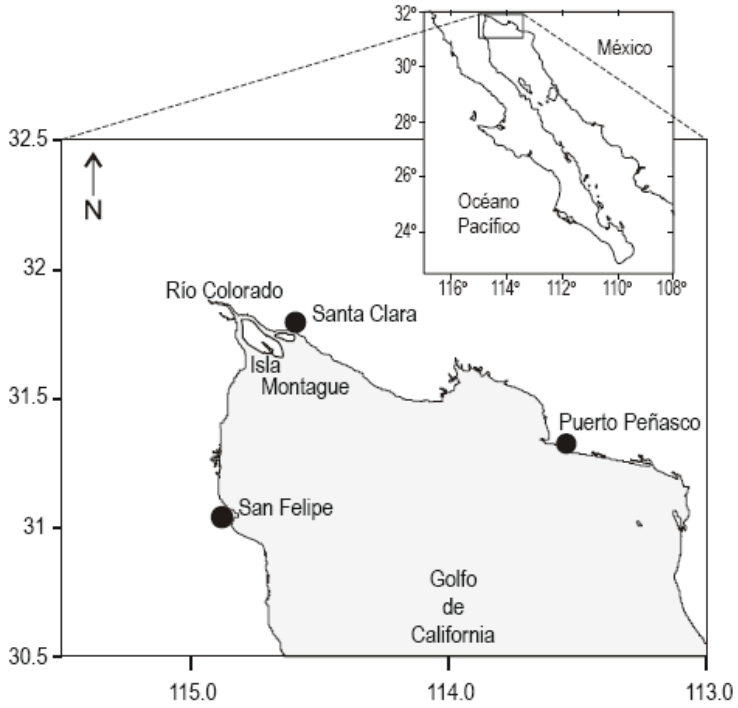

Figura 1. Alto Golfo de California (Tomado de Ramírez Rojo y Aragón Noriega, 2006**).**

El Alto Golfo de California posee una forma casi triangular y se ubica entre los 31º 00´ y los 31º 45´ de latitud norte y entre los 114º 30´ y 114º 60´ de longitud oeste (Fig. 1). Al oeste se encuentra el estado de Baja California y al este el estado de Sonora. La costa oeste esta formada por grandes marismas lodosas, y al noroeste se localiza el desierto de Alta (Lepley *et al*., 1975).

La parte norte del Golfo presenta dos estaciones, la de invierno de latitud media de noviembre a mayo y la de verano subtropical de junio a octubre (Mosiño y García, 1974). Álvarez-Borrego *et al.* (1975), observaron que el Alto Golfo de California presenta una variabilidad anual en temperatura superficial desde 8.2 ºC como mínima en Diciembre a

32.5 ºC como máxima en agosto. Aunque estos registros extremos se presentan principalmente en partes someras, el efecto general es muy similar dada la escasa profundidad del área. Asimismo, encontraron que, la salinidad superficial mínima es de 32.28‰ en octubre y máxima de 41.0‰ en julio; así como una concentración máxima de oxígeno disuelto de 7.2 ml/L en febrero y una mínima de 1.3 ml/L en el mismo mes.

En el Alto Golfo las mareas presentan un patrón semi-diurno, registrándose amplitudes hasta de 10 m. Las condiciones extremas del rango de mareas ocasionan una fuerte mezcla de agua (Álvarez Borrego, 1983). Así mismo, el fenómeno de surgencias en la región norte se presenta durante todo el año por las fuertes corrientes de marea (Álvarez Borrego *et al.*, 1975), lo que ocasiona que esta zona sea altamente productiva.

5. Metodología

5.1. Obtención de muestras

Se realizaron recolectas mensuales de marzo a agosto de 2008 en localidades del AGC (San Felipe, Golfo de Santa Clara y Puerto Peñasco), las muestras provinieron de la captura comercial tanto de embarcaciones menores (pangas) y mayores (barcos), en este caso, también se contó con muestras de un crucero de investigación. Los organismos fueron identificados mediante las claves de Fischer *et al*. (1995). A cada ejemplar se le registró la localidad, longitud total (LT), ancho de disco (AD). Posteriormente se llevó a cabo una disección para extraer el estómago, a su vez se tomó una biopsia de músculo (de la parte dorsal anterior), los cuales fueron colocados en frascos de 5 ml previamente etiquetados y fueron congeladas para su posterior análisis de isótopos estables.

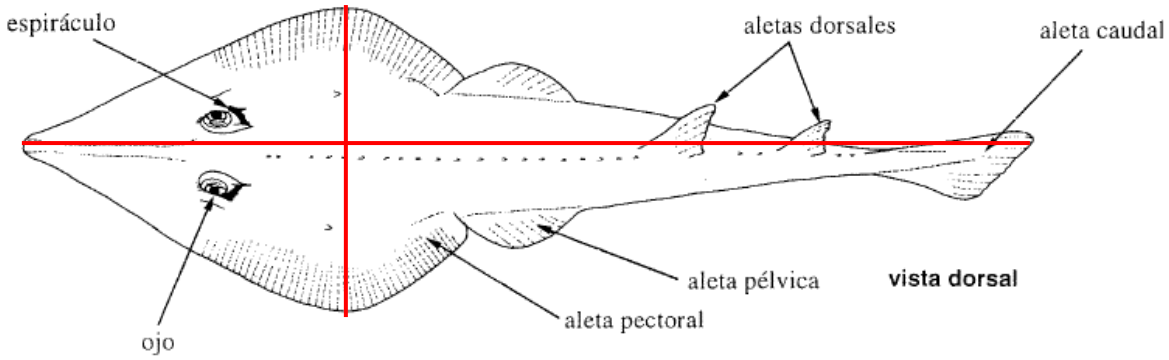

Figura 2. *Rhinobatos productus* longitud total (LT) y ancho de disco (AD).

5.2. Trabajo de laboratorio

Para llevar a cabo el análisis de contenido estomacal se determinó el índice de llenado de los estómagos donde fueron asignados en 4 categorías, 1 (1-25% de llenado), 2 (26-50% de llenado), 3 (51-75% de llenado) y 4 (76-100% de llenado). A las presas se les asignó el

estado de digestión donde 1) lo presentaron las presas que eran identificables debido a su escaso o nulo estado de digestión, 2) fue para presas con la pérdida de alguna estructura corporal (*e.g.* pérdida de alguna extremidad, escamas, piel externa), 3) presas con estructuras aisladas del organismo como esqueletos, partes de exoesqueletos de crustáceos y por último 4) cuando se encontraban estructuras muy rígidas difícilmente digeribles como otolitos, picos de cefalópodos. Posteriormente las presas fueron identificadas y separadas al menor taxón posible dependiendo de su estado digestión. Las presas fueron agrupadas en siete categorías taxonómicas: camarones (Penaoidea y Caridea), cangrejos (Brachyura), estomatópodos, restos de crustáceos, peces, Loliginidae y otros.

La determinación taxonómica de peces que se encuentren en estado mínimo de digestión se identificaron mediante las claves de Miller y Lea (1972), Thomson *et al*. (1979), Allen y Robertson (1994) y Fischer *et al*. (1995). En peces con digestión avanzada se identificaron por medio de el esqueleto axial y/o apendicular, utilizando las claves y trabajos de Clothier (1950), Miller y Jorgensen (1973) y Monod (1968) para el conteo de las vértebras. En el caso de crustáceos se identificaron usando las claves de Garth y Stephenson (1966), Brusca (1980) y Fischer *et al*. (1995) mediante el uso de exoesqueletos o sus restos.

5.3. Análisis cuantitativo de la dieta

5.3.1. Índice de importancia relativa

Se determinaron los índices propuestos por Hyslop 1980 a partir de la información del número y biomasa de las presas:

Índice de porcentaje de frecuencia de aparición (%F_i): $\%Fi = \left(\frac{Mi}{M}\right) * 100$

Índice de porcentaje en número (%N): $\%N = \left(\frac{Ni}{\sum N}\right) * 100$

Índice de porcentaje en biomasa (%W): $\%W = \left(\frac{Wi}{\sum W}\right) * 100$

Donde *Mi* es el número de estómagos que contienen la presa *i*; *M* es el número de estómagos con alimento; *Ni* es el número de especímenes presa del grupo de presa *i*, Σ*N* es el número total de presas detectadas; *Wi* es el peso húmedo en gramos del grupo de presa *i* y Σ*W* es el peso húmedo total en gramos de las presas detectadas.

Se aplicó el índice de importancia relativa (Pinkas *et al.*, 1971) para jerarquizar la importancia de cada una de las presas, las cuales están basadas en los índices mencionados anteriormente:

Índice de importancia relativa (%IRI): $\%IRI = (\%W + \%Ni) * \%Fi$

Donde $\%IRI$ = es el índice de importancia relativa; $\%W$ = el porcentaje en peso; $\%N$ = el porcentaje en número y $\%Fi$ = el porcentaje en frecuencia de aparición.

5.4. Índices ecológicos

5.4.1. Índice de Lévin

La amplitud de la dieta fue calculada mediante el índice de Lévin:

$$Bi = 1 \,/\, (n - 1\,\{(1/(\sum pij\text{^}2\,)) - 1\}\,)$$

Donde *Bi* es el índice de Lévin del depredador y $\sum pij^2$ es la sumatoria de los cuadrados de la proporción de cada presa de su porcentaje en número; *n* es el número total de presas. El intervalo de valores es de 0 a 1. Valores menores que 0.6 indican que la dieta está basada en

pocas presas y entonces es un predador especialista mientras que valores mayores a 0.6 indican predadores generalistas (Labropoulou y Eleftheriou, 1997).

5.4.2. Índice de Shannon Wiener

Se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Wiener para conocer la variación en la diversidad de presas entre las especies y estado ontogénico (Labropoulou y Eleftheriou, 1997).

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} PjLnPj$$

Donde *H'* = es el índice de Shannon-Wiener; *S* = es el total en número de presas identificadas y *Pj* = es el número de *i* especies, expresadas como una proporción de la suma de *Pj* para todas las especies presa. Este índice presenta un intervalo de valores que van de 0 a 6. Valores menores a 3, indican una dieta poco diversa, que es dominada por pocas especies, en cambio, valores mayores a 3, indican una dieta dominada por varias especies.

5.4.3. Índice de Morisita-Horn

El traslape trófico entre especies será evaluado mediante Índice de Morisita-Horn el cual se describe en la siguiente ecuación:

$$C\lambda = 2^{\sum_{i=1}^{n}(Pxi * Pyi)} \Big/ (\sum_{i=1}^{n} Pxi^2 + \sum_{i=1}^{n} Pyi^2)$$

Donde, $C\lambda$ = índice de Morisita-Horn indica el traslapamiento entre el depredador *x* y depredador *y*, *Pxi* = proporción numérica de la presa *i* del total de presas usadas por el depredador *x*; *Pyi* = proporción numérica de las presas *i* usadas por el depredador *y*, y *n* =

total de número de presas. Los valores < *0.29* indican poco traslape, valores de *0.30 - 0.65* traslape medio y valores > *0.66* indican traslape alto de dietas. El valor de 1 indica que todos los componentes alimenticios son homogéneos (Horn, 1966; Langton, 1982; Smith y Zares, 1982).

5.5. Análisis de isotopos estables de carbono ($^{13}C/^{12}C = \delta^{13}C$) y Nitrógeno ($^{15}N/^{14}N = \delta^{15}N$).

Para la extracción de humedad de las muestras del músculo, las muestras fueron secadas en un horno (60 °C durante 36 horas). Posteriormente fueron sometidas a un proceso de extracción de lípidos donde se les adicionó 5 ml de cloroformo-metanol (1:1) y se colocaron en un horno marca MARSX con temperatura y presión controlada. La muestra libre de lípidos fue secada y molida para su homogenización en morteros de ágata. Se pesó 0.001 gr de músculo en una balanza analítica y se colocó en cápsulas de estaño (8 x 5 mm) (Román Reyes, 2003; Aguilar Castro, 2003; Velasco Tarelo, 2005), posteriormente fueron enviadas a la Universidad de California, Davis, EUA.

La determinación de las abundancias de isótopos estables de carbono (^{13}C / $^{12}C = \delta^{13}C$) y nitrógeno (^{15}N / $^{14}N = \delta^{15}N$) fueron cuantificadas en un espectrómetro de masa de razones isotópicas (EMRI) (20-20 espectrómetro de masas, PDZEuropa, Sandbach, UK), posteriormente se realizó la combustión de las muestras a CO_2 y N_2 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 ser introducidos al espectrómetro de masas. Las razones de isótopos fueron comparadas con gases estándares (1.1237×10^{-2} para el $^{13}C/^{12}C$ y 3.677×10^{-3} para $^{15}N/^{14}N$) inyectados directamente del

espectrómetro de masas, antes y después que se calcularon los valores promedios de las muestras así como los δ15 N (AIR) y δ13 C (PDB). Los valores de δ se calcularon mediante la fórmula δX(‰) = [(Rmuestra/Restándar)-1] x 1000 (Hansson *et al*., 1997, Sarakino *et al*., 2002; Jardine *et al*., 2003).

5.5.1. Análisis estadístico

Para cada una de las comparaciones se comprobó que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad e igualdad de varianzas, si se cumplían los supuestos se procedió con un análisis de varianza de una vía en caso cuando se encontraron diferencias se realizó una prueba post hoc de comparaciones múltiples de Tukey. En caso de no cumplir con los supuestos de normalidad e igualdad de varianzas se procedió por una vía no paramétrico prueba de Dun´s (Zar, 1999).

5.6. Nivel Trófico

El nivel trófico se determinó usando la información obtenida del contenido estomacal así como del análisis de isotopos estables de $\delta^{15}N$. En el caso del contenido estomacal el nivel trófico fue determinado mediante la ecuación la ecuación establecida por Cortés (1999):

$$TL_k = 1 + \left(\sum_{J=1}^{k} P_j * TL_j \right)$$

Donde TL_k = nivel trófico para cada especie k, P_j = Proporción de cada categoría de presa, TL_j = nivel trófico de cada categoría de presa *j*.

La estimación de nivel trófico a partir de $\delta^{15}N$ se llevó a cabo utilizando la ecuación propuesta por Post (2002):

$$NT = \left[\frac{(\delta 15\mathrm{N}i - \delta 15\mathrm{N}ref)}{\Delta}\right] + \lambda$$

Donde $\delta^{15}N_i$ es el valor de este isótopo para *R. productus* y $\delta^{15}N$*ref* es el valor de este isótopo para la especie usada como referencia, λ es el nivel trófico de la especie de referencia y Δ es el enriquecimiento en ^{15}N por nivel trófico. El valor de $\delta^{15}N$ referencia corresponde a POM para la región norte del Golfo de California (Altabet *et al*., 1999).

6. Resultados

6.1. Trabajo de Laboratorio

Un total de 160 *R. productus* provenientes de la captura comercial fueron recolectados de marzo a agosto de 2008 en el Alto Golfo de California (AGC) de los cuales 47.8% (77) fueron hembras de 460 mm a 1090 mm de longitud total y 52.2% (83) fueron machos de 430 mm a 974 mm de longitud total (Fig. 3).

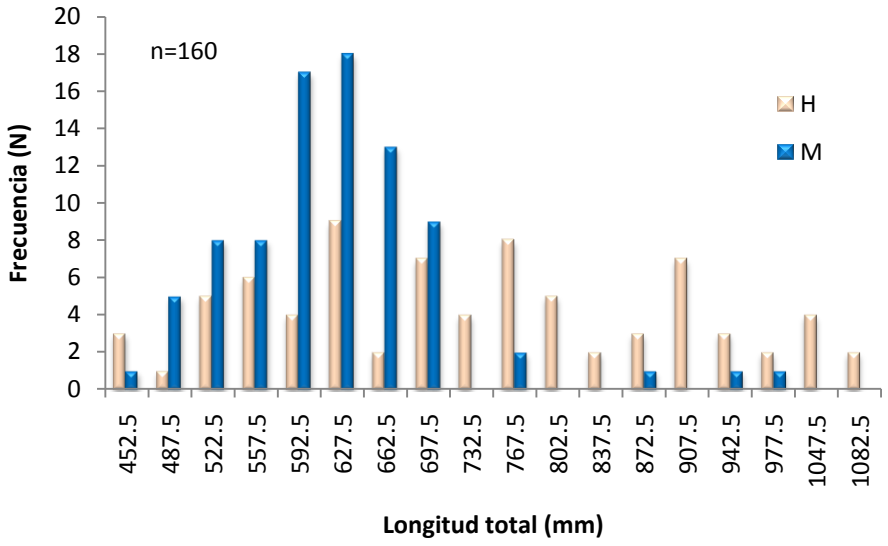

Figura 3. Estructura de tallas de machos y hembras de *R. productus.*

Del total de estómagos analizados el 38% (n=60) se encontraron vacíos, el resto 62% (n=100) contaron con alguna presa (Fig. 4). La mayoría de estómagos con algún tipo de presa presentaron poco contenido lo que se muestra en el índice de llenado donde la categoría 1 fue la que se presentó en mayor número (n=47) y en la categoría 2 sólo 18 estómagos, el resto presentaron (n=35) las categorías 3 y 4 (Fig. 5).

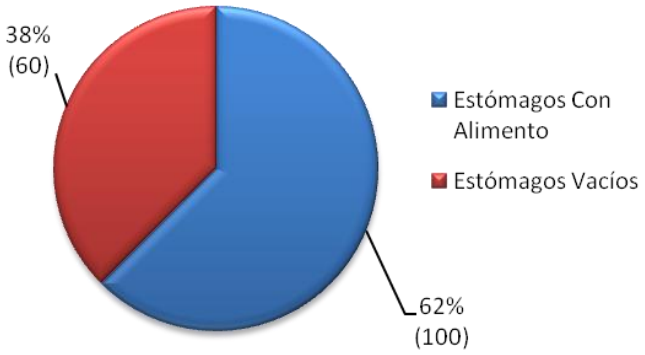

Figura 4. Porcentaje de estómagos vacios y con contenido.

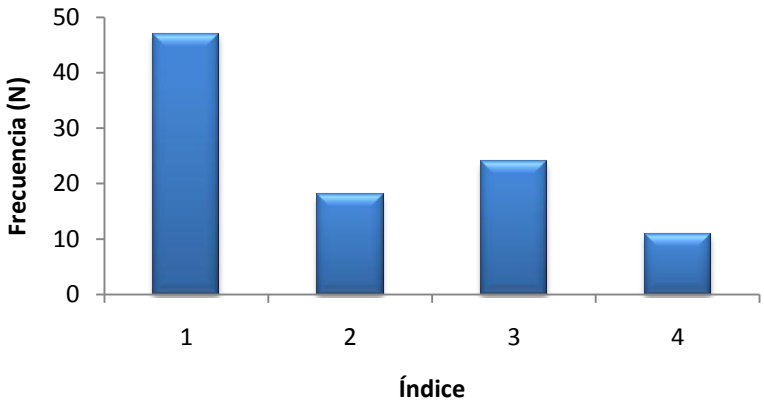

Figura 5. Índice de llenado 1 (1-25%), 2 (26-50%), 3 (51-75%) y 4 (76-100%).

Del total de presas cuantificadas (n=642) la mayoría presentaron un avanzado estado de digestión como se puede apreciar en la figura 6, el 90% (n=577) presentaron los estados de digestión avanzada 3 y 4 mientras que sólo el 10% (n=63) presentaron un estado de digestión mínimo 1 y 2.

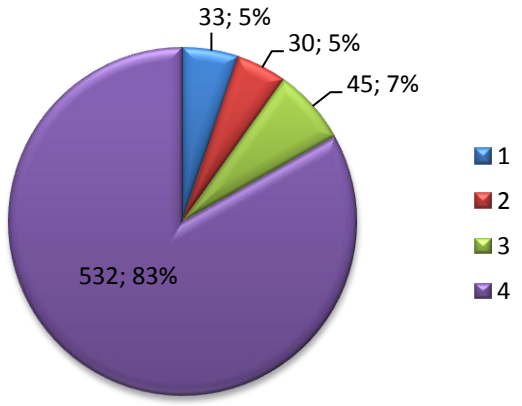

Figura 6. Estado de digestión de las presas.

6.2. Análisis cuantitativo de la dieta

6.2.1. Dieta general

Se identificaron un total de 11 especies, 16 géneros y 16 familias (Anexo I) en la dieta general de *R. productus* las cuales se agruparon en siete categorías: camarones (Penaoidea y Caridea), cangrejos (Brachyura), estomatópodos, restos de crustáceos, peces, Loliginidae y otros.

La dieta fue dominada principalmente por camarones (Penaoidea y Caridea) (57.71 %IIR) además de ser el grupo con mayor riqueza de especies presentes, estos fueron la presa más frecuente presentándose en poco más de la mitad de los estómagos (55 %FO) a su vez fueron los mayores contribuyentes tanto en peso como en número (30.55 %W; 49.07 %N). Dentro esta categoría los camarones Penaoidea familias Penaoidae y Sicyionidae contribuyeron con las presas más importantes *Trachypenaeus fuscina* (3 %FO, 0.78 %N,

5.96 %W y 0.55 %IIR) y *Sicyonia spp.* (3 %FO, 0.47 %N, 6.08 %W y 0.53%IIR) (Anexo I; Fig. 7).

Restos de crustáceos fueron la segunda categoría en orden de importancia (23 %FO, 31.78 %N, 12.10 %W y 27.21 %IRI) (Anexo I; Fig. 7), esto debido a que la mayoría de las presas se encontraron en un avanzado estado de digestión (Fig. 6), seguidos en importancia por los peces (9.94 %IIR), los cuales se presentaron en 27 %FO de los estómagos, sin embargo fueron los segundos en su participación en número y peso (6.85 %N y 17.41 %W), la familia Batrachoididae contó con un alto porcentaje en peso (10.33 %W) (Anexo I; Fig. 7).

Los cangrejos Brachyura fueron un componente importante en la composición general de la dieta (7.20 %IIR), si bien aportaron un porcentaje ligeramente menor en número y peso (6.39 %N y 17.34%W) al de los peces, estos fueron presas más frecuentes (36 %FO). Los miembros de las familias Xantidae y Cancridae fueron los más importantes *Eurytium albidigitum* (4 %FO, 0.78 %N, 0.52% W y 0.14 %IIR), *Cancer spp*. (3 %FO, 0.47 %N, 1.31 %W, 0.14 %IIR) y *Cancer amphioetus* (2 %FO, 0.47 %N, 1.17 % W, 0.09 %IIR) (Anexo I; Fig. 7). Los cefalópodos de la familia Loliginidae (2.52 % IIR) fueron una presa poco frecuente (6 %FO) con pocos individuos (0.93 N%) pero con un importante aporte en masa (14.67 %W), en cambio los estomatópodos (1.28 %IIR) aportaron menor masa (6.53 %W), sin embargo fueron más frecuentes (23% FO) y contaron con mayor aporte numérico (3.74 %N). La especies presa más sobresalientes del grupo fueron *Squilla bigelowi* (5 %FO, 0.78 %N, 4.59 %W, 0.72 %IIR) y *Meiosquilla dawsoni* (5 %FO, 0.78 %N, 0.30 %W, 0.15 %IIR). La categoría otros fueron presas poco comunes cuyo aporte a la dieta fue casi nulo (0.13 % IIR) (Anexo I; Fig. 7).

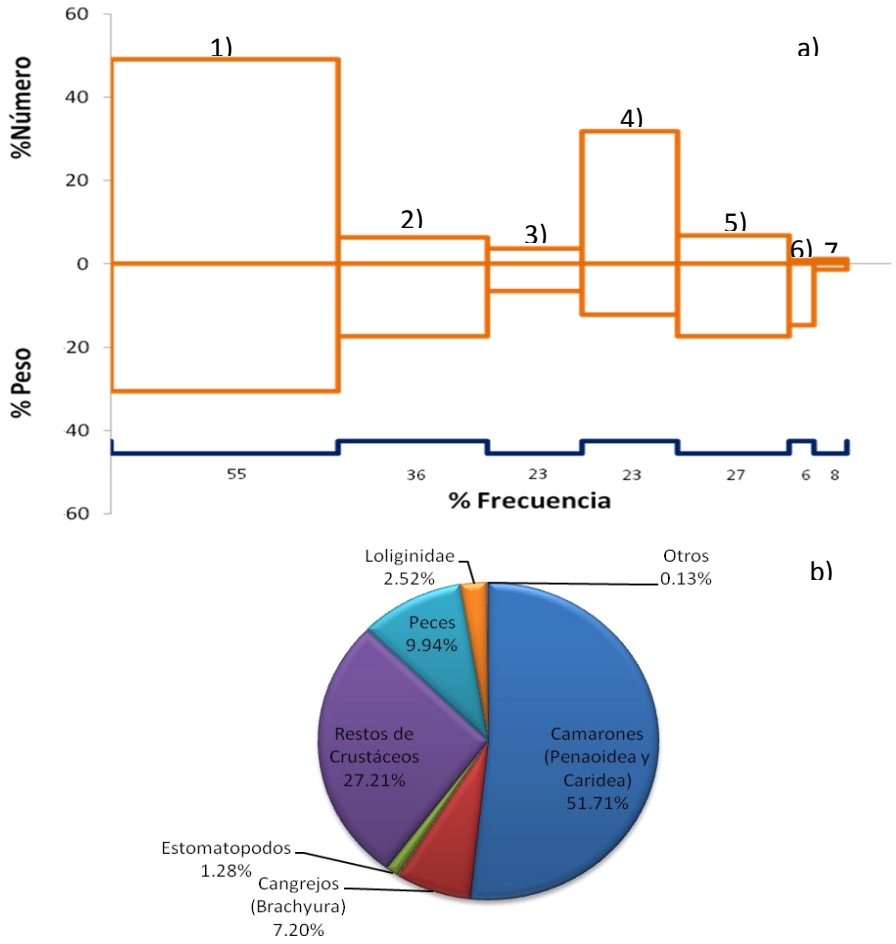

Figura 7. Participación en la dieta general de *R. productus* a) Presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de Crustáceos, 5) peces 6) Loliginidae y 7) otros. b) participación porcentaje del índice de importancia relativa.

6.2.2. Dieta por sexo

La dieta de las hembras de *R. productus* se encontró dominada por el grupo de camarones (Penaoidea y Caridea) (65.74 %IIR) fueron el grupo más diverso y se presentaron en poco más de la mitad de los estómagos analizados (53.70 %FO) al igual que en número 66.21 %N, sin embargo participaron en sólo un cuarto del porcentaje en peso 25.51 %W. La principal presa del grupo camarones fue *Trachypenaeus fuscina* (3.70 %FO, 1.38 %N, 1.83 %W, 1.12 %IIR), el segundo grupo en orden de importancia fueron los cangrejos

Braquiuros (14.47 %IIR) que al igual que los camarones se presentaron en la mitad de los estómagos analizados 50 %FO, así como una participación similar en peso (22.21 %W) pero con una disminución significativa en el porcentaje en número (11.03 %N). *Eurytium albidigitum* (7.41 %FO, 1.72 %N, 0.87 %W, 0.53 %IIR) y *Cancer spp*. (5.56 %FO, 1.03 %N, 2.19 %W, 0.49 %IIR) fueron las presas más representativas del grupo (Anexo II; Fig. 8 y 10).

Los peces fueron un grupo presa importante (10.72 % IIR) que contó con una menor frecuencia en la dieta de hembras que los grupos anteriores (29.63 %FO), así como participación en número 9.31 %N pero con similar porcentaje en peso 21.18 %W. Peces con avanzado estado de digestión fueron frecuentes (Restos de Pez 27.78 %FO). Una proporción de hembras incorporó calamares (Cefalópoda: Loliginidae) en su dieta, estos contribuyeron con un 4.29 %IIR se presentaron en 9.26 %FO y aportaron 15.11 %W. Restos de crustáceos contribuyeron con un escaso porcentaje de importancia relativa (2.90 % IIR) al igual que los estomatópodos, sin embargo a pesar de su bajo valor de importancia relativa (1.71 %IIR) fueron una presa común en los estómagos (29.63 %FO) (Anexo II; Fig. 8 y 10).

A diferencia de las hembras en machos lo que predominaron fueron los restos de crustáceos (52.96 %IIR) donde su principal participación fue en número con 52.89 %N pero se encontraron en segundo termino tanto en su participación en frecuencia (37.78 %FO) como en peso (16.32 %W). Los camarones (Penaoidea y Caridea) fueron el segundo grupo en importancia según el índice de importancia relativa (34.78 %IIR) sin embargo fueron el grupo presa más frecuente debido a que se encontraron en más de la mitad de los estómagos

(55.56 %FO) y presentaron el mayor porcentaje en peso (37.31 %W). La principal presa en este grupo fue la familia Sicyionidae *Sicyonia spp.* (4.44 %FO, 0.58 %N, 10.82 %W, 1.03 %IIR). Los peces contribuyeron con el 8.23 %IIR se presentaron en 22.22 %FO con poca cantidad (4.62 %N) y con una importante contribución en peso (13.67 %W). Si bien los Cangrejos braquiuros aportaron poco al índice de importancia relativa (2.27 %IIR) fueron una presa común (20 %FO), contaron con un considerable aporte en el porcentaje en peso (11.71 %W) donde la principal presa fue la familia Cancridae (4.44 %FO, 0.58 %N, 5.06 %W, 0.51 %IIR). Los grupos de estomatópodos y calamares (Loliginidae) aportaron valores similares de índice de importancia relativa (0.85 %IIR y 0.74 %IIR respectivamente) sólo que los estomatópodos fueron más frecuentes (22.22 %FO) que los Loliginidae (2.22 %FO), sin embargo estos aportaron mayor porcentaje en masa (16.20 %W) que los estomatópodos (3.37 %W) (Anexo III; Fig. 9 y 10).

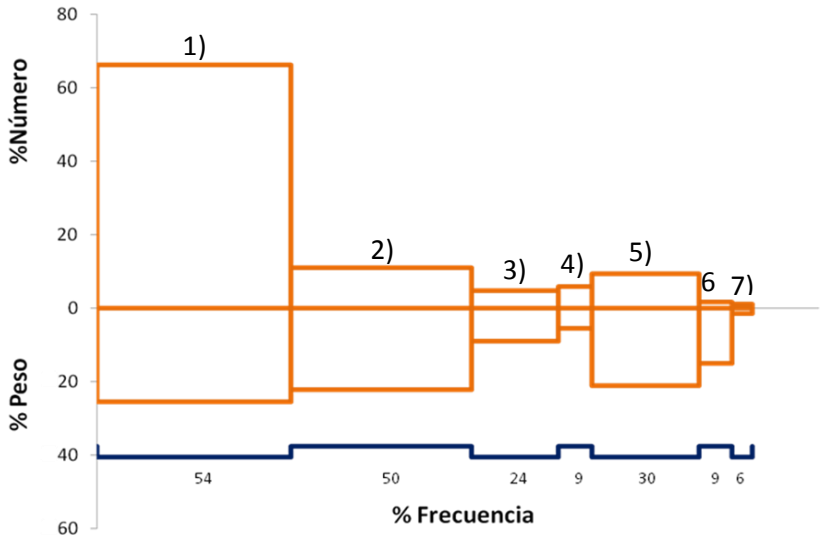

Figura 8. Participación en la dieta de hembras de *R. productus a*) Presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa, 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) otros.

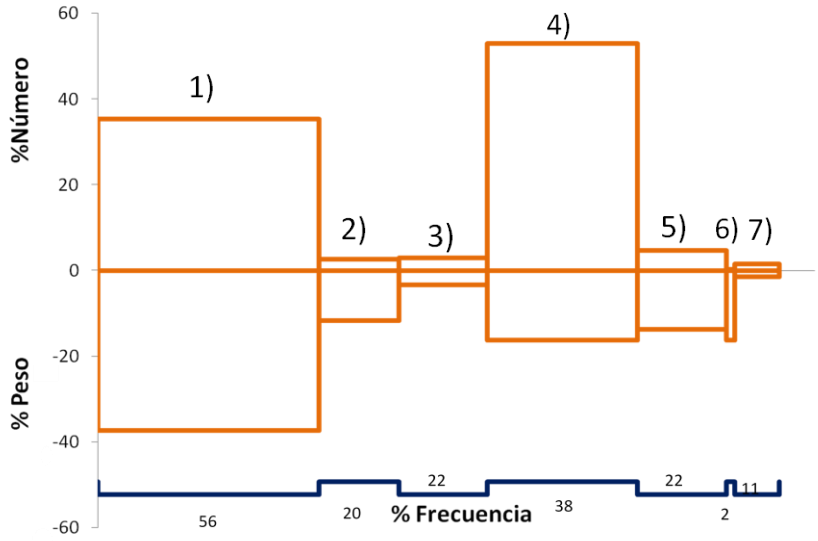

Figura 9. Participación en la dieta de machos de *R. productus*, presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa, 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) otros.

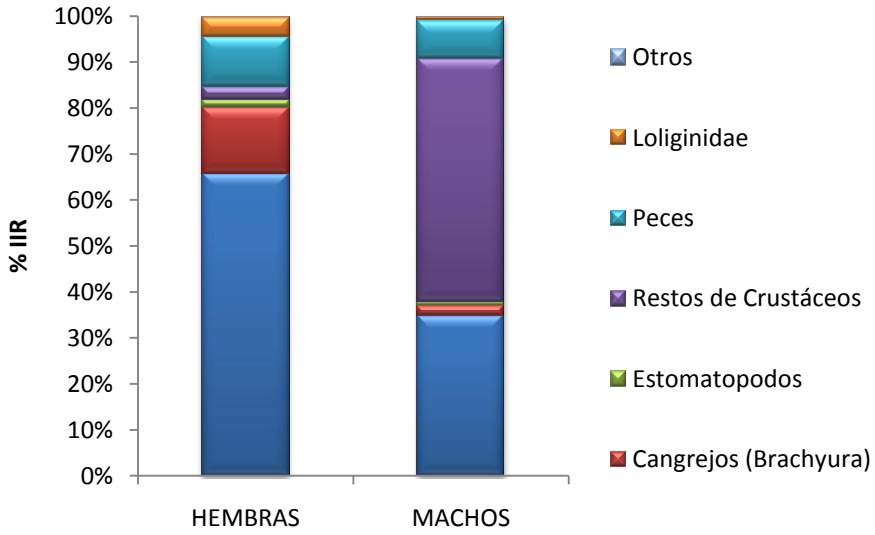

Figura 10. Valor porcentual del índice de importancia relativa (%IIR) de los grupos presa de hembras y machos de *R. productus.*

6.2.3. Variación ontogénica de la dieta

Los juveniles (435-569 mm) de *R. productus* se alimentan casi exclusivamente de Camarones (Penaoidea y Caridea) ya que estos según el índice de importancia relativa aportaron el 81.39 %IIR en la dieta, se presentaron en 84.85 %FO de los estómagos y contribuyeron con más de la mitad del porcentaje en peso (68.37 %W) y número de organismos (67.81 %N) (Anexo IV; Fig. 11 y 14). Destacan las familias Penaoidae y Sicyionidae donde *Trachypenaeus fucsina* (3.03 %FO, 0.57 %N, 12.63 %W, 0.59%IIR) y *Sicyonia spp.* (3.03 %FO, 0.28 %N, 11.69 %W, 0.53%IIR) fueron las principales presas. Los restos de crustáceos (15.07 %IIR) fueron el segundo grupo en orden de importancia ya que se presentaron en el 30.30 %FO y con gran participación en el porcentaje en número (26.21 %N). Los estomatópodos aportaron 2.21 %IIR y ocurrieron en 27.27 %FO de los estómagos y fueron segundo en aporte en masa (22.31 %W), *Squilla bigelowi* (9.09 %FO, 0.85 %N, 17.97%W, 2.52 %IIR) fue una presa importante en la dieta de juveniles. Cangrejos braquiuros y peces fueron poco frecuentes (9.09 %FO y 12.12 %FO respectivamente) con poco aporte a la dieta de juveniles según el índice de importancia relativa (0.35 %IIR y 0.25 %IIR) (Anexo IV; Fig. 11 y 14).

Los adultos (570-830 mm) de *R. productus* mostraron una dieta más variada, si bien el grupo restos de crustáceos fue el primer grupo en importancia según el índice de importancia relativa 33.10 %IIR, estos contaron con poca frecuencia (22.45 %FO) y porcentaje en peso (13.32 %W) pero un alto aporte en número (41.11 %N). Los camarones (Penaoidea y Caridea) en cambio contaron con mayor aporte en masa (30.30 %W) y se presentaron en 48.98 %FO de los estómagos con una menor participación en el porcentaje

en número (28.46 %N) *Trachypenaeus fuscina* (4.08 %FO, 1.19 %N, 7.10 %W, 0.92 %IIR) y la familia Processidae (6.12 %FO, 1.19 %N, 2.20 %W, 0.56 %IIR) fueron las presas más importantes del grupo. Los peces incrementaron su importancia (24.33 %IIR) de manera significativa en adultos en comparación a los juveniles, estos fueron un grupo presa frecuente (36.73 %FO) que aportó 12.65 %N y 11.08 %W. Al igual que los peces los cangrejos Brachyuros incrementaron su importancia (12.31 %IIR) con respecto al estadio anterior, estos fueron el segundo grupo presa más importante tanto en frecuencia (46.94 %FO) como en peso (22.02 %W). *Cancer spp* (6.12 %FO, 1.19 %N, 2.64 %W, 0.63 %IIR) fue la presa más importante del grupo. Los adultos incorporaron un nuevo grupo presa calamares Loliginidae (4.37% IIR) los cuales si bien fueron poco frecuentes (8.16 %FO) y en poca cantidad (1.58 %N) contaron con una importante contribución en peso (18.18 %W) (Anexo IV; Fig. 12 y 14).

El grupo de adultos de mayor talla (831-1090 mm) presentó un cambio en el orden de importancia de los grupos presa. Los cangrejos Brachyuros fueron la presa más importante (39.87 %IIR) así como los más frecuentes (58.82 %FO) y con mayor porcentaje en número (34.38 %N) pero segundos en porcentaje en peso (23.72 %W). La miembros de la familia Xantidae (17.65 %FO, 9.38 %N, 4.86 %W, 11.09 %IIR) fueron los más importantes de este grupo. El grupo de los peces fue segundo en importancia según el índice de importancia relativa (27.18 %IIR) así como en frecuencia (23.53 %FO) y número (18.75 %N), sin embargo fueron los que aportaron mayor porcentaje en masa (45.07 %W). Los calamares Loliginidae cobraron relevancia, fueron el tercer grupo de importancia (14.70 %IIR) y ocurrieron en 11.76 %FO y aportaron un porcentaje importante en masa (22.06 %W). Los

camarones (Penaoidea y Caridea) disminuyeron significativamente en importancia respecto a los estadios anteriores (6.49 %IIR) aunque siguieron siendo un grupo presa común (11.76 %FO). Los estomatópodos si bien fueron un grupo presa poco importante (5.05 %IIR) fueron el tercer grupo más frecuente (17.65 %FO) los cuales aportaron 9.38 %N y 2.09 %W. La familia Squillidae *Squilla bigelowi* (5.88 %FO, 3.13 %N, 0.34 %W, 0.90 %IIR) fue la presa representativa del grupo al igual que en los estadios anteriores (Anexo IV; Fig. 13 y 14).

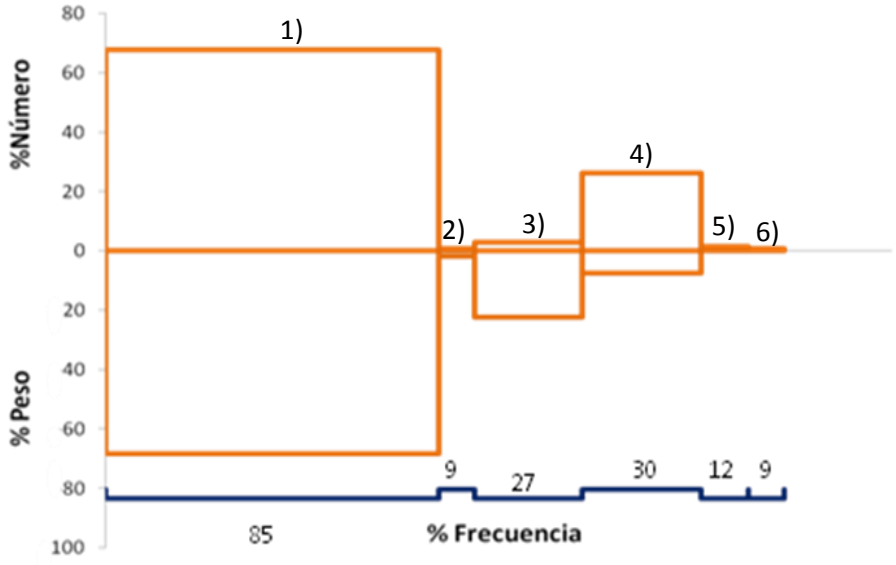

Figura 11. Participación en la dieta de juveniles (435-569 mm) de *R. productus*, presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces y 6) otros.

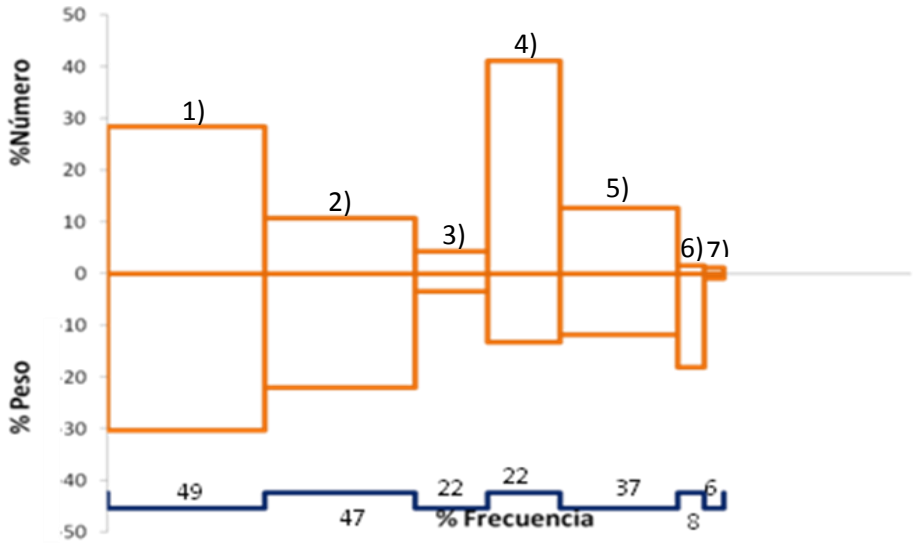

Figura 12. Participación en la dieta de adultos (570-830 mm) de *R. productus*, presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) Otros.

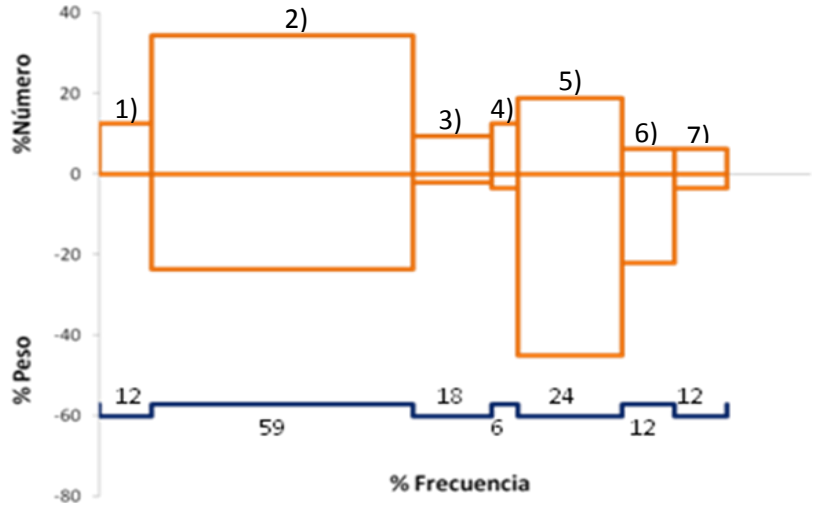

Figura 13. Participación en la dieta de adultos (830-1090 mm) de *R. productus*, presentación gráfica porcentajes de frecuencia ocurrencia, frecuencia en peso y frecuencia en número de los grupos presa 1) camarones (Penaoidea y Caridea), 2) cangrejos Brachyura, 3) estomatópodos, 4) restos de crustáceos, 5) peces, 6) Loliginidae y 7) otros.

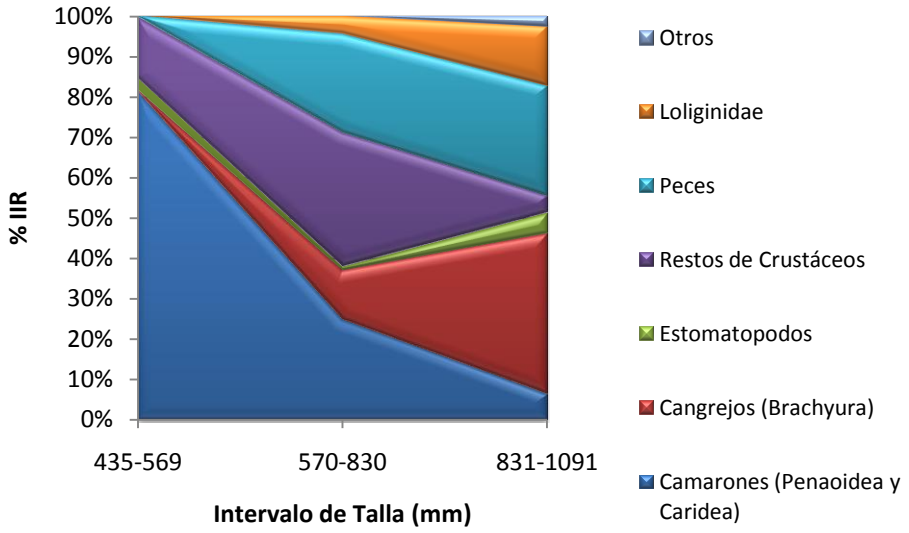

Figura 14. Variación de valor porcentual del índice de importancia relativa (%IIR) de los grupos presa en diferente estado ontogénico de *R. productus.*

6.3. Índices ecológicos

6.3.1. Índice de Levin

El índice de Lévin toma valores de 0 a 1 donde valores <0.6 indican predadores especialistas y valores >0.6 indican predadores generalistas; *R. productus* presentó los valores que se muestran en la Tabla I en diferentes categorías. Cuando se toman la dieta general de *R. productus* muestra un valor de 0.07 por lo que se designa como predador especialista. Lo mismo ocurre cuando se separan las categorías hembras y machos (0.07 y 0.08). Sin embargo al hacer la separación de grupos por estadios ontogénicos se aprecia una notable diferencia. Los juveniles (435-569 mm) según el índice de Lévin son especialistas, posteriormente los adultos intermedios (570-830 mm) continúan siendo especialistas pero con un valor de índice de Lévin un poco mayor (0.12) y finalmente los adultos de mayor

longitud (831-1091 mm) presentan un valor de 0.71 de índice de Lévin pasando a la categoría de predadores generalistas.

Tabla I. Índice de Lévin para *Rhinobatos productus* en diferentes categorías: general, por sexos y estadio ontogénico.

Categoría	B*i*
General	0.07
Hembras	0.07
Machos	0.08
Juveniles (435-569 mm)	0.06
Adultos (570-830 mm)	0.12
Adultos (831-1091 mm)	0.71

6.3.2. Índice de Shannon-Wiener

Este índice adquiere valores de 0 a 6 donde valores <3 indican una dieta poco diversa mientras que valores >3 indican una dieta diversa o dominada por varias especies. En el caso de la dieta general de *R. productus* indica una dieta poco diversa con un valor de 1.77 del índice de Shannon-Wiener al igual que en la categoría por sexos donde hembras y machos (1.77 y 1.39 respectivamente) cuentan con una dieta poco diversa. En la variación ontogénica se aprecia un aumento gradual de la diversidad de especies de las cuales se alimenta *R. productus*, los juveniles (435-569 mm) cuentan con una dieta muy poco diversa (1.16) mientras que los adultos intermedios (570-830 mm) y los adultos de mayor longitud (831-1091) presentan valores de 2.02 y 2.46 respectivamente, que si bien no son valores para catalogarlos como predadores con una dieta diversa, indica que un aumento importante aumento en la diversidad de presas respecto a los juveniles (Tabla II).

Tabla II. Índice de Shannon-Wiener para *Rhinobatos productus* en diferentes categorías: general, por sexos y estadio ontogénico.

Categoría	H’
General	1.77
Hembras	1.77
Machos	1.39
Juveniles (435-569 mm)	1.16
Adultos (570-830 mm)	2.02
Adultos (831-1091 mm)	2.46

6.3.3. Índice de Morisita-Horn

El índice de Morisita mostró un alto traslape en la dieta entre hembras y machos lo que indica que se encuentran alimentándose sobre las mismas especies presas (Cλ=0.82). En cuanto al traslape de la dieta entre diferentes estadios ontogénicos se presentó una disminución de la similitud de la dieta, los juveniles contaron con y alto grado de traslape con respecto a los adultos (570-830 mm) (Cλ=0.59) y este disminuyó con los adultos (830-1090) de mayor talla (Cλ=0.33). Los dos grupos de adultos presentaron un alto grado de traslape en la dieta (Cλ=0.75) (Tabla III).

Tabla III. Índice de traslapo de dieta de Morisita-Horn.

Categorías	Cλ
Hembras vs Machos	0.82
Juveniles vs Adultos (570-830 mm)	0.59
Juveniles vs Adultos (830-1090 mm)	0.33
Adultos (570-830mm) vs Adultos (830-1090 mm)	0.75

6.4. Análisis de isótopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$

6.4.1 Relación C:N

La proporción C/N mostró valores consistentes en el músculo de *Rhinobatos productus* tanto en las muestras que se les extrajeron los lípidos como en las que no hubo extracción. Los valores de la relación C/N en las muestras que se les extrajeron lípidos varió entre 2.84 a 3.33 con un promedio de 3±0.11 (Fig. 15). En cuanto a las muestras donde no se les extrajeron lípidos la proporción C/N se encontró de 2.7 a 3.3 con un promedio de 3±0.23. No se encontraron no se encontraron diferencias significativas entre los organismos con extracción y sin extracción de lípidos (Tukey, p=0.97).

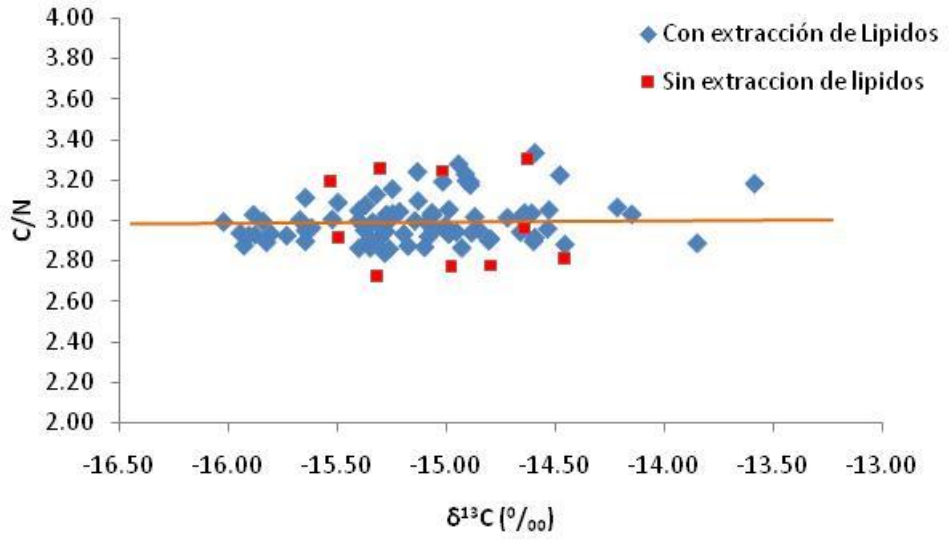

Figura 15. Representación gráfica de la relación C/N del músculo de *R. productus* con y sin extracción de lípidos.

6.4.2 Análisis general y entre sexos

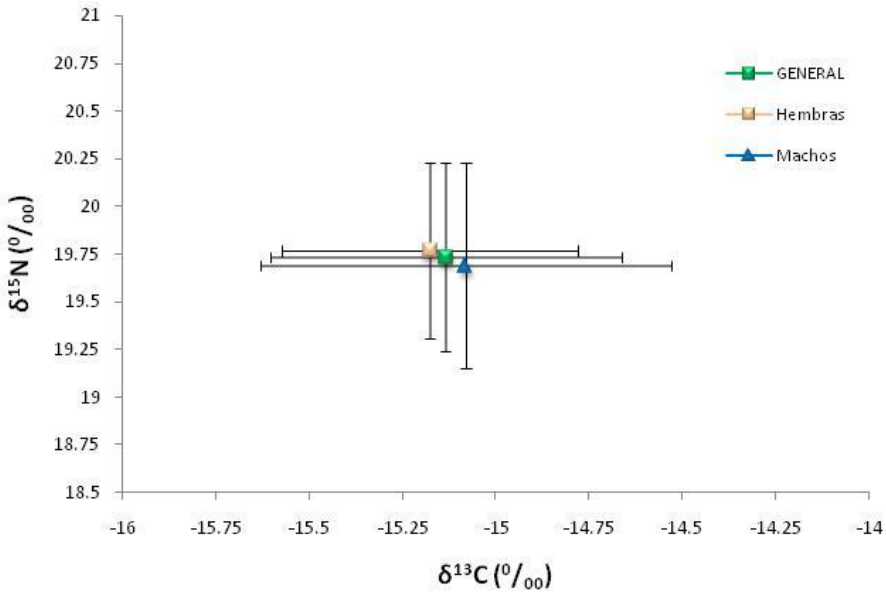

Figura 16. Representación gráfica de la señal isotópica (promedio ± DE) de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ general, hembras y machos del músculo de *R. productus*.

La señal isotópica general de $\delta^{13}C$ en músculo de *R. productus* capturados en el AGC presentó valores de -16.03‰ a -13.59‰ con un promedio de -15.13 ± 0.47‰ (Fig. 16). La señal isotópica de $\delta^{15}N$ osciló entre 18.28‰ a 21.01‰ y presentó un promedio de 19.74 ± 0.50 (Fig. 16).

Los valores de $\delta^{13}C$ en hembras presentaron un mínimo de -15.21‰ y un máximo de -14.15‰ con un promedio de -15.18 ± 0.40‰, para $\delta^{15}N$ presentaron valores entre 18.9 ‰ y 21.01 ‰ con un valor promedio de 19.77 ± 0.46‰ (Fig. 16). Los machos presentaron valores entre -16.03‰ y -13.59‰ con un promedio de -15.08 ± 0.55‰ para $\delta^{13}C$ y para $\delta^{15}N$ los valores oscilaron de 18.28‰ a 20.57‰ y presentaron un promedio de 19.69 ± 0.54 ‰ (Fig. 16). El análisis de varianza de una vía no encontró diferencias significativas en la

señal isotópica de $\delta^{13}C$ (Tukey $p = 0.36$) entre hembras y machos al igual que en el caso del $\delta^{15}N$ (Tukey $p = 0.47$).

6.4.3 Variación ontogénica de la señal isotópica

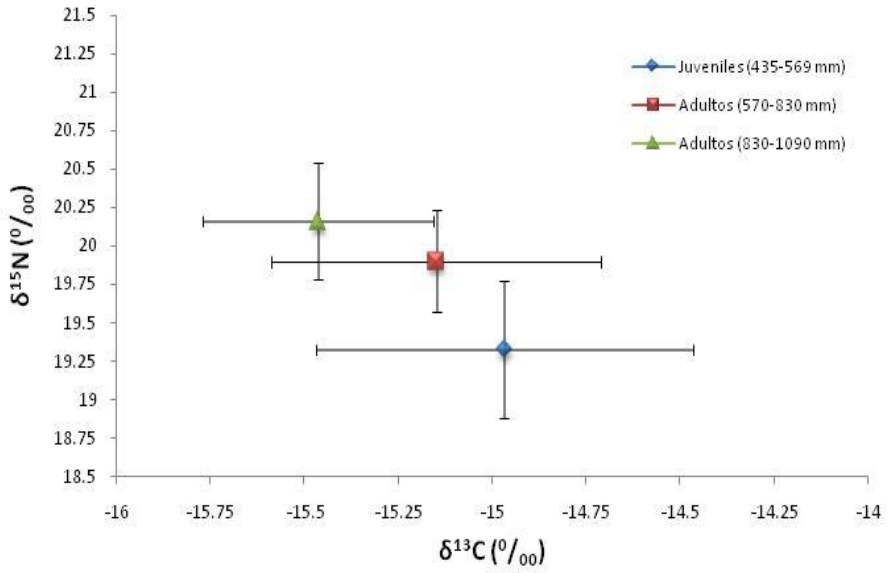

Figura 17. Representación gráfica de la señal isotópica (promedio ± DE) $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de juveniles (435-569 mm), adultos (570-830 mm) y adultos (830-1090 mm) del músculo de *R. productus*.

Los juveniles (435-569 mm) presentaron los valores más enriquecidos (menos negativos) y con mayor amplitud en $\delta^{13}C$ respecto a los grupos de adultos con un mínimo de -15.89‰ y un máximo de -13.59‰ con un promedio de -14.97 ± 0.50‰ en cuanto al $\delta^{15}N$ presentaron los valores más reducidos los cuales variaron entre 18.28‰ y 20.15‰ y en promedio 19.33 ± 0.45‰ (Fig. 17). Los adultos (570-830 mm) se encontraron reducidos en $\delta^{13}C$ con respecto a los juveniles presentando valores de -14.15‰ a -15.95‰ con un promedio de -15.15 ± 0.44‰, el $\delta^{15}N$ se encontró enriquecido respecto al anterior sus valores oscilaron entre 19.36‰ y 20.57‰ presentando un promedio de 19.90 ± 0.33‰ (Fig. 17). Los adultos

de mayor talla (830-1090 mm) presentaron una reducción en $\delta^{13}C$ respecto a los a los grupos anteriores con un valor mínimo de -16.03‰ y máximo de -14.95‰ con -15.46 ± 0.31‰ en promedio, en cambio $\delta^{15}N$ se encontró enriquecido respecto a los grupos anteriores con valores de 19.65‰ a 21.01‰ con un promedio de 20.16 ± 0.38‰.

Para $\delta^{13}C$ el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre los juveniles (435-569 mm) y adultos de mayor talla (Tukey $p=0.004$). En el caso de $\delta^{15}N$ el grupo de juveniles (435-569 mm) fue diferente respecto a los dos grupos de adultos (Tukey $p<0.001$ en ambos casos), no se encontraron diferencias entre los grupos de adultos (Tukey $p=0.09$).

6.5 Nivel Trófico

El calculo del nivel trófico general mediante contenido estomacal fue de 3.6, mientras que en los grupos ontogénicos se presentó un ligero incremento de juveniles (3.5) hacia los dos grupos de adultos (3.7 y 3.8 respectivamente). Por otro lado el calculo de nivel trófico mediante $\delta^{15}N$ presentaron valores similares al contenido estomacal, sin embargo estos presentaron ligeras variaciones en función del valor de enriquecimiento isotópico que se halla usado, los valores mayores para todos los grupos fueron con $\Delta_1= 2.7$ y los menores con $\Delta_3=3.4$ (Tabla IV). Independientemente del la ecuación y valor de Δ utilizado, se muestra un mismo patrón de ligero aumento de nivel trófico de juvenil a adulto y a su vez todos los valores muestran que *R. productus* es un depredador secundario.

Tabla IV. Valores de nivel trófico calculados para *R. productus* mediante contenido estomacal (Cortés, 1999) e isotopos estables δ15N (Post, 2002) tomando como base material orgánico particulada (Altabet *et al*., 1999) y diferentes valores de Δ (Δ_1= 2.7, Caut, *et al*., 2009; Δ_2=3.11, Vanderklift y Ponsard, 2003; Δ_3=3.4, Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002).

Categorías	**Contenido Estomacal**	**$\delta^{15}N$**		
		Δ_1	**Δ_2**	**Δ_3**
General	3.6	3.8	3.5	3.3
Juveniles	3.5	3.7	3.4	3.2
Adultos (570-830 mm)	3.7	3.9	3.5	3.3
Adultos (830-1090 mm)	3.8	4.0	3.6	3.4

7. Discusión

7.1 Análisis de contenido estomacal

7.1.1 Análisis general de la dieta

Los estudios de alimentación permiten conocer varios aspectos de conducta de las especies, su papel en el ecosistema e impacto de depredación (Carrier *et al*., 2004). Los elasmobranquios son generalmente tipificados como depredadores oportunistas con un amplio espectro trófico que incluye desde plancton a mamíferos marinos (Navia *et al*., 2007). En general las especies de elasmobranquios oceánicos se alimentan de calamares y peces grandes (Smale, 1991; Vaske Junior y Rincón Filho, 1998) mientras que las especies costeras y bénticas se alimentan principalmente de crustáceos, moluscos y peces pequeños o juveniles (Carrasón *et al*., 1992; Cortés y Gruber, 1990).

El pez guitarra *R. productus* es un depredador carnívoro que debido a sus características de distribución bentónica costera presenta una alimentación compuesta de organismos de hábitos asociados al fondo como lo son principalmente crustáceos seguidos de peces y cefalópodos. El presente estudio coincide con otros trabajos de alimentación realizados para la especie en diferentes regiones. Talent (1982) en Elkhorn Slough California determinó que *R. productus* se alimenta principalmente de crustáceos de los cuales el cangrejo *Hemigrapsus oregonensis* fue la presa principal además menciona que la mayoría de su alimento fue capturado en el fondo, debido a su adaptación a una vida bentónica y que no está adaptada para capturar peces en media agua. Por otra parte Downton (2007), estudió los hábitos alimenticios de *R. productus* en Baja California Sur encontrando que se alimenta principalmente de crustáceos, en la zona de Bahía Almejas donde las presas

principales fueron el camarón *Farfantepenaeus californiensis* y los cangrejos *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus*; mientras que en Laguna San Ignacio se alimentó principalmente de estomatópodos *Hemisquilla ensigera californiensis* y *Hemisquilla sp*., langostilla *Pleuroncodes planipes* y camarón *F. californiensis*; también encontró variación espacio temporal en las presas durante los meses más fríos del año (abril, mayo y junio) en los cuales el pez guitarra se alimentó principalmente de langostilla (*P. planipes*); mientras que en los meses cálidos (julio, agosto y septiembre), su alimento principal fueron los estomatópodos (*H. californiensis*).

De acuerdo con otros trabajos de alimentación del género *Rhinobatos* en diversas localidades del mundo presenta un patrón de alimentación similar bentónico con crustáceos como su principal presa. Navia *et al.* (2007), observaron en aguas colombianas que *Rhinobatos leucorhynchus* se alimenta de crustáceos decápodos (*Trachypenaeus spp.*), seguidos de peces y también estomatópodos y cangrejos. Por otro lado Ismen *et al.* (2007), en el Mar Mediterráneo encontraron que *Rhinobatos rhinobatos* consume en su dieta principalmente crustáceos (estomatópodos Squillidae) y en menor cantidad peces, cangrejos y anélidos además encontraron variación temporal en la dieta en los grupos presa menos importantes.

Shibuya *et al.* (2005) en la costa de Paraíba Brasil, establecieron que *Rhinobatos percellens* tiene preferencia por crustáceos: camarones carideos, penaoideos, isópodos y cangrejos. Por otro lado White *et al*. (2004), determinó que *R. typus* consume, a los crustáceos más abundantes de Bahía Tiburón siendo camarones penaoideos y cangrejos braquiuros los de mayor importancia. Capape y Zaouali (1981) estudiaron el régimen alimenticio de

Rhinobatos rhinobatos y *Rhinobatos cemiculus* en aguas tunisias, encontraron que se alimentan de invertebrados bentónicos (moluscos, cefalópodos y teleósteos), la presa principal de *Rhinobatos rhinobatos* fue el poliqueto *Hermione hystrix*. McEachran y Capape (1984) coincide con el estudio anterior en que *Rhinobatos rhinobatos* se alimenta de invertebrados y peces bentónicos. Abdel Azis *et al.* (1993) en aguas del mediterráneo en Egipto, encontraron que *Rhinobatos rhinobatos* se alimenta de peces, crustáceos, moluscos y cefalópodos.

El proceso de alimentación de los rhinobatidos primeramente involucra la inmovilización de sus presas en la superficie del substrato y después un reposicionamiento de su cuerpo, entonces la boca puede ser usada para proveer succión y el mecanismo de manipulación para morder e ingerir la presa (Wilga & Mota 1998; Motta & Wilga 2001). Estos no están diseñados para capturar presas de movimiento rápido, tal como teleósteos (White *et al*., 2004). La coincidencia en el patrón alimenticio puede deberse a que se encuentran en hábitats similares costero-bentónicos y que comparten características morfológicas que determinan sus estrategias de alimentación. La mayoría de los Rhinobatidos están especializados en invertebrados bentónicos tales como crustáceos cefalópodos y en menor cantidad peces, los cuales pueden ser una presa común hacia tallas grandes.

7.1.2 Dieta por sexos

Los resultados de la dieta entre hembras y machos muestran un patrón similar sobre los mismos grupos presa sin embargo, en cuanto a las proporciones de las presas existen ligeras variaciones, en los grupos más importantes Crustáceos: camarones Penaoidea y cangrejos Braquiuros las cuales son debidas a la gran proporción de restos de crustáceos en los

machos, lo cual ocasiona variaciones en las proporciones de dichos grupos por la poca resolución taxonómica. En cuanto a los grupos presa de mayor nivel trófico peces y calamares loliginidae fueron más importantes para hembras que para machos lo cual puede ser explicado debido a que las hembras alcanzan una mayor talla (Downton, 2007; Márquez, 2007) por lo que cuentan con una mayor capacidad de incorporar estos organismos a su dieta.

Las hembras y machos al compartir el mismo hábitat en la misma escala temporal con característica de morfológicas similares compartan un nicho trófico similar. Colwell y Futuyma (1971), mencionan que al existir una sobreposición alta podría existir una probable competencia interespecífica; sin embargo, si las especies presa son abundantes dicha competencia podría reducirse.

A pesar de que el traslape entre sexos es elevado no parece existir competencia entre sexos por el alimento, debido a que las especies presas son muy abundantes como lo muestra Talent (1982) en California donde *H. oregonensis* es el cangrejo más abundante y es la presa principal en la alimentación de *R. productus*; por otro lado Downton (2007) también encuentra que el pez guitarra se alimenta de recursos que son abundantes y su alimentación cambia en función del hábitat. En Bahía Almejas se alimenta principalmente de portúnidos mientras que en Laguna San Ignacio de *H. californiensis* a pesar de que se desconoce la abundancia de estos organismos, cuando *R. productus* se encuentra en sitios más profundos se alimenta de *P. planipes* la cual es una especie muy abundante en la zona (Aurioles, 1995).

El pez guitarra se podría estar alimentando en sitios donde el alimento es abundante y disponible, de tal manera que tanto machos como hembras están compartiendo las mismas presas, sin que se presente competencia por el alimento debido a la mayor abundancia de presas (Downton, 2007).

7.1.3 Variación ontogénica de la dieta

Cambios ontogénicos en los hábitos alimenticios es un fenómeno universal en peces por lo que con el incremento en talla de tiburones y rayas mejoran su capacidad para capturar diferentes tipos de presas (Carrier *et al*., 2004). La variación ontogénica de la dieta es bien conocida (Brickle *et al*., 2003; Bethea *et al*., 2006; Vögler *et al*., 2009), con una fuerte tendencia a ingerir presas de mayor tamaño y movilidad con el incremento de la talla (Navia *et al*., 2007).

R. productus registró una marcada variación ontogénica de la dieta, los juveniles se alimentan casi exclusivamente de Camarones (Penaoidea y Caridea) y poco de peces mientras que los pre adultos si bien continúan alimentándose de Camarones (Penaoidea y Caridea), consumen una mayor proporción de peces así como de cangrejos Brachyura e incorporan calamares loliginidae a su dieta. Por otro lado los adultos cambian a una dieta más diversa alimentándose principalmente de Cangrejos Brachuyra, peces y calamares loliginidae.

Talent (1982) encontró ligeras diferencias en la alimentación de *R. productus* entre clases de talla, la cual fue generalmente debido a la presencia de peces o almejas en el contenido estomacal. Los peces fueron consistentes sin embargo la menor parte del alimento del pez guitarra (90-120 cm LT). White *et al.* (2004) si bien determinó que la dieta de *R. typus* fue

consistentemente de camarones penoideos y cangrejos portúnidos entre los intervalos de tallas observó un cambio en las proporciones de los grupos, los camarones penaoideos disminuyeron su importancia de 85.6 % en los organismos más pequeños (<59 cm) a 55.3 % en los organismos más grandes (>120 cm); mientras que los cangrejos portúnidos incrementaron su importancia de 9.8% a 41.9%. Ismen *et al.* (2007) encontraron que la composición de la dieta de *R. rhinobatos* cambia con el incremento en talla, los camarones Penaoidae-Cragonidae disminuyeron en importancia mientras que Squillidae llegaron a ser más dominantes.

En comunidades acuáticas, el tamaño del cuerpo de la presa y el depredador es un atributo que ha sido ligado directamente al éxito de forrajeo (Sharf *et al.*, 2000). Los depredadores llegan a ser más exitosos con el incremento de la talla debido a varios factores que incluyen el incremento prolongado de la velocidad y reacción del nado así como mejor agudeza visual (Keast y Webb 1966; Webb 1976; Beamish 1978; Blaxter 1986). Los patrones de asimetría en el tamaño del depredador y la presa ha generado la hipótesis acerca de interacciones entre depredadores de diferente tamaño; en términos del tamaño de la presa, la dieta de depredadores pequeños es un subgrupo de la dieta de grandes predadores (Brooks y Dodson 1965, Hall et al. 1970, Wilson 1975). Los depredadores más grandes podrían contar con una competencia ventajosa de alimentarse de presas con talla pequeña; mientras que también son capaces de alimentarse de presas grandes las cuales no son disponibles para depredadores pequeños (Sharf *et al.*, 2000).

Si bien el planteamiento anterior es para relaciones interespecíficas también es aplicable a relaciones intraespecíficas como en el caso del presente apartado. En los diferentes estados

ontogénicos del pez guitarra se describe lo mencionado anteriormente, la dieta se basa sobre los mismos ítems alimentarios pero en diferente magnitud, lo que nos indica que a pesar de que los adultos tienen la capacidad de consumir las mismas presas que los juveniles estos se encuentran alimentándose de con una dieta menos rica pero más diversa. Mientras los juveniles consumen principalmente Camarones (Penaoidea y Caridea) y poca cantidad de peces los adultos incorporan a su dieta también Camarones (Penaoidea y Caridea) pero en mucho menor grado en cambio incrementan de manera importante el consumo de cangrejos (Brachyura), peces y cefalópodos loliginidae. Lo que indica una partición de recursos y un decremento en la competencia entre los diferentes estados ontogénicos, los cuales coinciden en espacio y tiempo.

7.2. Índices Ecológicos

Los valores obtenidos del índice de Levín (B*i*=0.07) y de la diversidad (H'=1.77) calculados de manera general para *R. productus* muestran que es un depredador especialista debido a que consume preferencialmente un bajo número de presas. El presente estudio coincide con previos resultados de diferentes especies de Rhinobatidos tal como Navia *et al*. (2007) en aguas colombianas que *R. leuchorhynchus* como especialista (B*i*=0.51) mientras que *Zapterix xyster* (Bi=0.71) contó con la dieta más generalizada de los elasmobranquios estudiados. En cambio Blanco (2009) en el Golfo de California determinó que *Z. exasperata* (*Bi*=0.11) como un depredador especialista, a su vez Downton (2007) en la costa occidental de B.C.S. determinó que *R. productus* es un depredador especialista (B*i*=0.0039) al igual que el presente estudio en el AGC para la misma especie (Anexo V).

R. productus mostró diferencias tanto en el grado de especialización como en la diversidad de las especies que consume en relación al estadio ontogénico, los juveniles fueron un grupo más especializado con una dieta menos diversa en comparación con los adultos que llegaron a clasificarse como depredadores generalistas con una dieta más diversa (Tabla I; Tabla II). Esto también fue observado para *R. typus* (White *et al.*, 2004) (Anexo V).

El traslape en un nicho, se define como el uso de uno o varios recursos por dos o más especies, por lo cual el traslape trófico en un nicho estaría definido como el uso de uno o varios recursos alimenticios por dos o más especies. El objetivo principal de cuantificar el traslape trófico, observar si existe o no una probable competencia interespecífica, ya que el recurso podría ser limitado o abundante o quizá podría ser irrelevante para una o para ambas especies (Colwell y Futuyma, 1971).

El índice de traslapo dieta de Morisita-Horn evidenció que tanto hembras y machos se encuentran compartiendo una dieta muy similar por lo que comparten un mismo nicho trófico, consumiendo las mismas especies de presa. Lo cual no fue el caso entre diferentes los diferentes grupos de talla, ya que estas se puede apreciar que existe poco traslape en la dieta conforme de los juveniles respecto a los adultos esto indica que existe una clara partición de recursos entre los diferentes grupos de talla de *R. productus,* donde cada grupo se encuentra alimentándose de diferentes especies presa y las que son compartidas o traslapadas son usadas en diferente magnitud por cada grupo.

7.3 Isotopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$

7.3.1 Relación C:N

La utilidad de los isótopos estables subyace en el hecho de que las razones isotópicas en las proteínas del consumidor es reflejo de las proteínas de su dieta de manera predecible (Hobson y Clark 1992; Hobson, 1999). Como los lípidos están compuestos principalmente de carbono y la mayoría de las clases de lípidos no contienen nitrógeno, el incremento en la tasa C:N está estrechamente relacionada con el incremento del contenido de lípidos (Schmidt *et al.,* 2003; Bodin, Le Loc'h y Hily, 2007; Post *et al*., 2007). Los lípidos tienen valores más negativos de $\delta^{13}C$ de acuerdo a otros componentes bioquímicos debido al efecto de la cinética que ocurre durante la conversión de piruvato a acetil coenzima A en la síntesis de lípidos (DeNiro y Epstein, 1977), lo cual podría ser falsamente interpretado como cambios de dieta o hábitat (Logan *et al.,* 2008). Sin embargo, si el contenido de lípidos o la razón C:N es baja (% de lípidos < 5% o C:N < 3.5 para animales acuáticos) las concentraciones de lípidos son uniformemente bajas y la extracción o normalización tendría poca influencia en los valores de $\delta^{13}C$ (Post *et al.,* 2007).

Los métodos comunes de extracción de lípidos alteran $\delta^{15}N$ y varían dependiendo del tipo de tejido (Murry *et al*., 2006; Sweeting *et al*., 2006), indicando que la duplicación de muestras (con extracción y sin extracción) son necesarias para la optima estimación de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (Logan *et al.,* 2008)

En el presente estudio el contenido de lípidos en los tejidos no tuvo un efecto significativo sobre los valores del $\delta^{13}C$; incluso los valores de la razón C:N fueron parecidos a los valores de las proteínas puras (2.9) (McConnaughey y McRoy, 1979); Además no se

encontraron diferencias entre las firmas de los músculos a los que se les llevó a cabo extracción y sin extracción. Por lo que la extracción de lípidos no es necesaria para esta especie ya que cuenta con una baja proporción de lípidos y tanto la información de $\delta^{13}C$ como de $\delta^{15}N$ no es afectada.

7.3.2 Señal isotópica general y entre sexos

La fracción de $\delta^{13}C$ entre el tejido del depredador y la presa es pequeña ≈1‰ (De Niro y Epstein, 1978; Wada *et al.*, 1991; Vander Zanden *et al.*, 1999). Los valores isotópicos de carbono sirven como un indicador del curso de la producción primaria de las redes alimenticias. Los ambientes costeros cuentan con valores menos negativos de $\delta^{13}C$ por lo que son más enriquecidos en ^{13}C, comparado con ambientes oceánicos (Burton y Koch, 1999).

R. productus tiene una distribución en hábitats de fondos arenosos y lodosos en las zonas litorales y costeras de la plataforma continental y es frecuente en la fauna de acompañante de camarón a profundidades hasta los 30 m (Downton, 2007; Márquez, 2007). Lo que concuerda con los valores de $\delta^{13}C$ que muestran que *R. productus* se alimenta en la zona costera-bentónica ya que presentó valores enriquecidos $\delta^{13}C$ -15.13 ± 0.47‰, lo cual coincide con valores reportados para especies diversas especies costeras del Golfo de California $\delta^{13}C$ con valores de -10 a -15‰ (Gendron *et al.*, 2001; Diaz-Gamboa, 2003; Stapp y Polis, 2003; Niño Torres *et al.*, 2006). Así como también ha sido reportado que los organismos asociados con las cadenas alimenticias bentónicas se encuentran enriquecidas respecto a las planctónicas (France, 1995; Jennings *et al.*, 1997; Lepoint *et al.*, 2000; Pinnegar y Polunin, 2000).

Los factores que contribuyen a las diferencias en las firmas isotópicas costeras y oceánicas en la composición del carbono orgánico en la base de la red alimenticia pueden ser: (1) la composición y concentración del CO2 disuelto (Rau *et al*., 1992; Goericke y Fry 1994; Hinga *et al*., 1994), (2) la composición de especies y la tasa de crecimiento del fitoplancton y (Fry y Wainright, 1991; Pancost *et al*., 1997), (3) la entrada de carbón de parte de macrófitas bénticas, las cuales están significativamente enriquecidas en ^{13}C en comparación al fitoplancton (Michener y Schell, 1994; France, 1995).

Los valores de $\delta^{15}N$ en los tejidos del consumidor tienden encontrarse enriquecidos en comparación a sus dietas (3-4‰) y es debido a la retención preferencial de los isótopos más pesados y la excreción de los más ligeros (DeNiro y Epstein 1981; Minagawa y Wada, 1984; Peterson y Fry 1987), dando un incremento relativo en la abundancia natural de ^{15}N con el nivel trófico denominado enriquecimiento trófico ($\delta^{15}N$).

El Golfo de California se encuentra generalmente enriquecido en ^{15}N en comparación con otras regiones (Altabet, 1996; Altabet *et al*., 1999). Altabet *et al.* (1999), establecieron que el Golfo de California presenta un enriquecimiento isotópico como resultado de la desnitrificación en aguas subóxica subsuperficiales mediante el análisis del $\delta^{15}N$ en sedimentos de fondo y del NO_3^- en la zona sub-eufótica. Además observaron que Cuenca delfín (Norte del Golfo) contó con los valores enriquecidos de $\delta^{15}N$ respecto a la cuenca de Guaymas y la Carmen. Álvarez-Borrego (1983) señala que en general, el Golfo de California se caracteriza por presentar un enriquecimiento en la cantidad de nutrientes en la capa superficial, la mayor parte de los cuales provienen del reciclamiento del MOP y son transportados por surgencias generadas por vientos o por corrientes de marea.

El no haber encontrado diferencias significativas entre hembras y machos tanto para $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ coincide con lo encontrado en la dieta de *R. productus* es decir comparten un nicho trófico similar tanto hembras y machos se encuentran alimentándose en la misma zona y de las mismas especies presa lo que se ve reflejado en el alto nivel de similitud.

7.3.3 Variación ontogénica de la señal isotópica

El análisis de isotopos estables ha detectado cambios ontogénicos de la dieta en trucha s (Grey, 2001; Power *et al*., 2002), mero (Ephinephilus marginatus, Reñones *et al*., 2002), camarón (Branstrator *et al.*, 2000), salmón (Kline y Willette, 2002), mientras que otras investigaciones no han evidenciado un cambio ontogénico de la dieta (Vander Zanden *et al*., 1998) a pesar de una relación positiva entre el tamaño del pez y los isotopos de carbono y nitrógeno (Guiger *et al.*, 2002).

En cuanto al $\delta^{13}C$ solo fueron encontradas diferencias significativas entre los juveniles (435-569 mm) y adultos de mayor talla, lo que pude deberse a una segregación espacial correspondiente a una repartición de hábitat y recursos. En el caso de los juveniles, estos presentan valores ligeramente más enriquecidos en $\delta^{13}C$ que corresponde a zonas más someras cercanas a la costa. Debido a que el tipo de presas así como la proporción en que son consumidas no varió entre los individuos del grupo el enriquecimiento de $\delta^{13}C$ podría explicarse en términos espaciales. Los adultos en cambio presentan valores más reducidos lo que indica que tienen afinidad por zonas de alimentación más alejadas de la costa. Lo anterior ha sido bien documentado en varios ecosistemas (France, 1995; Shell *et al*., 1998; Burton y Koch, 1999; Pinnegar y Polunin 2000). La variación espacial de la base de la red trófica es reflejada a través de la red alimenticia, las poblaciones donde los individuos se

alimentan en un intervalo de áreas geográficas es probable que muestren más variación en las firmas de isotopos estables de sus tejidos (Bearhop *et al*., 2004). Si bien la diferencia es significativa el intervalo de valores medios difiere en ≈0.5‰ y no pude deberse al enriquecimiento natural conforme se incrementa el nivel trófico ≈1‰ (De Niro y Epstein, 1978; Wada *et al.,* 1991; Vander Zanden *et al.,* 1999). Si esta fuese la causa, los adultos contaría con valores enriquecidos en $\delta^{13}C$ y lo observado es un caso inverso, los adultos se encuentran reducidos en $\delta^{13}C$ con respecto a juveniles por lo que la explicación puede ser por 1) diferencias espaciales, cada grupo se encuentra alimentándose de diferentes fuentes de carbono o 2) variación temporal, si hay cambios temporales en la composición isotópica de la base de la red alimenticia los juveniles adquieren más rápido la nueva firma isotópica que los adultos debido a tasas de recambio isotópico diferenciales.

En el caso de $\delta^{15}N$ el grupo de juveniles (435-569 mm) fue diferente con respecto a los dos grupos de adultos sin embargo no se encontraron diferencias entre los grupos de adultos. La relación entre $\delta^{15}N$ en relación al incremento en talla en los diferentes estadios ontogénicos en el presente estudio concuerda con la información obtenida del análisis de contenido estomacal e indica que hay un incremento gradual de la posición trófica a medida que el organismo se desarrolla. Los factores podrían contribuir al enriquecimiento observado en $\delta^{15}N$, son cambios fisiológicos, cambio de hábitat y uso de recursos (Livingstone, 1982; Werner y Gilliam 1984) otro factor que puede potencialmente contribuir al enriquecimiento $\delta^{15}N$ sobre el tiempo es el incremento en la posición trófica de las presas con el tamaño del cuerpo (Reñones *et al*., 2002). Lo que evidenció el contenido estomacal fue un cambio en la composición de la dieta de juveniles en comparación los adultos, la dieta de juveniles se

encontró dominada por Camarones (Penoidea y Caridae) los cuales cuentan con un bajo nivel trófico 2.5 (Cortés, 1999; Ebert y Bizarro, 2007) mientras que los adultos incorporaron presas de mayor nivel trófico y en mayor proporción como peces 3.24 y cefalópodos 3.2 (Cortés, 1999; Ebert y Bizarro, 2007). Por lo que el cambio en la composición de la dieta puede ser el factor principal de las diferencias entre estadios ontogénicos.

7.4 Nivel trófico

La dieta y posición trófica son importantes componentes para entender la ecología de las especies y para el manejo de animales de importancia comercial (Fisk *et al*., 2002). Los valores de nivel trófico obtenidos para *R. productus* lo ubican como un depredador carnívoro secundario, además la variación en la dieta en diferentes estadios de desarrollo tiene implicaciones en un ligero cambio en el nivel trófico.

El análisis de contenido estomacal ha sido usado para evaluar la dieta y asignar niveles tróficos en redes alimenticias acuáticas (e.g. Cortés, 1997). Sin embargo a menos de un comprensivo régimen de muestreo, el contenido estomacal puede subestimar y solo proveer solo una fotografía de la dieta de las especies. Diferentes tasas de digestión de presas, cambios temporales y presas poco comunes podrían confundir las conclusiones basadas en contenido estomacal, particularmente en poco numero de muestras (Fisk, et al. 2002). Por otro lado el uso de isotopos estables de $\delta^{15}N$, el cual generalmente se incrementa con la posición trófica (Minagawa y Wada, 1984; Vander Zanden, 2001; Post, 2002; Vanderklift y Ponsard, 2003; Caut *et al*., 2009) reduce muchas de las incertidumbres del análisis de contenido estomacal.

Se presentaron ligeras diferencias entre los valores estimados del nivel trófico, entre el cálculo por medio de contenido estomacal e isótopos estables, principalmente debidas al desconocimiento de la magnitud del fraccionamiento de $\Delta^{15}N$. En cuanto al valor de $\Delta^{15}N$ se han planteado dos alternativas para elegir un buen valor 1) incorporar estimaciones de la variabilidad en el calculo 2) escoger la estimación más apropiada de $\Delta^{15}N$ al organismo que está siendo estudiado (Vanderklift y Ponsard, 2003). En este caso se siguió la segunda opción y debido a que el valor de Δ pude variar en función de la clase y especie de consumidor (Minagawa y Wada, 1984; Vanderklift y Ponsard, 2003) el tejido y órgano examinado (Hobson y Clarck, 1992), el estrés fisiológico (Adams y Sterner, 2000) y la forma de excreción de nitrógeno (Vanderklift y Ponsard, 2003), calidad de la proteína en la dieta (Post, 2002), tipo de alimento (Webb *et al.,* 1998) y tasa isotópica de la dieta (Caut *et al.,* 2008).

La estimación de nivel trófico se llevó a cabo con diferentes valores de $\Delta^{15}N$ los valores mas usados en la literatura 3.4‰ (Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002; Vander Zanden, 2001) para poder realizar comparaciones con otros organismos que hallan tomado dicho valor de fraccionamiento, así mismo el valor también se tomó el de organismos que excretan urea 3.11‰ (Vanderklift y Ponsard, 2003) y 2.75‰ del meta-análisis realizado por Caut *et al.* (2009).

Si bien en las revisiones realizadas acerca del fraccionamiento en grupos de organismos (Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002; Vander Zanden, 2001) encuentran diferencias entre diferentes organismos (herbívoros, carnívoros), ambientes (Terrestre, marino, agua dulce) etc. Vanderklift y Ponsard (2003) evidencian una fuerte relación entre el fraccionamiento

de $\Delta^{15}N$ con respecto al tipo de excreción donde los organismos que excretan urea y ácido úrico (3.11‰ y 2.73‰, respectivamente) produjeron valores de enriquecimiento significativamente mayores que los que excretan amonio y guanina. Si bien la mayoría de los organismos marinos excretan amonio (Wrigth, 1995), los elasmobranquios excretan preferencialmente una mayor proporción de urea que de amonio (Perlman y Goldsteind 1988; Wood *et al.*, 1995; Wrigth, 1995; Carrier *et al.*, 2004). Caut *et al.* (2009) señalan que las variaciones $\Delta^{15}N$ entre especies pueden ser parcialmente debidas al modo de excreción. Lo cual puede atribuirse al número de pasos envueltos en la síntesis de diferentes formas bioquímicas de deshechos nitrogenados (Vanderklift y Ponsard, 2003). Cuando las proteínas son catabolizadas se produce amonio (NH_4^+), pero no pude ser almacenado en el organismo por que es altamente tóxico (Rieutord, 1999). Las reacciones adicionales para transformar amonio en urea o ácido úrico puede podrían producir más fraccionamiento, si hay tasas diferenciales para las reacciones en ^{15}N y ^{14}N en cada paso, el resultado debería ser que tanto urea como ácido úrico contengan más ^{14}N un que el amonio (Vanderklift y Ponsard, 2003).

En cuanto al valor de la base de la red alimenticia se tomó el dato disponible de la literatura Altabet *et al*. (1999) quienes determinaron valores de materia orgánica particulada en cuencas del Golfo de California de la zona eufotica en verano de 9 a 12‰ $\delta^{15}N$ dependiendo de la locación donde el último valor corresponde a la región norte del Golfo de California (cuenca delfín) así mismo indican que los valores mínimos de $\delta^{15}N$ en el Golfo de California son verano. Precisamente en el periodo que abarcó el muestreo por lo que fue tomado como referencia de la base de la red trófica.

Los valores obtenidos de nivel trófico son equiparables a otros elasmobranquios que son depredadores secundarios tal como el orden Rajiformes: familias Anacanthobatidae, Arhynchobatidae y Rajidae (TL = 3.5, 3.9, 3.8) (Ebert y Bizarro, 2007) así como algunas familias de tiburones de la familia Triakidae (3.8) en especial el género Mustelus, así como con las familias del orden Orectolobiformes (3.6) y Heterodontiformes (3.2) y por debajo de los demás ordenes de tiburones los cuales corresponden a depredadores terciarios (>4) (Cortés, 1999). Esto nos permite ubicar a *R. productus* como un depredador costero carnívoro bentónico con un alto nivel trófico que se encuentra solo ligeramente por debajo de los grades depredadores terciarios.

Tomando en cuenta las diferentes limitantes de los métodos para la estimación de nivel trófico, se compararon diferentes metodologías que permitieran contar con una idea más precisa de la posición trófica del organismo en estudio (*R. productos*) en la red trófica y reafirmo la conclusión anterior; *R. productus* es un depredador costero carnívoro bentónico con un alto nivel trófico ubicado ligeramente por debajo de los grades depredadores terciarios

8. Conclusiones

- *R. productus* se alimenta principalmente de camarones (Penaoidea y Caridea) seguido de peces y cefalópodos.
- Existe una marcada variación ontogénica de la dieta camarones (Penaoidea y Caridea) disminuyen en importancia mientras que los cangrejos Brachyuros peces y cefalópodos incrementan su importancia conforme el organismo alcanza mayor talla.
- Se observó una clara partición de recursos entre grupos de talla debido al bajo traslape de la dieta.
- En el análisis general *R. productus* es un depredador especialista. En el desarrollo ontogénico cuando es juvenil pasa de especialista con una dieta poco diversa a generalista con una dieta más diversa en el estadio adulto.
- Tanto la dieta como los valores de isotopos estables confirman que es un depredador costero bentónico.
- Las firmas isotópicas de carbono muestran una ligera segregación en los grupos de talla con respecto a la base de la red alimenticia que puede ser debida a diferencias espaciales de la fuente de carbono, juveniles más costeros (más enriquecidos) que los adultos.
- *R. productus* es un depredador secundario (NT ≈ 3.6) evidenciado tanto por contenido estomacal e isotopos estables. Presentó un ligero incremento en el nivel trófico debido a un cambio en la composición de la dieta conforme se desarrolla se alimenta en mayor proporción de organismos de un mayor nivel trófico.

Recomendaciones:

Hacer un mapa isotópico del golfo de california.

Detectar las variaciones estacionales de los valores isotópicos de POM así como su variación batimétrica.

Realizar el estudio de invierno

Utilizar redes de arrastre para evitar regurgitación y contar con un mayor número de estómagos con alimento.

Bibliografía

Abdel-Aziz, S.H., Khalil, A.N., Abdel-Maguid, S.A., 1993. Reproductive cycle of the common guitarfish, Rhinobatos rhinobatos (Linnaeus, 1758), in Alexandria waters, Mediterranean Sea. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 44, 507-517.

Adams, T.S., Sterner, R.W., 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level N-15 enrichment. Limnology and Oceanography 45, 601-107.

Aguilar-Castro, N.A., 2003. Ecología trófica de juveniles de tiburón martillo Sphyrna lewini (Griffith & Smith, 1834) en el golfo de California. CICIMAR, La Paz, BCS, p. 111.

Allen, G.R., Robertson, D.R., 1994. Fishes of the tropical eastern pacific. University of Hawaii Press.

Altabet, M.A., 1996. Nitrogen and carbon isotopic tracers of the source and transformation of particles in the deep-sea. In: Ittekkot, V., Schäfer, P., Honjo, S., Depetris, P.J.s (Eds.), Particle Flux in the Ocean. Wiley, London, pp. 155-184.

Altabet, M.A., Pilskaln, C., Thunnell, R., Pride, C., Sigman, D., Chavez, F., Francois, R., 1999. The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the Eastern North Pacific. Deep-Sea Research 46, 655-679.

Alvarez-Borrego, S., 1983. Gulf of California. In: Ketchum, B.H.e.s (Ed.), Ecosystem of the world 26: estuaries and enclosed seas. Elsiever, Amsterdam.

Alvarez-Borrego, S., Flores-Báez, B.P., Galindo-Bect, L.A., 1975. Hidrología del Alto Golfo de California II. Condiciones durante invierno, primavera y verano. Ciencias Marinas 2, 21-36.

Aurioles-Gamboa, D., 1995. Migración batimétrica de la langostilla bentónica en la plataforma continental del Pacífico de Baja California. In: Aurionles-Gamboa, D., Balart, E.F.s (Eds.), La Langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento. Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, B.C.S. México., pp. 79-92.

CONAPESCA, 2003. Anuario estadístico de pesca. In: Secretaria de Agricultura, G., Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA)s (Ed.), p. 265.

CONAPESCA, 2004. Carta nacional pesquera. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), 112.

Beamish, F.W.H., 1978. Swimming capacity. In: Hoar W.S., Randall, D.J.s (Eds.), Fish physiology. Academic Press, New York, pp. 101-187.

Bethea, D., Carlson, J.K., Buckel, J.A., Satterwhite, M., 2006. Ontogenetic and site-related trends in the diet of the atlantic sharpnose shark Rhizoprionodon terraenovae from the northeast gulf of Mexico. Bulletin of Marine Sciences 78, 287-307.

Bizzarro, J.J., Robinson, H.J., Rinewalt, C.S., Ebert, D.A., 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA Springer Netherlands.

Bizzarro, J.J., Smith, W.D., Hueter, R.E., Tyminski, J., Marquez-Farias, J.F., Castillo-Geniz, J.L., Cailliet, G.M., Villavicencio-Garayzar, C.J., 2007. The status of shark and ray

fishery resources in the Gulf of California: applied research to improve management and conservation. Report to the David and Lucile Packard Foundation, p. 237.

Blaxter, J.H.S., 1986. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. Transactions of the American Fisheries Society 115, 98-114.

Bodin, N., Le Loc´h, F., Hily, C., 2007. Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 341, 168-175.

Branstrator, D.K., Cabana, G., Mazumder, A., Rasmussen, J.B., 2000. Measuring lifehistory omnivory in the opossum shrimp, Mysis relicta, with stable nitrogen isotopes. Limnology and Oceanography 45, 463-467.

Brickle P., Laptikhovsky V., Pompert J., Bishop, A., 2003. Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajoids species on the Falkland Island's shelf. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 83, 1119-1125.

Brooks, J.L., S.I., D., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. Science 150, 28-35.

Brusca, R.C., 1980. Common intertial invertebrates of the Gulf of California, Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington 100, 231-529.

Burton, R.K., Koch, P.L., 1999. Isotopic traking of foraging and long-distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. Oecologia 119, 578-585.

Capapé, C., Zaouali, J., 1979. Etude du régime alimentaire de deux sélaciens communs dans le golfe de Gabès (Tunisie): Rhinobatos rhinobatos (Linne, 1758) et Rhinobatos cemiculus (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) Archives de l' Institut Pasteur de Tunis 56, 285-306.

Carrasón, M., Stefanescu, C., Cartes, J.E., 1992. Diets and bathymetric distributions of two bathyal sharks of the Catalan deep sea (Western Mediterranean). Marine Ecology Progress Series 82, 21-30.

Carrassón, M., Stefanescu, C., Cartes, J.E., 1992. Diets and bathymetric distributions of two bathyal sharks of the Catalan deep sea (western Mediterranean). Marine Ecology Progress Series 82, 21-30.

Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R., 2004. Biology of sharks and their relatives. CRC, Press, Boca Ratón, Florida EUA.

Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., 2008. Discrimination factors (Δ15N and Δ13C) in an omnivorous consumer: effect of diet isotopic ratio. Functional Ecology 22, 255-263.

Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., 2009. Variation in discrimination factors (Δ15N and Δ13C): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. Journal of Applied Ecology 46, 443-453.

CJ, S., NVC, P., S, J., 2006. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. Rapid Communications in Mass Spectrometry 20, 595-601.

Clothier, C.R., 1950. A key to some Southern California fishes based on vertebral characters. California Department of Fish and Game Bulletin 79, 1-83.

Compagno, L.J.V., 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. Environmental Biology of Fishes 28, 33-75.

Cortés, E., 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54, 726-738.

Cortés, E., 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES Journal of Marine Science 56, 707-717.

Cortés, E., Gruber, S., 1990. Diet, feeding habits, and estimates of daily ration of young lemon shark, Negaprion brevirostris (Poey). Copeia 1, 204-218.

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. Science 197, 261-263.

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 42, 495-506.

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 45, 341-351.

Diaz-Gamboa, R., 2003. Diferenciación entre tursiones Tursiops truncatus costeros y oceánicos en el Golfo de California por medio de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdiciplicario de Ciencias Marinas, La Paz, B.C.S., México, p. 62.

Downton Hoffman, C., 1996. Estrategia reproductiva de la guitarra Rhinobatos productus (Ayres, 1856) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Biología Marina. U.A.B.C.S., La Paz, B.C.S., p. 51.

Downton Hoffman, C., 2001. Edad y crecimiento del pez guitarra Rhinobatos productus (Ayres 1856), en la costa occidental de Baja California Sur, México. . CICIMAR. IPN, La Paz, B.C.S., p. 72.

Downton Hoffman, C., 2007. Biología del pez guitarra Rhinobatos productus (Ayres, 1856), en Baja California Sur, México. . CICIMAR. IPN, La Paz, B.C.S., p. 180.

Ebert, D.A., Bizzarro, J.J., 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes : Rajiformes : Rajoidei). Environmental Biology of Fishes 80, 221-237.

Ebert, D.A., Cowley, P.D., 2003. Diet, feeding behaviour and habitat utilization of the blue stingray Dasyatis chrysonota (Smith, 1828) in South African waters. Marine Freshwater Resources 54.

Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K.E., Niem, V.H., 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental. , Roma.

Fisk, A.T., Tittlemier, S.A., Pranschke, J.L., Norstrom, R.J., 2002. Using anthropogenic contaminats and stable isotopes to assess the feeding ecology of greeland sharks. Ecology 83, 2162-2172.

Fogarty, M.J., Murawski, S.A., 1998. Large-scale disturbance and the structure of marine systems: fishery impacts on Geroges bank. Ecological Applications 8, S6-S22.

France, R.L., 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. Marine Ecology Progress Series 124, 307-312.

Fry, B., Wainright, S.C., 1991. Diatom sources of 13C-rich carbon in marine food webs. Marine Ecology Progress Series 76, 149-157.

Garth, J.S., Stephenson, W., 1966. Brachyura of the Pacific coast of America Brachyrhyncha - Portunidae. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 1, 154.

Gendron, D., Aguiñiga, S., Carriquirry, J.D., 2001. δ15N and δ13C in skin biopsy samples: A note of their applicability for examining the relative trophic level in three rorcual species. Journal of Cetacean Research and Management 3, 41-44.

Goericke R., Fry, B., 1994. Variations of marine δ13C with latitude, temperature, and dissolved CO2 in the world ocean. Global Biogeochem Cycles 8, 85-90.

Gray, A.E., Mulligan, T.J., Hannah, R.W., 1997. Food habits, occurrence, and population structure of the bat ray, Myliobatis californica, in Humboldt Bay, California Environmental Biology of Fishes 49, 227-238.

Grey, J., 2001. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (Salmo trutta L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. Ecology of Freshwater Research 10, 168-176.

Grey, J., Thackeray, S.J., JOnes, R.I., Shine, A., 2002º. Ferox Trout (Salmo trutta) as "Russian dolls": complementary gut content and stable isotope analyses of the Loch Ness foodweb. Freshwater Biology 47, 1235-1243.

Guiger, K.R.R.A., Reist, J.D., Power, M., Babaluk, J.A., 2002. Using stable isotopes to confirm the trophic ecology of Arctic charr morphotypes from Lake Hazen, Nunavut, Canada. Journal of Fish Biology 60, 348-362.

Hall, D.J., Cooper, W.E., Werner, E.E., 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. Limnology and Oceanography 15, 829-928.

Hansson, A., Hobbie, W.G., Elmgreen, R., Larsson, U., Fry, B., Johansson, S., 1997. The stable nitrogen isotope radio as marker of food web interactions and fish migration. Ecology 78, 2249-2257.

Hinga, K.R., Arthur, M.A., Pilson, M.E.Q., Whitaker, D., 1994. Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in culture: the efects of CO2 concentration, pH, temperature, and species. Global Biogeochem Cycles 8, 85-90.

Hobson, K.A., 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. Oecologia 120, 314-326.

Hobson, K.A., Clark, R.G., 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of δ13C in tissues. Condor 94, 181-188.

Horn, H.S., 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. American Naturalist 100, 419-424.

Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. Journal of Fish Biology 17, 411-429.

Ismen, A., Yigin, C., Ismen, P., Age, growth, reproductive biology and feed of the common guitarfish (Rhinobatos rhinobatos Linnaeus, 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean Sea. Fisheries Research 84, 263-269.

Jardine, T.D., MacGeachy, S.A., Paton, C.M., Savoie, M., Conjank, R.A., 2003. Stable isotopes in aquatic systems, preparation and analysis and interpretation. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2656, 1-39.

Jennings, S., Reñonez, O., Morales-Nin, B., Polunin, N.V.C., Moranta, J., 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.

Keast, A., Webb, D., 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 23, 1845-1874.

Kline, T.C.J., Willette, T.M., 2002. Pacific salmon (Oncorhynchus spp.) early marine feeding patterns based on 15N/14N and 13C/12C in Prince William Sound, Alaska. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59, 1626-1638.

Krebs, C.J., 1985. Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia, México.

Labropoulou, M., Eleftheriou, A., 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. Journal of Fish Biology 50, 324-340.

Langton, R.W., 1982. Diet overlap between the Atlantic cod Gadus Morta silver hake Merluiccius bilinearis and fifteenth other northwest Atlantic finfish. Natural Marien Fisgeries Service 80, 745-759.

Lasiak, T.A., 1982. Structural and functional aspects of the surf zone fish community in the Eastern Cape. University of Port Elizabeth, South Africa.

Lepley, L.K., Vonder Haar, S.P., Hendrickson, J.R., Calderón, R.G., 1975. Circulation in the northern Gulf of California from orbital photographs and ship investigation. Ciencias Marinas 2, 86-93.

Link, J.S., Garrison, L.P., Almeida, F.P., 2002. Ecological interactions between elasmobranchs and groundfish species on the Northeastern U.S. Continental Shelf. I. Evaluating predation. . Noth American Journal of Fisheries Management 22, 550-562.

Logan, J.M., Jardine, T.D., Miller, T.J., Bunn, S.E., Cujak, R.A., Lutcavage, M.E., 2008. Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. Journal of Animal Ecology 77, 838-846.

Márquez Farías, F., 2005. Gillnet mesh selectivity for the shovelnose guitarfish (Rhinobatos productus) from fishery-dependent data in the artisanal ray fishery of the Gulf of California, Mexico. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 35, 443-452.

Márquez Farías, F., 2007. Demografía del pez guitarra Rhinobatos productus (Ayres, 1854) del Golfo de California. CIBNOR, La Paz, BCS, p. 147.

Márquez Farías, F.J., 2002. The artisanal ray fishery in the Gulf of California: development, fisheries research, and management issues. IUCN Shark Specialist Group. Shark News, pp. 1-5.

Mascorro Segura, R.J., 1994. Variación de la temperatura, salinidad y oxígeno en dos localidades del Alto Golfo de California. UABC, Ensenada, BC, p. 63.

Mayo, R.K., Fogarty, M.J., Serchuk, F.M., 1992. Aggregate fish biomass and yield on Georges Bank. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 14, 59-78.

McConnaughey, T.A., McRoy, C.P., 1979. Food-web structure and fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. Marine Biology 53, 257-262.

McEachran, J.D., Capape, C., 1984. Rhinobatidae. In: Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, C., Nielsen, J., Tortonese, E.s (Ed.), Fishes of the North-Eastarn Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, Paris, pp. 156-158.

Michener, R.H., Schell, D.M., 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha, K., Michener, R.H.s (Eds.), Stable isotopes in ecology and environmental science. Black-Well, Boston, pp. 138-157.

Miller, D.J., Jorgensen, S.C., 1973. Meristic characters of some marine fishes of the western Atlantic Ocean. California Department of Fish and Game Bulletin 1, 301-312.

Miller, J.D., Lea, N.R., 1972. Guide to the Coastal Marine Fishes of California. Fishery Bulletin 157, 249.

Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of 15N along food chains: Futher evidence and the relation between 15N and animal age. Geochimica et Cosmochimica Acta 45, 431-351.

Monod, T., 1968. Le complexe urophore des poissons teleosteens. Memories de L'Institute Fundamental D' Affrique Noire, pp. 81-705.

Mosiño, P., García, E., 1974. The climate of mexico. In: Hare, B.R.A.y.F.K.s (Ed.), World survey of climatology. Elsiever, New York, pp. 345-404.

Motta, P.J., Wilga, C.D., 2001. Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. Environmental Biology of Fishes 60, 131-156.

Murawski, S.A., 1991. Can we manage our multispecies fisheries? . Fisheries 16, 5-13.

Murry, B.A., Farrell, J.M., Smynntek, P.M., 2006. Effect of lipid extraction on the interpretation of fish community trophic relationships determined by stable carbon and nitrogen isotopes. Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63, 2167-2172.

Navia, A.F., Mejía Falla, P.A., Giraldo, A., 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. BMC Ecology 7, 8.

Niño-Torres, C.A., Gallo-Reynoso, J.P., Galván-Magaña, F., Escobar-Briones, E., Macko, S.A., 2006. Isotopic analysis of delta C-13, delta N-15, and delta S-34 "a feeding tale" in teeth of the longbeaked common dolphin, Delphinus capensis. Marine Mammal Science 22, 831-846.

Orlov, A.M., 2004. Trophic interrelationships in predatory fishes of Pacific waters circumambient the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka. Hydrobiology Journal 40, 106-123.

Pancost, R.D., Freeman, K.H., Wakeham, S.G., Robertson, C.Y., 1997. Controls on carbon isotope fractionation by diatoms in the Peru upwelling region. Geochimica et Cosmochimica Acta 61, 4983-4991.

Perlman, D.F., Goldstein, L., 1988. Nitrogen metabolism. In: Shuttleworth, T.J.s (Ed.), Physiology of Elasmobrach Fishes. Springer-Verlag, Berlin, pp. 253-276.

Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual Review of Ecology and Systematics 18, 293-320.

Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystems studies. Annual Review of Ecology and Systematics 18, 293-320.

Pinkas, L., Oliphant, S.M., Iverson, I.L.K., 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Fish Bulletin 152, 105.

Pinnegar, M.J., Polunin, N.V.C., 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. Oecologia 122, 399-409.

Polis, G.A., Winemiller, K.O., 1996. Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics. . Chapman and Hall, London.

Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology 83, 703-718.

Post, D.M., Layman, C.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montaña, C.G., 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. Oecologia 152, 179-189.

Power, M., Power, G., Caron, F., Doucett, R.R., Guiguer, K.R.A., 2002. Growth and dietary niche in Salvelinus alpinus and Salvelinus fontinalis as revealed by stable isotope analysis. Environmental Biology of Fishes 64, 75-85.

Ramírez Rojo, R.A., Aragón-Noriega, E.A., 2006. Ecología de postlarvas de camarón azul (Litopenaeus stylirostris) y camarón café (Farfantepenaeus californiensis) en el Estuario del Río Colorado. Ciencias Marinas 32, 45-52.

Rau, G.H., Takahashi, T., Des Marais, D.J., Repetea, D.J., Martin, J.H., 1992. The relationship between δ13C of organic matter and [CO2 (aq)] in ocean surface water: data from a JGOFS site in the northeast Atlantic Ocean and a model. Geochimica et Cosmochimica Acta 56, 1413-1419.

Reñones, O., Polunin, N.V.C., Goni, R., 2002. Size related dietary shifts of Epinephelus marginatus in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. Journal of Fish Biology 61, 122-133.

Rieutord, M., 1999. Physiologie animale. Les grandes fonctions. Masson, Paris.

Rinewalt, S.C., Ebert, A.D., Caillet, M.G., 2007. Food habits of the snaper skate, Bathyraja kincaidii (Garman, 1908) off central California: seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. Environmental Biology of Fishes 80, 197-220.

Román Reyes, J.C., 2003. Análisis del contenido estomacal y la razón de isótoos estables de cabono (δ13C) y nitógeno (δ15N) del atún aleta amarilla (Thunnus albacares), delfín manchado (Stenella attenuata) y delfín tornillo (Stenella longirostris) del Océano Pacífico Oriental. CICIMAR-IPN, La Paz, p. 143.

Rossuow, G.J., 1983. The biology of the lesser sandshark: Rhinobatos annulatus in Algoa Bay with notes on other elasmobranchs. University of Port Elizabeth, South Africa.

Sandoval Castillo, J., Rocha Olivares, A., Villavicencio Garayzar, C., Balart, E., 2004. Cryptic isolation of Gulf of California shovelnose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. Marine Biology 145, 983-988.

Sarakino, H.C., Jonson, I.L., Vander, M.D., 2002. A shyntesis of tissue preservation effect on carbone and nitrogene stable isotope signature. Can. J. Zool. 80, 382-387.

Schmidt, K., Atkinson, A., Stubing, D., McClelland, J.W., Montoya, J.P., Voss, M., 2003. Trophic relationships among Southern Ocean copepods and krill: some uses and limitations of a stable isotope approach. Limnology and Oceanography 48, 277-298.

Sharf, S.F., Juanes, F., Rountree, R.A., 2000. Predator size - prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. Marine Ecology Progress Series 108, 229-248.

Shibuya, A., de Souza Rosa, R., Costa Soares, M., 2005. Note in the diet of the guitarfish Rhinobatos percellens (Walbaum 1972) (Elasmobrachii Rhinobatidae) from the coast of Paraíba, Brazil. Acta Biologica Leopoldensia 27, 63-64.

Simpfendorfer, C.A., 1992. Diet of the Australian Sharpnose shark Rhizoprionodon taylori, from northern Queensland. Marine & Freshwater Research 49, 757-761.

Smale, M.J., 1991. Occurrence and feeding of three shark species, Carcharhinus brachyurus, C. obscurus and sphyrna zygaena, on the Eastern Cape coast of South Africa. South African Journal of Marine Science 11, 31-42.

Smith, J.W., Merriner, J.V., 1985. Food habits and feeding behavior of the cownose ray, Rhinoptera bonasus, in Lower Chesapeake Bay. Estuaries 8, 305-310.

Smith, P.E., Zaret, M.T., 1982. Bias in estimating niche overlpa. Ecology 65, 1248-1253.

Stapp, P., Polis, G.A., 2003. Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. Oecologia 134, 496-504.

Sweeting, C.J., Polunin, N.V.C., Jennings, S., 2006. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. Rapid Communications in Mass Spectrometry 20, 595-601.

Talent, L.G., 1982. Food habits of the gray smoothhound, Mustelus californicus, the brown smoothhound, Mustelus henlei, the shovelnose guitarfish Rhinobatos productus, and the bat ray Myliobatis californica, in Elkhorn Slough California. California Fish and Game 68, 224-234.

Thomson, D.A., Findley, L.T., Kerstitch, A.N., 1979. Reef fishes of the Sea of Cortez. John Wiley and Sons, New York.

Timmons, M., Bray, R.N., 1997. Age, growth, and sexual maturity of shovelnose guitarfish, Rhinobatos productus (Ayres). Fishery Bulletin 95, 349-359.

VanBlaircom, G.R., 1982. Experimental analyses of structural regulation in a marine sand community exposed to oceanic swell. Ecology Monography 52, 283-305.

Vander Zanden, M.J., Casselman, J.M., Rasmussen, J.B., 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasion in lakes. Nature 401, 464-467.

Vander Zanden, M.J., Hulshof, M., Ridgway, M.S., Rasmussen, J.B., 1998. Application of stable isotope techniques to trophic studies of age-0 smallmouth bass. Transactions of the American Fisheries Society 127, 729-739.

Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in delta N-15 and delta C-13 trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. Limnology and Oceanography 46, 2061-2066.

Vanderklift, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet delta N-15 enrichment: a meta-analysis. Oecologia 136, 169-182.

Vaske-Junior, T., Rincón-Filio, G., 1998. Conteudo estomacal dos tubaroes azul (Prionace glauca) e anequim (Isurus oxyrinchus) en águas oceanicas no sul do Brasil. Revista Brasileira de Biología 58, 445-452.

Velasco Tarelo, P.M., 2005. Hábitos alimenticios e isotopos estables de 13C y 15N del tiburón mako Isurus oxyrinchus (Rafinesque, 1810) en la costa occidental de Baja California Sur. CICIMAR-IPN, La Paz, p. 94.

Vögler, R., Milesi, A.C., Duarte, L.O., 2009. Changes in trophic level of Squatina Guggenheim with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. Environmental Biology of Fishes 84, 41-52.

Wada, E., Mizutani, H., Minagawa, M., 1991. The use of stable isotopes for food web analysis. Critical Reviews in Food Science and Nutrition 30, 361-471.

Webb, P.W., 1976. The effect of size on the fast-start performance of rainbow trout, Salmo gardneri, and a consideration of piscivorous predator-prey interactions. Journal of Experimental Biology 65, 157-177.

Webb, S.C., Hedges, R.E.M., Simpson, S.J., 1998. Diet quality influences the delta C-13 and delta N-15 of locusts and their biochemical components. Journal of Experimental Biology 201, 2903-2911.

White, W., Platell, M.E., Potter, I.C., 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in subtropical embayment: implications for resource partitioning. Marine Biology 144, 439-448.

Wilga, C.D., Motta, P.J., 1998. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish Rhinobatos lentiginosus: modulation of kinematic and motor activity. journal of Experimental Biology 201, 3167-3184.

Wilson, D.S., 1975. The adequacy of body size as a niche difference. The American Naturalist 109, 769-784.

Wood, C.M., Pärt, P., Wright, P.A., 1995. Ammonia and urea metabolism in relation to gill function and acid-base balance in marine elasmobranch, the spiny dogsifh (Squalus Acanthias). Journal of Experimental Biology 198, 1545-1558.

Wright, P.A., 1995. Nitrogen excretion: Three end products, many physiological roles. Journal of Experimental Biology 198, 273-281.

Zar, J.H., 1999. Biostatistical Analysis. 3rd edn. Prentice-Hall, Princeton, New Jersey, USA. 662 p.

ANEXOS

Anexo I. Composición general de la dieta de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR).

TAXA	F	N	W	%FO	%N	%W	IIR	%IIR
Camarones (Penaoidea y Caridea)	**55**	**315**	**35.25**	**55**	**49.07**	**30.55**	**1917.95**	**51.71**
Penaoidea	34	282	12.31	34	43.93	10.67	1856.18	50.05
Penaoidae								
Metapenaeopsis mineri	2	4	1.26	2	0.62	1.09	3.43	0.09
Trachypenaeus fuscina	3	5	6.88	3	0.78	5.96	20.22	0.55
Trachypenaeus spp.	2	3	0.45	2	0.47	0.39	1.71	0.05
Sicyionidae	1	2	0.25	1	0.31	0.22	0.53	0.01
Sicyonia penicillata	1	1	0.89	1	0.16	0.77	0.93	0.02
Sicyonia spp.	3	3	7.01	3	0.47	6.08	19.63	0.53
Solenoceridae								
Solenocera mutator	1	2	0.59	1	0.31	0.51	0.82	0.02
Caridea								
Processidae	4	5	1.26	4	0.78	1.09	7.48	0.20
Processa spp.	1	3	2.59	1	0.47	2.24	2.71	0.07
Palaemonidae	2	4	1.59	2	0.62	1.38	4.00	0.11
Macrobrachium spp.	1	1	0.17	1	0.16	0.15	0.30	0.01
Cangrejos Brachyura	**36**	**41**	**20.01**	**36**	**6.39**	**17.34**	**266.93**	**7.20**
Brachyura	17	20	12.52	17	3.12	10.85	237.41	6.40
Portunidae	1	1	0.23	1	0.16	0.20	0.36	0.01
Cancridae	2	2	2.04	2	0.31	1.77	4.16	0.11
Cancer amphioetus	2	3	1.35	2	0.47	1.17	3.27	0.09
Cancer spp.	3	3	1.51	3	0.47	1.31	5.33	0.14
Xantidae	5	5	1.58	5	0.78	1.37	10.74	0.29
Eurytium albidigitum	4	5	0.6	4	0.78	0.52	5.20	0.14
Dorippidae								
Ethusina spp.	1	1	0.13	1	0.16	0.11	0.27	0.01
Porcellanidae								
Porcellana cancrisocialis	1	1	0.05	1	0.16	0.04	0.20	0.01
Estomatopodos	**23**	**24**	**7.54**	**23**	**3.74**	**6.53**	**47.61**	**1.28**
Estomatopoda	5	5	0.07	5	0.78	0.06	4.20	0.11
Squillidae	5	5	1.27	5	0.78	1.10	9.40	0.25
Cloridopsis dubia	1	1	0.35	1	0.16	0.30	0.46	0.01
Meiosquilla dawsoni	5	5	0.35	5	0.78	0.30	5.41	0.15
Squilla bigelowi	5	5	5.3	5	0.78	4.59	26.86	0.72
Squilla spp.	2	3	0.2	2	0.47	0.17	1.28	0.03

Restos de Crustáceos	**23**	**204**	**13.96**	**23**	**31.78**	**12.10**	**1009.10**	**27.21**
Peces	**27**	**44**	**20.09**	**27**	**6.85**	**17.41**	**368.72**	**9.94**
Batrachoididae	1	1	11.92	1	0.16	10.33	10.49	0.28
Restos de Pez	26	43	8.17	26	6.70	7.08	358.23	9.66
Lolliginidae	**6**	**6**	**16.93**	**6**	**0.93**	**14.67**	**93.64**	**2.52**
Otros	**8**	**8**	**1.61**	**8**	**1.25**	**1.40**	**4.97**	**0.13**
Sargassaceae								
Sargassum spp.	1	1		1	0.16	0.00	0.16	0.00
Ulvaceae								
Ulva spp.	1	1		1	0.16	0.00	0.16	0.00
Amphipodo	2	2		2	0.31	0.00	0.62	0.02
Isopoda								
Cymothoida								
Linoreca panamensis	2	2	0.14	2	0.31	0.12	0.87	0.02
Polichaeto	2	2	1.47	2	0.31	1.27	3.17	0.09

Anexo II. Composición de la dieta de hembras de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR).

Taxón	F	N	W	%FO	%N	%W	IIR	%IIR
Camarones (Penaoidea y Caridea)	**29**	**192**	**17.56**	**53.70**	**66.21**	**25.51**	**2386.76**	**65.74**
Penaoidea	18	173	6.63	33.33	59.66	9.63	2309.59	63.61
Penaoidae								
Metapenaeopsis mineri	2	4	1.26	3.70	1.38	1.83	11.89	0.33
Trachypenaeus fuscina	2	4	6.59	3.70	1.38	9.57	40.57	1.12
Sicyionidae	1	2	0.25	1.85	0.69	0.36	1.95	0.05
Macrobrachium spp.	1	1	0.17	1.85	0.34	0.25	1.10	0.03
Solenoceridae								
Solenocera mutator	1	2	0.59	1.85	0.69	0.86	2.86	0.08
Caridea								
Palemonidae	2	4	1.59	3.70	1.38	2.31	13.66	0.38
Processidae	2	2	0.48	3.70	0.69	0.70	5.14	0.14
Cangrejos Brachyura	**27**	**32**	**15.29**	**50.00**	**11.03**	**22.21**	**525.18**	**14.47**
Brachyura	12	15	10.02	22.22	5.17	14.56	438.44	12.08
Portunidae	1	1	0.23	1.85	0.34	0.33	1.26	0.03
Cancridae								
Cancer amphioetus	2	3	1.35	3.70	1.03	1.96	11.10	0.31
Cancer spp.	3	3	1.51	5.56	1.03	2.19	17.93	0.49
Xantidae	5	5	1.58	9.26	1.72	2.30	37.22	1.03
Eurytium albidigitum	4	5	0.60	7.41	1.72	0.87	19.23	0.53
Estomatopodos	**13**	**14**	**6.18**	**24.07**	**4.83**	**8.98**	**62.21**	**1.71**
Estomatopoda	3	3	0.07	5.56	1.03	0.10	6.31	0.17
Squillidae	4	4	1.27	7.41	1.38	1.85	23.88	0.66
Cloridopsis dubia	1	1	0.35	1.85	0.34	0.51	1.58	0.04
Meiosquilla dawsoni	1	1	0.28	1.85	0.34	0.41	1.39	0.04
Squilla bigelowi	2	2	4.01	3.70	0.69	5.83	24.13	0.66
Squilla spp.	2	3	0.20	3.70	1.03	0.29	4.91	0.14
Restos de Crustáceos	**5**	**17**	**3.78**	**9.26**	**5.86**	**5.49**	**105.13**	**2.90**
Peces	**16**	**27**	**14.58**	**29.63**	**9.31**	**21.18**	**389.10**	**10.72**
Batrachoididae	1	1	11.92	1.85	0.34	17.32	32.71	0.90
Restos de Pez	15	26	2.66	27.78	8.97	3.86	356.39	9.82
Lolliginidae	**5**	**5**	**10.40**	**9.26**	**1.72**	**15.11**	**155.87**	**4.29**
Otros	**3**	**3**	**1.04**	**5.56**	**1.03**	**1.51**	**6.37**	**0.18**
Isopoda								
Cymothoida								

Linoreca panamensis	2	2	0.14	3.70	0.69	0.20	3.31	0.09
Polichaeto	**1**	**1**	**0.9**	**1.85**	**0.34**	**1.31**	**3.06**	**0.08**

Anexo III. Composición de la dieta de machos de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR).

Taxón	F	N	W	%FO	%N	%W	IIR	%IIR
Camarones (Penaoidea y Caridea)	**25**	**122**	**15.04**	**55.56**	**35.26**	**37.31**	**1717.01**	**34.78**
Penaoidea	16	109	5.68	35.56	31.50	14.09	1621.11	32.84
Penaoidae								
Trachypenaeus fuscina	1	1	0.29	2.22	0.29	0.72	2.24	0.05
Trachypenaeus spp.	2	3	0.45	4.44	0.87	1.12	8.82	0.18
Sicyionidae								
Sicyonia penicillata	1	1	0.89	2.22	0.29	2.21	5.55	0.11
Sicyonia spp.	2	2	4.36	4.44	0.58	10.82	50.64	1.03
Caridea								
Processidae	2	3	0.78	4.44	0.87	1.94	12.45	0.25
Processa spp.	1	3	2.59	2.22	0.87	6.43	16.21	0.33
Cangrejos Brachyura	**9**	**9**	**4.72**	**20.00**	**2.60**	**11.71**	**112.31**	**2.27**
Brachyura	5	5	2.5	11.11	1.45	6.20	84.97	1.72
Cancridae	2	2	2.04	4.44	0.58	5.06	25.06	0.51
Dorippidae								
Ethusina spp.	1	1	0.13	2.22	0.29	0.32	1.36	0.03
Porcellanidae								
Porcellana cancrisocialis	1	1	0.05	2.22	0.29	0.12	0.92	0.02
Estomatopodos	**10**	**10**	**1.36**	**22.22**	**2.89**	**3.37**	**42.15**	**0.85**
Estomatopoda	2	2		4.44	0.58	0.00	2.57	0.05
Squillidae	1	1		2.22	0.29	0.00	0.64	0.01
Meiosquilla dawsoni	4	4	0.07	8.89	1.16	0.17	11.82	0.24
Squilla bigelowi	3	3	1.29	6.67	0.87	3.20	27.12	0.55
Restos de Crustáceos	**17**	**183**	**6.58**	**37.78**	**52.89**	**16.32**	**2614.74**	**52.96**
Peces	**10**	**16**	**5.51**	**22.22**	**4.62**	**13.67**	**406.52**	**8.23**
Restos de Pez	10	16	5.51	22.22	4.62	13.67	406.52	8.23
Lolliginidae	**1**	**1**	**6.53**	**2.22**	**0.29**	**16.20**	**36.64**	**0.74**
Otros	**5**	**5**	**0.57**	**11.11**	**1.45**	**1.41**	**7.64**	**0.15**
Sargassaceae								
Sargassum spp.	1	1.00		2.22	0.29	0.00	0.64	0.01
Ulvaceae								

Ulva spp.	1	1		2.22	0.29	0.00	0.64	0.01
Amphipodo	2	2		4.44	0.58	0.00	2.57	0.05
Polichaeto	1	1	0.57	2.22	0.29	1.41	3.78	0.08

Anexo IV. Composición de juveniles (435-569 mm), adultos (570-831 mm) y adultos (831-1091 mm) de *Rhinobatos productus* en el Alto Golfo de California. Valores porcentuales de los índices de frecuencia de ocurrencia (%FO), en número (%N), peso (%W) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IIR).

	Juveniles (435-569 mm)				**Adultos (570-831 mm)**				**Adultos 831-1091**			
TAXA	**%FO**	**%N**	**%W**	**%IRI**	**%FO**	**%N**	**%W**	**%IIR**	**%FO**	**%N**	**%W**	**%IIR**
Camarones (Penaoidea y Caridea)	**84.85**	**67.81**	**68.37**	**81.39**	**48.98**	**28.46**	**30.30**	**24.94**	**11.76**	**12.50**	**0.00**	**6.49**
Penaoidea	57.58	63.53	30.29	79.50	26.53	21.74	9.70	22.60	11.76	12.50	0.00	6.49
Penaoidae												
Metapenaeopsis mineri	3.03	0.85	5.11	0.27	2.04	0.40	0.21	0.03				
Trachypenaeus fuscina	3.03	0.57	1 2.63	0.59	4.08	1.19	7.10	0.92				
Trachypenaeus spp.	3.03	0.28	0.90	0.05	2.04	0.79	0.44	0.07				
Sicyionidae	3.03	0.57	1.12	0.08								
Sicyonia penicillata	3.03	0.28	3.99	0.19								
Sicyonia spp.	3.03	0.28	11.69	0.53	2.04	0.40	3.06	0.19				
Solenoceridae												
Solenocera mutator	3.03	0.57	2.64	0.14								
Caridea												
Processidae	3.03	0.57	0.00	0.03	6.12	1.19	2.20	0.56				
Processa spp.					2.04	1.19	4.53	0.32				
Palaemonidae	3.03	0.28	0.00	0.01	2.04	1.19	2.78	0.22				
Macrobrachium spp.					2.04	0.40	0.30	0.04				
Cangrejos (Brachyura)	**9.09**	**0.85**	**1.75**	**0.35**	**46.94**	**10.67**	**22.02**	**12.31**	**58.82**	**34.38**	**23.72**	**39.87**
Brachyura	9.09	0.85	1.75	0.35	22.45	5.14	11.97	10.41	17.65	12.50	17.84	23.63
Portunidae									5.88	3.13	0.78	1.01
Cancridae					4.08	0.79	3.57	0.48				
Cancer amphioetus					4.08	1.19	2.36	0.39				
Cancer spp.					6.12	1.19	2.64	0.63				

Xantidae					4.08	0.79	0.24	0.11	17.65	9.38	4.86	11.09
Eurytium albidigitum					4.08	1.19	1.01	0.24	11.76	6.25	0.07	3.28
Dorippidae												
Ethusina spp.					2.04	0.40	0.23	0.03				
Porcellanidae												
Porcellana cancrisocialis									5.88	3.13	0.17	0.86
Estomatópodos	**27.27**	**2.85**	**22.31**	**2.91**	**22.45**	**4.35**	**3.39**	**0.82**	**17.65**	**9.38**	**2.09**	**5.06**
Estomatopoda	3.03	0.28	0.00	0.01	8.16	1.58	0.12	0.38				
Squillidae	3.03	0.28	3.36	0.16	4.08	0.79	0.00	0.09	11.76	6.25	1.76	4.16
Cloridopsis dubia					2.04	0.40	0.61	0.06				
Meiosquilla dawsoni	9.09	0.85	0.31	0.16	4.08	0.79	0.49	0.14				
Squilla bigelowi	9.09	0.85	17.97	2.52	2.04	0.40	2.08	0.14	5.88	3.13	0.34	0.90
Squilla spp.	3.03	0.57	0.67	0.06	2.04	0.40	0.09	0.03				
Restos de Crustáceos	**30.30**	**26.21**	**7.57**	**15.07**	**22.45**	**41.11**	**13.32**	**33.10**	**5.88**	**12.50**	**3.55**	**4.17**
Peces	**12.12**	**1.42**	**0.00**	**0.25**	**36.73**	**12.65**	**11.80**	**24.33**	**23.53**	**18.75**	**45.07**	**27.18**
Batrachoididae									5.88	3.13	40.27	11.27
Restos de Pez					36.73	12.65	11.80	24.33	17.65	15.63	4.80	15.91
Loliginidae					**8.16**	**1.58**	**18.18**	**4.37**	**11.76**	**6.25**	**22.06**	**14.70**
Otros	**9.09**	**0.85**	**0.00**	**0.04**	**6.12**	**1.19**	**1.00**	**0.12**	**11.76**	**6.25**	**3.51**	**2.54**
Sargassaceae												
Sargassum spp.					2.04	0.40	0.00	0.02				
Ulvaceae												
Ulva spp.	3.03	0.28	0.00	0.01								
Amphipodo	3.03	0.28	0.00	0.01	2.04	0.40	0.00	0.02				
Isopoda												
Cymothoida												
Linoreca panamensis	3.03	0.28	0.00	0.01					5.88	3.13	0.47	0.93
Polichaeto					2.04	0.40	1.00	0.08	5.88	3.13	3.04	1.60

Anexo V. Valores de índice de Levin y de Shannon-Wiener para diferentes especies de Rhinobatidos.

Especie	**B*i***	**H´**	**Referencia**
R. leuchorhynchus	0.51		Navia *et al*. (2007)
Zapterix xyster	0.71		Navia *et al.* (2007)
R. typus		0.26-0.52	White *et al.* (2004)
R. productus	0.0039		Downton (2007)
Z. exasperata	0.11	2.32	Blanco (2009)
R. productus	0.07	1.77	Presente estudio