

TESIS DEFENDIDA POR
KARINA DE LA ROSA MEZA
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director del Comité

Dr. Horacio Jesus de la Cueva Salcedo
Miembro del Comité

Dr. Benjamín Barón Sevilla
Miembro del Comité

Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez
Miembro del Comité

Dr. Axayacatl Rocha Olivares
*Coordinador del programa de posgrado
en Ecología Marina*

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Director de Estudios de Posgrado

24 de Septiembre de 2010.

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**ECOMORFOLOGÍA MANDIBULAR Y DIETAS DE BATOIDEOS
EN EL GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

KARINA DE LA ROSA MEZA

Ensenada, Baja California, México, Septiembre de 2010.

RESUMEN de la tesis de **KARINA DE LA ROSA MEZA**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Septiembre de 2010.

ECOMORFOLOGÍA MANDIBULAR Y DIETAS DE BATOIDEOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

Resumen aprobado por:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director de Tesis

En el golfo de California cohabitan más de 32 especies de batoideos de importancia pesquera como especie objetivo o fauna de acompañamiento. A pesar de esto, se desconoce su ecología, ¿cómo ocurre la coexistencia entre estos batoideos? Se analizó la coexistencia desde la ecomorfología, suponiendo que existe una relación entre la morfología del organismo y su ambiente. Se utilizó la morfología del aparato bucal y la descripción de las dietas de *Gymnura marmorata*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Rhinobatos productus*, *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi*, con filogenias diferentes. Las áreas de muestreo se dividieron en las regiones norte y sur del golfo de California. La morfología bucal se determinó a través de la descripción de los dentarios y las mandíbulas. Algunas especies presenta dimorfismo sexual dental; se identificaron tres formas mandibulares, que corresponden a las familias analizadas: gymnuridos, rhinobátidos y urotrygónidos. Se encontraron similitudes en la composición de las dietas dentro de la misma familia y las diferencias entre las familias coincidieron con las tres formas mandibulares. Tomando en cuenta sólo a las dietas la repartición de recursos, la estrategia de alimentación y el posible uso de la columna de agua permitieron elucidar cómo se da la coexistencia entre las siete especies. Desde la perspectiva ecomorfológica: la capacidad de succión fue la función que mejor explicó las diferencias entre las familias, combinada con el número y forma de dientes, identificándose tres patrones que relacionan las variables morfológicas y ecológicas analizadas: urotygónidos con mayor capacidad de succión con dientes de cúspide redonda en las comisuras de la mandíbula y punteados en la sínfisis, gymnuridos con menor capacidad de succión y dientes de cúspide punteada y rhinobátidos con capacidad de succión intermedia con dientes de cúspide redonda. La combinación del análisis del aparato bucal y las dietas nos permitieron responder cómo se da la coexistencia entre las siete especies de batoideos.

Palabras Clave: coexistencia, ecomorfología mandibular, dietas.

ABSTRACT of the thesis presented by **KARINA DE LA ROSA MEZA** as a partial requirement to obtain the **DOCTOR OF SCIENCE** degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México, September 2010.

MANDIBULAR ECOMORPHOLOGY AND DIETS OF BATOIDS IN THE GULF OF CALIFORNIA

Resumen aprobado por:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director de Tesis

The Gulf of California is home to more more than 32 cohabiting species of batoids of great importance in fisheries as either target or bycatch. Even so, its ecology is unknown, How occur the coexistence of these batoids? Coexistence was analyzed through ecomorphology, assuming a relationship between the morphology of the organism and its environment. We used the morphology of bucal apparatus and the description of the diets of *Gymnura marmorata*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Rhinobatos productus*, *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon rogersi*, *Urotrygon chilensis* with different phylogenies. The sampling areas were divided into northern and southern Gulf of California. The dental morphology was determined through the description of teeth and jaws. Some species show dental and mandibular sexual dimorphism, We identified three patterns, corresponding to the families analyzed: gymnurids, rhinobatids, and urotrygonids. We found similarities in the composition of the diets within the same family, and the differences between families corresponded with the three jaw forms. Considering diets only; the resource partition of, feeding strategy, and the possible use of the water column explain the coexistence of the seven species. Within an ecomorphological perspective: the ability to suck was the function that best explained the differences between families, along with teeth number and shape of, we identified three patterns that relate the morphological and ecological variables analyzed: urotygonids with greater suction capacity and rounded cusp teeth towards the corners of jaws and pointed cusps at the symphysis, gymnurids with smaller suction capacity and teeth with pointed cusps, and rhinobatids with intermediate suction capacity and teeth with rounded cusps. The combination of bucal apparatus and diets analysis allowed us to respond to explain the coexistence among the seven batoid species.

Keywords: coexistence, mandibular ecomorphology, diets.

DEDICATORIA

A mí familia:

Mis papas Rubén y Maricela

Mis hermanas Cinthia y Marisol

Al pequeño sobrino que llegará pronto

¡¡Los adoro familia!!

*Las geografías pueden ser simbólicas; el espacio físico determina el arquetipo,
y se convierte en formas que emiten símbolos.
Octavio Paz, Posdata.*

AGRADECIMIENTOS

Esta ha sido la sección más complicada de escribir. Han transcurrido casi 5 años en los que muchas personas de una u otra forma intervinieron para que esta tesis se llevara a cabo y pudiese terminar este proceso de aprendizaje. No quisiera olvidar a nadie aunque muy probablemente suceda, así que desde ahorita, ofrezco disculpas por las omisiones y agradezco a todos el haber estado presentes.

Quisiera comenzar por el **Comité de tesis** y por supuesto por el director de la misma. Muchas gracias al Dr. Oscar Sosa Nishizaki, después de casi 18 años (¡qué fuerte se escucha!) que llegué por primera vez a tu laboratorio acompañando a mi papá, regresé con la ilusión de hacer el doctorado contigo y finalmente aquí estamos. Gracias por abrirme las puertas, por creer y confiar en mí, por darme la oportunidad de involucrarme en las tesis de las compañeras (os) del laboratorio y por el mayor aprendizaje que me llevo de este proceso: que aunque te topes con una pared siempre hay una forma de abrir una puerta.

A los integrantes del comité Dr. Horacio de la Cueva, Dr. Benjamín Barón y Dr. Juan Carlos Pérez. Les agradezco enormemente por todos sus cuestionamientos y comentarios sobre la tesis, por su constante participación e involucramiento, por su disponibilidad siempre para comentar y resolver dudas y por permitirme aprender más. Además de lo anterior, quiero agradecer a Horacio por los tantos expresos para despertar, prestamos de discos para trabajar, por escucharme y por la amistad. A Benjamín por sus comentarios tan acertados y que me ayudaron a mejorar la tesis. Mil gracias Juan Carlos, gracias por la constante motivación, por estar al pendiente de los avances y tu rápida respuesta pero sobre todo por tus sabios consejos!.

Por el apoyo económico a **CONACyT**, al posgrado de Ecología Marina y a la División de Oceanología.

A la **Fundación de la Rosa Meza** quienes además de apoyarme emocional y económicamente, sin lugar a dudas fueron los responsables de que la tesis se llevara a cabo. Gracias por alentarme a seguir adelante cuando las cosas no iban bien y la frustración se apoderaba de mí. Mil gracias por apoyarme en esta aventura en la que ustedes terminaron patrocinando y colaborando en los muestreos, aun cuando eso significaba hacer sacrificios en la familia. Mamá jamás olvidaré cuando corregías a papá cuando identificaba mal una raya ¡aprendiste muy rápido a diferenciarlas!. Fue muy divertido trabajar y convivir con los dos de esa forma. No tengo palabras para expresarles mi agradecimiento, solo puedo decirles que los **AMO**. Han sido y seguirán siendo mi ejemplo a seguir de lo que significa tener y amar a la familia.

A Miguel Ángel Regalado de Dios por todas las facilidades otorgadas durante la realización de los muestreos, permitiéndonos llevar a cabo el trabajo y usar sus instalaciones, así como por vincularnos con los pescadores para la obtención de muestras. A Beatriz López Molina por su

disposición, a Gonzalo Perea “Chalo” por su participación en los muestreos y por hacer más ameno el trabajo. A Don Beto por su ayuda y por ser tan servicial. A los pescadores de Santa Cruz de Miramar, de Platanitos y San Blas que nos facilitaron las muestras. Y a Manuela por la rica comida que nos preparabas!

Al **Laboratorio de Ecología Pesquera** por abrirme las puertas desde un principio. Muchas gracias a nuestra técnico Carmen Rodríguez Medrano por la ayuda en el laboratorio en la ardua tarea de identificar los intentos de peces (degradados) y otolitos, pero más por estar siempre al pendiente de mí, por tus consejos y tu amistad. A los chavos que entraron a hacer su servicio social y los mandaron conmigo, muchas gracias a los tres: a Masao Fajardo por tú enorme labor en la limpieza de las mandíbulas, a estas alturas aun estaría limpiándolas, se que fue un trabajo demandante al que también ayudo Yaireb Sánchez y a Enrique por abrir estómagos. Y a los que formaron o forman parte del laboratorio: Juan, Iván, Kena, Poncho, Yuma, Ely, Santa, Erick, Luis, Jorge, Bertha, Julio, Omar y demás. Muchas gracias a todos por esos buenos momentos en el labo.

Al **posgrado de Ecología Marina** por lo aprendido en las clases, por haber conocido a muy buenos maestros a: Vicente, Axa, Sharon, Juan Carlos. A Marina Mondragón Rojas por tu gran ayuda en la identificación de los poliquetos, que fue más que complicado pero lo logramos! también con la ayuda de Alma Morelos (Lorax). A nuestra querida supersecretaria Elizabeth Farías por todas tus atenciones, preocupaciones y por tu linda amistad, mil gracias Eli!!. Y también quisiera agradecer a Dolores Sarracido e Ivonne Best por todas las facilidades que me brindaron.

A **mis hermanas** por su apoyo todo el tiempo ¡¡sin importar las consecuencias!!; a Marisol por ir obligadamente a ayudarnos a muestrear aunque el olor no te gustara tanto, por utilizarte como modelo de lector inherente al tema y mandarte no sé cuantos párrafos preguntándote si se entendía lo que había escrito y cuando a la tercera vez me decías que si, cuestionarte si me estabas dando el avión o realmente era claro, gracias marisunshine!!.. por aguantar las histerias de tu hermana mayor. Y a Cinthia, además de tu apoyo, por darme una motivación más, mi pequeño sobrino (a) que se está gestando en tu vientre...gracias hermi!!. Y también quiero agradecer a dos personas que han estado conmigo siempre y son más que una **tía** y más que una **prima**; a mi tía Silvia y mi prima Rocío, por echarme siempre porras, apoyarme en todo y consentirme tanto cuando iba de vacaciones, **GRACIAS** a las cuatro, las quiero mucho!

A mis **amigos**, a los que tuve la fortuna de conocer aquí, a los que continúan en La Paz, a los que están regados por la república y más allá pero que a pesar de las distancias grandes o pequeñas, han estado conmigo dándome ánimos, escuchándome, compartiendo alegrías, enojos y frustraciones, momentos inolvidables y hasta por su sutil y constante presión de ¡¡Ya termina!! No sé por quienes comenzar, conste que el orden de aparición no significa orden de importancia, es así como lo del orden de los factores no altera el producto. Muchas gracias por

su amistad y espero seguir siendo parte de sus amigos, GRACIAS A TODOS!!! Mil gracias a: Kena, Alfredo, Erick Oñate, Héctor, Amayaly, Fabiola, Gordo, Jorge, Mary Carmen, Ruth, Román, Areli, Erick, Ismael, Santa, Abril, Yuma, Iván, Marco Pérez, Tripp, Giovanni, Burro, Chuyito, Isela, Lorena, Luz, Yúlita, Jesica, Marco Medina, Carlos, Hugo, Mirtha y los que me faltaron.

A mis queridas “Chicas ECB” Mary Carmen Ruíz y Ruth Gingold por ser un gran apoyo emocional, por esas noches de cosmos, pizzas, terapia grupal y mucha risa. Mary muchas gracias por dejarme compartir contigo el proceso de convertirte en mamá, era muy emocionante hablarle a tu panza y que el muñeco de Aarón se moviera, de corazón te agradezco por todo amiga, por todo. Mi querida suiza, también muchas gracias por estar siempre. Gracias a las dos, espero nos podamos reunir en algún momento, en algún punto geográfico.

A Alfredo Castillo por ser un gran amigo, por ser alguien con quien hablar aunque más bien alguien con quien pelear!! Lástima que no terminé al mismo tiempo que tú porque era frustrante no tener con quien pelear, ¡Héctor no te sustituyo!. No, en serio, muchas muchas gracias Alfredo, por estar ahí siempre, por apoyarme, por preocuparte por mí, por escucharme, hasta por regañarme de vez en cuando y por dejarme convivir con tu familia; tu esposa Fabiola y tu enano Alán ¡gracias a los tres!.

A mi querido exrommie Román Vázquez, por hacerme reír, por tantas conversaciones, tantas chelas, por ser un gran apoyo en alguna parte en este proceso, por ayudarme a ser más tolerante, pero en especial por ser mi amigo y seguir aquí después de tanto tiempo, muchas gracias por todo Romis.

A dos personas que estimo mucho y que estuvieron presentes dentro y fuera del laboratorio: Kena y Santa, gracias a las dos por echarme porras, por esas pláticas tan divertidas y no divertidas. Kena gracias por permitirme convivir con tus hijos.

A Erick Oñate gracias por estar siempre disponible siempre, por escucharme, por saludarme con un abrazo y una sonrisa que me hacía corresponder y comenzar con una sonrisa el día, gracias Oñate!.

A quienes la distancia no ha sido un impedimento para estar al pendiente de mí y pero sobretodo por ser mis cuchillitos de palo, una desde La Paz y la otra entre Veracruz, D.F. y Querétaro: Abril y Yúlita, gracias amigas con o sin su molesta y frustrante frase, las quiero!!!...Aunque nadie le ganó al Icerberg en eso del cuchillito. Siguiendo con las distancias, gracias a Marco y mi futuro compadre Chuyito quienes siempre tuvieron palabras de ánimo y estuvieron presentes, los quiero mucho!

A Amayaly y Héctor quienes en los últimos meses me ayudaron a desestresarme “sacándome” a pasear, por esas noches de vinito o chelas e idas a ver el box y terminar cantando (desde nuestros lugares) porque íbamos al karaoke, yo no era peleonera Héctor así me hizo Alfredo.

A Carlos Escobedo por acompañarme a muestrear, aunque no salió casi nada ese día eh!, por tener el tino de que tus llamadas fuesen justo en el momento que necesitaba un distractor en alguna tarde cansada y hacerme reír tanto, y por recordarme cada inicio de mes la fecha en la que estábamos...y claro por qué por ti conocí a “Margarito” gracias Hugo! Chamacones, ojalá se cumpla lo de la chochez.

Y por último a un amigo de la familia, Luis Ávila quien me dio un trabajo en Aquamar para mantenerme en lo que entraba al posgrado. Y por supuesto a mi jefaza, Mara quien me tuvo mucha paciencia en las tareas de oficina (era malísima haciendo cheques), por ser mi confidente, consejera, estar siempre al pendiente de mi y por tu cariño, muchas gracias!!.

Al escribir esta parte, debo confesar que me dio una enorme alegría ver que tengo a personas que me han acompañado, que se preocupan por mí, que me preocupo por ellos, que me quieren y que quiero, y que cada una de ellas significa algo en mi vida.

MUCHAS GRACIAS DE TODO CORAZÓN.

CONTENIDO

	Página
Resumen español.....	i
Resumen inglés.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	viii
Lista de Figuras.....	x
Lista de Tablas.....	xx
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN.....	1
I.1. Sistemática, filogenia y clasificación taxonómica de las especies.....	6
I.2 Generalidades de las especies.....	9
I.3 Generalidades del golfo de California.....	12
CAPÍTULO II. DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DEL APARATO BUCAL DE BATOIDEOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA.....	16
II.1 Introducción.....	16
II.2. Hipótesis.....	21
II.3. Objetivos.....	21
II.4. Material y métodos.....	22
III.4.1. Recolección de muestras.....	23
III.4.2. Caracterización de las mandíbulas.....	24
III.4.3. Morfometría.....	26
III.4.4. Análisis de datos.....	29
II.5. Resultados.....	31
II.5.1. Descripción de la dentición de <i>Gymnura marmorata</i>	31
II.5.2. Descripción de la dentición de <i>Rhinobatos glaucostigma</i>	38
II.5.3. Descripción de la dentición de <i>Rhinobatos productus</i>	45
II.5.4. Descripción de la dentición de <i>Urobatis halleri</i>	52
II.5.5. Descripción de la dentición de <i>Urotrygon aspidura</i>	60
II.5.6. Descripción de la dentición de <i>Urotrygon chilensis</i>	67
II.5.7. Descripción de la dentición de <i>Urotrygon rogersi</i>	75
II.5.8. Comparación interespecífica.....	82
II.5.9. Comparación interespecífica por género.....	84
III.5.10. Mandíbulas.....	85
II. 5.11. Análisis discriminante relacionado al tamaño de la mandíbula.....	86
II.5.12. Análisis discriminante relacionado áreas de inserción muscular.....	90
II.5.13. Análisis discriminante relacionado al tamaño de la mandíbula y área de inserción muscular.....	95
II.5.14. Análisis discriminante relacionado al tamaño de la mandíbula y área de inserción muscular de organismos maduros.....	100
II.6 Discusión	106

CONTENIDO (continuación)

	Página
CAPÍTULO III. HÁBITOS ALIMENTARIOS DE BATOIDEOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA...	114
III.1 Introducción.....	114
SUBCAPÍTULO II.1 HÁBITOS ALIMENTARIOS DE DOS RAYAS DEMERSALES DE IMPORTANCIA COMERCIAL EN EL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA.....	119
III.1.1 Introducción.....	119
III.1.2. Hipótesis.....	120
III.1.3. Objetivos.....	120
III.1.4. Material y métodos.....	121
III.1.5. Resultados.....	131
III.1.5.1. Descripción de la dieta de <i>Rhinobatos productus</i>	131
III. 1.5.2. Descripción de la dieta de <i>Gymnura marmorata</i>	140
III.1.5.3. Comparación de las dietas entre las especies.....	147
III.1.6 Discusión.....	156
SUBCAPÍTULO III.2 HÁBITOS ALIMENTARIOS DE CINCO BATOIDEOS EN BAHÍA MATANCHÉN, NAYARIT.....	164
III.2.1 Introducción.....	164
III.2.2. Hipótesis.....	166
III.2.3. Objetivos.....	167
III.2.4. Material y métodos.....	168
III.2.5. Resultados.....	172
III.2.5.1. Descripción de la dieta de <i>Rhinobatos glaucostigma</i>	172
III.2.5.2. Descripción de la dieta de <i>Urobatis halleri</i>	183
III.2.5.3. Descripción de la dieta de <i>Urotrygon aspidura</i>	194
III.2.5.4. Descripción de la dieta de <i>Urotrygon chilensis</i>	205
III.2.5.5. Descripción de la dieta de <i>Urotrygon rogersi</i>	216
III.2.5.6. Comparación de las dietas entre especies	227
III.2.6. Discusión.....	239
III.3. Discusión general.....	246
CAPÍTULO IV. RELACIÓN ENTRE MORFOLOGÍA BUCAL Y DIETAS DE BATOIDEOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA.....	248
IV.1 Introducción.....	248
IV. 2 Hipótesis.....	248
IV. 3 Objetivos.....	250
IV.4 Material y métodos.....	251
V.5 Resultados.....	254
IV. 6 Discusión.....	260
V. CONCLUSIONES.....	266
VI. LITERATURA CITADA.....	268
VII. APÉNDICES	
APÉNDICE I Temporalidad de las especies de acuerdo al tipo de red. Comparación de número de organismos de cada especie de acuerdo al tipo de red (prueba T de Student).....	278

CONTENIDO (continuación)

	Página
APÉNDICE II Profundidad de capturas de los organismos capturados con redes de arrastre, para cada especie y entre sexos. Prueba t de Student entre especies e entre sexos.....	279
APÉNDICE III Intervalo de tallas de los organismos capturados y tallas de primera madurez por sexo de las especies analizadas.....	280
APÉNDICE IV Lista de literatura utilizada para la identificación de las presas.....	281
APÉNDICE V Composición de la dieta específica de <i>G. marmorata</i> y <i>R. productus</i> , expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P), porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO, porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR) y el porcentaje del índice de importancia geométrico (%IIG).....	283
APÉNDICE VI Variación en la composición de dieta de <i>R. productus</i> por sexo y estadio de madurez de aquellas categorías taxonómicas de presas.....	285
APÉNDICE VII Variación en la composición de dieta de cada categoría taxonómica de presas para <i>G. marmorata</i> por sexo.....	287
APÉNDICE VIII Cuadro comparativo de las especies presa de <i>R. productus</i> y <i>G. marmorata</i>	288
APÉNDICE IX Tabla de las categorías taxonómicas de presas para cada especie, entre paréntesis el número de categorías.....	294
APÉNDICE X Listado para cada especie depredador por sexo, la presencia y ausencia de las especies presas identificadas en el contenido estomacal.....	295
APÉNDICE XI Variación en la proporción de consumo de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexo y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas principales.....	297
APÉNDICE XII Variación en la proporción de consumo de <i>Urobatis halleri</i> por sexos para las categorías taxonómicas de presas.....	299
APÉNDICE XIII Variación en la proporción de consumo de <i>Urotrygon aspidura</i> por sexos en las categorías taxonómicas de presas.....	301
APÉNDICE XIV Variación en la proporción de consumo de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexos por categorías taxonómicas de presas principales.....	303
APÉNDICE XV Variación en la proporción de consumo de <i>Urotrygon rogersi</i> por sexos y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas principales.....	305
APÉNDICE XVI Variación en la proporción de consumo por categorías taxonómicas de presas de las especies respecto al índice de importancia geométrico (%IIG).....	307

APÉNDICE XVII Comparación de las características morfológicas, de alimentación y generales de las especies de batoideos analizados.....	309
--	-----

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	9
2	<i>Rhinobatos productus</i>	9
3	<i>Urotrygon aspidura</i>	10
4	<i>Urotrygon chilensis</i>	10
5	<i>Urotrygon rogersi</i>	10
6	<i>Urobatis halleri</i>	11
7	<i>Gymnura marmorata</i>	11
8	Localización geográfica de las áreas de estudio referidas a dos puertos de desembarque de la pesquería artesanal de rayas para la región norte y a un pueblo pesquero en la región sur del golfo de California.....	15
9	Anatomía craneal general de tiburones y batoideos. Las estructuras que conforman el cráneo se observan con diferentes tonalidades: Neurocráneo, Arco mandibular, Arco hioideo.....	17
10	Principales músculos craneales en los batoideos. Vista dorsal y ventral superficial.....	18
11	Áreas de captura de las muestras para la descripción de las mandíbulas de rayas en la región norte y la región sur del golfo de California.....	22
12	Secciones del Dentario analizadas en la Mandíbula Superior e Inferior. Lado derecho e izquierdo de la Mandíbula.....	24
13	Clasificación del tipo morfológico de los dientes de acuerdo a Braccini y Chiramonte, 2002.....	25
14	Medidas morfométricas relacionadas al tamaño de la mandíbula. Vista anterior y posterior.....	27
15	Medidas morfométricas para calcular el área de inserción muscular en las mandíbulas. Vista anterior y posterior.....	28
16	(a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de <i>Gymnura marmorata</i> en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD=maduro).....	32
17	Dientes de una hembra inmadura de <i>Gymnura marmorata</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	34
18	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Gymnura marmorata</i> en el dentario inferior.....	34

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
19	Dientes de una hembra madura de <i>Gymnura marmorata</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	35
20	Tipo de dientes de una hembra madura de <i>Gymnura marmorata</i> . a) Dentario superior comisura derecha, b) Dentario inferior sínfisis.....	35
21	Dientes de un macho inmaduro de <i>Gymnura marmorata</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	36
22	Tipo de dientes de un macho inmaduro de <i>Gymnura marmorata</i> en el Dentario inferior.....	36
23	Dientes de un macho maduro de <i>Gymnura marmorata</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	37
24	Tipo de dientes de un macho maduro de <i>Gymnura marmorata</i> . a) Dentario superior sínfisis, b) Dentario inferior sínfisis.....	37
25	(a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD=maduro).....	39
26	Dientes de una hembra inmadura de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	41
27	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> . a) Dentario superior, b) Dentario inferior.....	41
28	Dientes de una hembra madura de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	42
29	Tipo de dientes de una hembra madura de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> . a) Dentario superior, b) Dentario inferior.....	42
30	Dientes de un macho inmaduro de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	43
31	Tipo de dientes de un macho inmaduro de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> . a) Dentario superior, b) Dentario inferior.....	43
32	Dientes de un macho maduro de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	44
33	Tipo de dientes de un macho maduro de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> . a) Dentario superior, b) Dentario inferior.....	44

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
34	(a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de <i>Rhinobatos productus</i> (RP) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).....	46
35	Dientes de una hembra inmadura de <i>Rhinobatos productus</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	48
36	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Rhinobatos productus</i> . a) Dentario superior; b) Dentario inferior.....	48
37	Dientes de una hembra madura de <i>Rhinobatos productus</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	49
38	Tipo de dientes de una hembra madura de <i>Rhinobatos productus</i> en el Dentario inferior.....	49
39	Dientes de un macho inmaduro de <i>Rhinobatos productus</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	50
40	Tipo de dientes de un macho inmaduro de <i>Rhinobatos productus</i> . a) Dentario superior; b) Dentario inferior.....	50
41	Dientes de un macho maduro de <i>Rhinobatos productus</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	51
42	Tipo de dientes de un macho maduro de <i>Rhinobatos productus</i> a) Entre Sínfisis y Comisura en dentario inferior, b) Sínfisis dentario superior.....	51
43	(a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de <i>Urobatis halleri</i> (UbH) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).....	53
44	Dientes de una hembra inmadura de <i>Urobatis halleri</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	56
45	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Urobatis halleri</i> en el dentario inferior.....	56
46	Dientes de una hembra madura de <i>Urobatis halleri</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	57
47	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Urobatis halleri</i> en el dentario inferior.....	57
48	Dientes de un macho inmaduro de <i>Urobatis halleri</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	58

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
49	Tipo de dientes de un macho inmaduro de <i>U. halleri</i> en el Dentario inferior.....	58
50	Dientes de un macho maduro de <i>Urobatis halleri</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	59
51	Tipo de dientes de un macho maduro de <i>Urobatis halleri</i> . a) dientes comisurales en el Dentario superior, b) dientes sinfisiales en el Dentario inferior.....	59
52	(a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de <i>Urotrygon aspidura</i> (UA) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD=maduro).....	61
53	Dientes de una hembra inmadura de <i>Urotrygon aspidura</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	63
54	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Urotrygon aspidura</i> en el Dentario inferior.....	63
55	Dientes de una hembra madura de <i>U. aspidura</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	64
56	Tipo de dientes de una hembra madura de <i>Urotrygon aspidura</i> en el Dentario superior.....	64
57	Dientes de un macho inmaduro de <i>Urotrygon aspidura</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	65
58	Tipo de dientes de un macho inmaduro de <i>Urotrygon aspidura</i> en el Dentario inferior.....	65
59	Dientes de un macho inmaduro de <i>Urotrygon aspidura</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	66
60	Tipo de dientes de un macho maduro de <i>Urotrygon aspidura</i> en el Dentario superior.....	66
61	(a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de <i>Urotrygon chilensis</i> (UC) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD=maduro).....	68
62	Dientes de una hembra inmadura <i>Urotrygon chilensis</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	70
63	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Urotrygon chilensis</i> en el dentario inferior.....	70
64	Dientes de una hembra madura de <i>Urotrygon chilensis</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	71

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
65	Tipo de dientes de una hembra madura de <i>Urotrygon chilensis</i> en el Dentario inferior.....	71
66	Dientes de un macho inmaduro de <i>Urotrygon chilensis</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	72
67	Tipo de dientes de un macho inmaduro de <i>Urotrygon chilensis</i> . a) Dentario superior; b) Dentario inferior.....	72
68	Dientes de un macho inmaduro en transición <i>Urotrygon chilensis</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	73
69	Tipo de dientes de un macho inmaduro en transición hacia maduro de <i>Urotrygon chilensis</i> . a) dentario superior, b) dentario inferior.....	73
70	Dientes de un macho maduro de <i>Urotrygon chilensis</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	74
71	Tipo de dientes de un macho maduro de <i>Urotrygon chilensis</i> en el Dentario superior.....	74
72	(a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de <i>Urotrygon rogersi</i> (UR) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD=maduro).....	76
73	Dientes de una hembra inmadura de <i>Urotrygon rogersi</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	78
74	Tipo de dientes de una hembra inmadura de <i>Urotrygon rogersi</i> del Dentario inferior.....	78
75	Dientes de una hembra inmadura de <i>Urotrygon rogersi</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	79
76	Tipo de dientes de una hembra madura de <i>Urotrygon rogersi</i> en el Dentario superior.....	79
77	Dientes de un macho inmaduro de <i>Urotrygon rogersi</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.	80
78	Tipo de dientes de un macho inmaduro de <i>Urotrygon rogersi</i> en el Dentario inferior.....	80
79	Dientes de un macho maduro de <i>Urotrygon rogersi</i> en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.....	81
80	Tipo de dientes de un macho maduro de <i>Urotrygon rogersi</i> en el Dentario superior.....	81
81	Comparación de la forma de dientes de las especies de batoides entre hembras y machos maduros sexualmente.....	83

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
82	Comparación entre el número de filas y series de dientes en el Dentario superior (SUP) y Dentario inferior (INF) para las especies analizadas. a) Número de filas de dientes, b) Número de series de dientes.....	83
83	Formas típica mandibulares de las especies estudiadas de acuerdo a su ubicación taxonómica (orden y familia). Vista anterior y posterior.....	85
84	Medidas morfométricas utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre las especies.....	86
85	Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando las proporciones morfométricas relacionadas al tamaño de la mandíbula entre las especies <i>Gymnura marmorata</i> (GM), <i>Rhinobatos glaucostigma</i> (RG), <i>Rhinobatos productus</i> (RP), <i>Urobatis halleri</i> (UbH), <i>Urotrygon aspidura</i> (UA), <i>Urotrygon chilensis</i> (UC) y <i>Urotrygon rogersi</i> (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie.....	89
86	Áreas de inserción muscular utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre las especies.....	90
87	Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando proporciones de las áreas de inserción muscular de la mandíbula entre las especies <i>Gymnura marmorata</i> (GM), <i>Rhinobatos glaucostigma</i> (RG), <i>Rhinobatos productus</i> (RP), <i>Urobatis halleri</i> (UbH), <i>Urotrygon aspidura</i> (UA), <i>Urotrygon chilensis</i> (UC) y <i>Urotrygon rogersi</i> (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie.....	94
88	Medidas morfométricas y áreas de inserción utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre las especies.....	96
89	Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando las proporciones morfométricas y de áreas de inserción muscular entre las especies <i>Gymnura marmorata</i> (GM), <i>Rhinobatos glaucostigma</i> (RG), <i>Rhinobatos productus</i> (RP), <i>Urobatis halleri</i> (UbH), <i>Urotrygon aspidura</i> (UA), <i>Urotrygon chilensis</i> (UC) y <i>Urotrygon rogersi</i> (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie.....	99
90	Medidas morfométricas y áreas de inserción utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre hembras y machos sexualmente maduros de las especies de batoideos.....	101
91	Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando las proporciones morfométricas y de áreas de inserción muscular entre hembras (H) y machos (M) sexualmente maduros por las especies: <i>Gymnura marmorata</i> (GM), <i>Rhinobatos glaucostigma</i> (RG), <i>Urobatis halleri</i> (UbH), <i>Urotrygon aspidura</i> (UA), <i>Urotrygon chilensis</i> (UC) y <i>Urotrygon rogersi</i> (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie.....	105

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
92	Puertos de desembarco de la pesquería artesanal de rayas representativos de la región norte localizados en el Alto Golfo de California.....	121
93	Método gráfico de Amundsen para interpretar la estrategia de alimentación.....	127
94	Evaluación del tamaño de muestra a través de curvas acumulativas del número de estómagos analizados de <i>Rhinobatos productus</i> por sexo y estadio de madurez.....	132
95	Comparación de la dieta de <i>Rhinobatos productus</i> entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresada en porcentaje.....	135
96	Preferencia de presas de <i>Rhinobatos productus</i> entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas.....	136
97	Variación en la proporción de consumo de <i>Rhinobatos productus</i> por sexos y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas principales	137
98	Gráfico del método de Amundsen de <i>Rhinobatos productus</i> por sexo para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa una categoría taxonómica de presas.....	138
99	Distribución espacial de hembras y machos de <i>Rhinobatos productus</i> en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS)	139
100	Evaluación del tamaño de muestra a través de curvas acumulativas del número de estómagos analizados de <i>Gymnura marmorata</i> por sexo.....	140
101	Comparación de la dieta de <i>Gymnura marmorata</i> entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresado en porcentaje.....	142
102	Preferencia de presas de <i>Gymnura marmorata</i> entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG).....	143
103	Variación en la proporción de consumo de <i>Gymnura marmorata</i> por sexos para las categorías taxonómicas de presas.....	144
104	Gráfico de Amundsen de <i>Gymnura marmorata</i> por sexo para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa una categoría taxonómica de presas.....	145
105	Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) de <i>Gymnura marmorata</i> en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	146
106	Evaluación del tamaño de muestra a través de curvas acumulativas del número de estómagos analizados de <i>Rhinobatos productus</i> y <i>Gymnura marmorata</i>	147

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
107	Preferencia por presas para <i>Rhinobatos productus</i> y <i>Gymnura marmorata</i>	150
108	Proporciones de consumo de las categorías taxonómicas de presa de <i>Rhinobatos productus</i> (RP) y <i>Gymnura marmorata</i> (GM) de acuerdo al índice de importancia geométrico (%IIG) expresado en porcentaje.....	151
109	Gráfico de Amundsen de <i>Rhinobatos productus</i> y <i>Gymnura marmorata</i> para determinar la estrategia de alimentación.....	153
110	Distribución espacial de <i>Rhinobatos productus</i> y <i>Gymnura marmorata</i> en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	155
111	Área de captura de las muestras que corresponden a la región sur localizada en bahía de Matanchén, Nayarit.	168
112	Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexo y estadio de madurez.....	173
113	Comparación de la dieta de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresado en porcentaje.....	176
114	Preferencia de presas de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas.....	177
115	Variación en la proporción de consumo de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexos (H= hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro) para las categorías taxonómicas de presas.....	178
116	Gráfico del método de Amundsen de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación.....	180
117	Distribución espacial de las dietas de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexo y estadio de madurez, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	182
118	Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de <i>Urobatis halleri</i> por sexo y estadio de madurez.....	184
119	Comparación de la dieta de <i>Urobatis halleri</i> entre sexos con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresado en porcentaje.....	187
120	Preferencia de presas de <i>Urobatis halleri</i> entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas.....	188
121	Variación en la proporción de consumo de <i>Urobatis halleri</i> por sexos para algunas categorías taxonómicas de presas.....	189

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
122	Gráfico del método de Amundsen de <i>Urobatris halleri</i> por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación.....	191
123	Distribución espacial de <i>Urobatris halleri</i> por sexos estadio de madurez en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	193
124	Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de <i>Urotrygon aspidura</i> por sexo y estadio de madurez.....	195
125	Comparación de la dieta de <i>Urotrygon aspidura</i> entre sexos de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), expresado en porcentaje.....	198
126	Preferencia de presas de <i>Urotrygon aspidura</i> entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas....	199
127	Variación en la proporción de consumo de <i>Urotrygon aspidura</i> por sexos en las categorías taxonómicas de presas.....	200
128	Gráfico del método de Amundsen de <i>Urotrygon aspidura</i> por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación.....	202
129	Distribución espacial de <i>Urotrygon aspidura</i> utilizando entre sexos y estadio de madurez, en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	204
130	Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexo y estadio de madurez.....	206
131	Comparación de la dieta de <i>Urotrygon chilensis</i> entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), expresado en porcentaje.....	209
132	Preferencia de presas de <i>Urotrygon chilensis</i> entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas....	210
133	Variación en la proporción de consumo de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexos por categorías taxonómicas de presas principales.....	211
134	Gráfico del método de Amundsen de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación.....	213
135	Distribución espacial de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexo y estadio de madurez en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	215
136	Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de <i>U. rogersi</i> por sexo y estadio de madurez.....	217

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
137	Comparación de la dieta de <i>Urotrygon rogersi</i> entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), expresado en porcentaje.....	220
138	Preferencia de presas de <i>Urotrygon rogersi</i> entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas....	221
139	Variación en la proporción de consumo de <i>Urotrygon rogersi</i> por sexos y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas.....	222
140	Estrategia de alimentación por el análisis gráfico del método de Amundsen para <i>Urotrygon rogersi</i> por sexo y estadio de madurez.....	224
141	Distribución espacial de <i>Urotrygon rogersi</i> por sexo y estadio de madurez en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	226
142	Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados para cada especie.....	228
143	Preferencia de presas para cada especie depredadora determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías de presas.....	232
144	Variación en la proporción de las especies depredadoras respecto de consumo por categorías taxonómicas de presas al índice de importancia geométrico (%IIG).....	233
145	Gráfico del método de Amundsen por especie para determinar la estrategia de alimentación.....	235
146	Distribución espacial de las especies depredador en función de su composición de dietas utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).....	236
147	Modelo conceptual que involucran variables morfológicas como indicadores de variables ecológicas. a) correlación entre la variable morfológica y el comportamiento, b) relación del comportamiento (fuerza de mordida) y el uso potencial de los recursos (tamaño de las presas).....	248
148	Obtención del área corporal (ACor) a partir de su similitud geométrica, con su respectiva fórmula matemática.....	253
149	Modelo teórico de la relación entre comportamiento y el uso de recursos inferido a partir de la correlación de un comportamiento hipotético y una variable morfológica.....	260
150	Relación entre la capacidad de succión de las especies de batoideos y el uso de recursos (tamaño de presas).....	261

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Especies analizadas en cada área de estudio para la descripción del aparato bucal.....	23
II	Número de filas y series en dentario superior e inferior de <i>Gymnura marmorata</i> separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez.....	31
III	Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Gymnura marmorata</i> , considerando sexo y estadio de madurez.....	33
IV	Número de filas y series en dentario superior e inferior de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez.....	38
V	Promedio de ancho y altura de dientes en mm, en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> , considerando sexo y estadio de madurez.....	40
VI	Número de filas y series en dentario superior e inferior de <i>Rhinobatos productus</i> separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez.....	45
VII	Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Rhinobatos productus</i> , considerando sexo y estadio de madurez.....	47
VIII	Número de filas y series en dentario superior e inferior de <i>Urobatis halleri</i> separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez.....	52
IX	Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Urobatis halleri</i> , considerando sexo y estadio de madurez.....	54
X	Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Urobatis halleri</i> de macho maduro.....	55
XI	Número de filas y series en dentario superior e inferior de <i>Urotrygon aspidura</i> separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez.....	60
XII	Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Urotrygon aspidura</i> , considerando sexo y estadio de madurez.....	62
XIII	Número de filas y series en dentario superior e inferior de <i>Urotrygon chilensis</i> separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez.....	67
XIV	Promedio de ancho y altura en mm, de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Urotrygon chilensis</i> , considerando sexo y estadio de madurez.....	69

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
XV	Número de filas y series en dentario superior e inferior de <i>Urotrygon rogersi</i> separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez.....	75
XVI	Promedio de ancho y altura en mm de los dientes en el dentario superior e inferior por secciones de <i>Urotrygon rogersi</i> , considerando sexo y estadio de madurez.....	77
XVII	Diferencias entre ancho y altura de los dientes de la familia Urotrygonidae por sexo y estadio de madurez.....	84
XVIII	Medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula que se incluyeron en el modelo para discriminar entre las siete especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis.....	87
XIX	Valores obtenidos de autovalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula.....	87
XX	Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para cada especie. Dentro de la matriz se muestra en número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcto (%C).....	88
XXI	Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo a la medida morfométrica.....	88
XXII	Áreas de inserción muscular (IM) de la mandíbula que se incluyeron en el modelo para discriminar entre las siete especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis.....	91
XXIII	Valores obtenidos de autovalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando áreas de inserción muscular de la mandíbula.....	91
XXIV	Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para cada especie. Dentro de la matriz se muestra el número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcto (%C).....	92
XXV	Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo al área de inserción mandibular (IM).....	93
XXVI	Medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y áreas de inserción muscular que se incluyeron en el modelo para discriminar entre las siete especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis.....	96
XXVII	Valores obtenidos de autovalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y área de inserción muscular.....	97

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
XXVIII	Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para cada especie. Dentro de la matriz se muestra en número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcta (%C).....	98
XXIX	Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo a la medida morfométrica.....	98
XXX	Medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y áreas de inserción muscular que se incluyeron en el modelo para discriminar entre hembras y machos sexualmente maduros especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis.....	101
XXXI	Valores obtenidos de autovalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y área de inserción muscular.....	102
XXXII	Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para hembras y machos de cada especie. Dentro de la matriz se muestra en número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcto (%C).....	103
XXXIII	Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo a la medida morfométrica relacionada con el tamaño y área de inserción muscular.....	104
XXXIV	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Rhinobatos productus</i> por sexo (H= hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD = maduro).....	131
XXXV	Composición de la dieta de <i>Rhinobatos productus</i> por sexo y categorías taxonómica de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	134
XXXVI	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Gymnura marmorata</i> por sexo.....	140
XXXVII	Composición de la dieta de <i>Gymnura marmorata</i> por sexo y categorías taxonómica de presas expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia (% FO).....	141
XXXVIII	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Rhinobatos productus</i> y <i>Gymnura marmorata</i>	147
XXXIX	Composición de la dieta de <i>Gymnura marmorata</i> y <i>Rhinobatos productus</i> por categorías, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	149
XL	Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud para <i>Rhinobatos productus</i> (Rp) y <i>Gymnura marmorata</i> (Gm) por sexo.....	154

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
XLI	Comparación de los principales grupos de presas de <i>Rhinobatos productus</i> entre estudios realizados en el Pacífico de Baja California Sur y el presente estudio en la región norte del golfo de California.....	158
XLII	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexo (H= hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro; MAD= maduro).....	172
XLIII	Composición de la dieta de <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexo y categorías taxonómicas de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	174
XLIV	Comparaciones de para <i>Rhinobatos glaucostigma</i> por sexo y estadio de madurez del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud.....	181
XLV	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Urobatis halleri</i> por sexo (H= hembra, M= macho) y estadio de madurez (INM = inmaduro; MAD = maduro).....	183
XLVI	Composición de la dieta <i>Urobatis halleri</i> por sexo y categorías taxonómicas de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	186
XLVII	Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de <i>Urobatis halleri</i> por sexo (H= hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro).....	192
XLVIII	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Urotrygon aspidura</i> por sexo (H= hembra, M= macho) y estadio de madurez (INM= inmaduro; MAD = maduro).....	194
XLIX	Composición de la dieta <i>Urotrygon aspidura</i> por sexo y categorías taxonómica de presas de expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	197
L	Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de <i>Urotrygon aspidura</i> por sexo (H= hembras, M = machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro).....	203
LI	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexo (H=hembra, M=macho) y estadio de madurez (INM = inmaduro, MAD= maduro).....	205
LII	Composición de la dieta de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexo y categorías taxonómica de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	208

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
LIII	Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de <i>Urotrygon chilensis</i> por sexo (H= hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro).....	213
LIV	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de <i>Urotrygon rogersi</i> por sexo y estadio de madurez (INM = inmaduro; MAD = maduro).....	215
LV	Composición de la dieta de <i>Urotrygon rogersi</i> por sexo y categorías taxonómica de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	218
LVI	Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de <i>Urotrygon rogersi</i> por sexo (H= hembras, M = machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro).....	224
LVII	Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de las especies depredador analizadas.....	227
LVIII	Niveles tróficos para cada especie de batoideo analizada.....	229
LIX	Composición de la dieta por especie depredadora y categorías taxonómica de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.....	230
LX	Valores del índice de Levin por especie depredadora.....	234
LXI	Comparaciones del traslapo de dietas y análisis de similitud entre especies depredadoras.....	238
LXII	Descripción de algunas características utilizadas en el análisis de la relación entre morfología mandibular, las dietas y generalidades entre las especies de batoideos.....	251
LXIII	Resumen de la comparación de las características morfológicas, de alimentación y generales de las especies de batoideos analizados.....	254

CAPÍTULO I.

INTRODUCCIÓN GENERAL

I.1 INTRODUCCIÓN

Explicar los patrones que llevan a la coexistencia entre las especies ha sido un tópico recurrente en estudios ecológicos. Se ha descrito la relación entre la morfología de las especies y las características ecológicas (Ludwing y Reynolds, 1988; Ferry-Graham et al. 2002; Davies et al. 2007). Y se ha encontrado que las diferencias en las adaptaciones tróficas entre especies tienen un efecto en la segregación física del alimento y que las variaciones en la dieta de especies que coexisten se reflejan en las diversidades morfológicas (Wainwright y Barton 1995; Ward Campbell et al., 2005).

Para comprender cómo se efectúa esta coexistencia, se han planteado tres posibilidades: 1) los organismos que coexisten tienden a exhibir ecomorfología similar porque se han adaptado al mismo ambiente físico; 2) los organismos tienden a presentar diferente ecomorfología y diferentes nichos tróficos, reduciendo las interacciones de competencia y permitiendo la coexistencia; y 3) las diferentes especies y sus patrones ecológicos pueden no tener relación alguna (Davies et al. 2007).

Bajo estas perspectivas, algunos autores además de realizar estudios de composición específica de dietas, han extendido sus análisis hacia la morfología, encontrado que existe una correlación positiva entre las características morfológicas y las dietas (Pouilly et al., 2003). Algunos autores han evaluado las hipótesis de la relación entre la organización de la comunidad y los niveles de competencia interespecífica entre especies coexistentes, por medio de análisis ecomorfológicos (v.g. morfología bucal), entre ellos los realizados en el grupo de peces óseos por Schaefer y Lauder (1986), Motta, (1995), Norton et al. (1995), Hernández y Motta (1996b), Hyndes et al. (1997), Platell et al. (1998) y Pouilly et al. (2003).

La teoría de la ecomorfología supone que el fenotipo provee la información suficiente acerca de la relación entre la morfología y la ecología (Ricklefs y Miles, 1994; Wainwright, 1994), existiendo una relación entre el diseño funcional del organismo y su ambiente (Wainwright, 1991; Wainwright, 1994; Motta, 1995; Norton et al. 1995; Wainwright y Barton, 1995; Hyndes et al. 1997; Platell et al. 1998; Ferry-Graham et al. 2002; Piersma y Drent, 2003; Collar y Wainwright, 2006).

La ecomorfología se desarrolla en dos niveles; a) entre las unidades taxonómicas y sus características fenotípicas (*v.g.* morfología bucal) y b) el uso de los recursos ecológicos en un ambiente particular (por ejemplo, a través de la descripción de sus dietas). Pudiéndose abordar en tres escalas: a) ontogénicamente, analizando el grado de concordancia entre las características ecológicas y morfológicas a lo largo del desarrollo; b) alopatricamente, por comparaciones de poblaciones; c) simpátricamente, por la presencia de muchas formas de varias especies en el mismo ambiente (Norton et al. 1995).

Se ha propuesto que las relaciones ecomorfológicas tienden a ser más detectables en un grupo de especies que presenten una relación cercana con una historia evolutiva y radiación en el mismo lugar (Motta et al. 1995). La ecomorfología trata de explicar si existe una relación entre el diseño del organismo y su comportamiento, definiendo comportamiento como la habilidad del organismo para llevar a cabo conductas específicas como la captura de sus presas, escape a la depredación y reproducción. El efecto del comportamiento en la ecología, se puede ver desde dos perspectivas: 1) limitaciones en el comportamiento pueden restringir el intervalo de recursos ambientales que los individuos pueden explotar y 2) el comportamiento del organismo afecta su aptitud (rendimiento reproductivo, supervivencia, escape a la depredación, uso de los recursos, etc.) (Wainwright, 1994).

La teoría evolutiva hace dos predicciones: que especies cercanamente relacionadas cuando viven en simpatria pueden ocupar diferentes nichos ecológicos para evitar la exclusión competitiva, y que especies cercanas pueden presentar nichos similares porque tienen un ancestro en común que podría restringir la divergencia de los nichos (McDonald, 2002; Böhning-Gaese et al. 2003). El principio de exclusión competitiva indica que “competidores

por completo no pueden coexistir” (Hardin, 1960), en otras palabras, dos especies similares compitiendo por un recurso limitado no pueden coexistir, una de las especies derivará hacia la extinción. Por lo que, la coexistencia ocurrirá si la competencia entre las especies es débil. Sin embargo, si la competencia interespecífica es lo suficientemente fuerte la exclusión competitiva ocurre (Cushing et al. 2004).

En los peces se ha observado que existe una variación morfológica del aparato alimentario, siendo más evidente en la dentadura, apertura de la mandíbula y fuerza de la mandíbula, a la que se le atribuyen los cambios en la composición de dietas de acuerdo al estadio ontogénico (Hernández y Motta, 1996a); existiendo una fuerte relación entre la boca y el tamaño de la presa. La talla de la presa siempre es menor que el ancho de la boca del organismo (Ward Campbell et al., 2005). La morfología (i.e. aparato alimentario) de las especies de peces establece los límites de los tipos y tamaños de presas que puede ser capturados, consumidos y digeridos (Wennhage y Pihl, 2002). En la mayoría de los casos, las diferencias en las dietas de especies que se encuentran en el mismo hábitat se deben a la morfología de la boca y/o al comportamiento de alimentación (Hyndes et al., 1997).

Los estudios sobre ecomorfología en el grupo de los peces han estado dirigidos a los peces óseos. Por ejemplo, Motta et al (1995) correlacionaron la utilización del microhábitat, dietas y ecomorfología de diez especies de peces óseos con afinidad subtropical. Encontraron que la morfología es un predictor poco efectivo de las dietas cuando las asociaciones de peces muestran evidencia de convergencia evolutiva. Existiendo una diferenciación morfológica asociada al ambiente, en este caso a la utilización del microhábitat.

Los elasmobranquios juegan un papel importante dentro de los ecosistemas marinos (Bizzarro, 2005). Pueden ocupar diferentes hábitats a lo largo de su ciclo de vida, no obstante algunas especies de tiburones (Carcharhniiformes) (Platell et al., 1998) y rayas (Rajidae) (Rinewalt et al., 2007) han mostrado similitud en la composición de sus dietas cuando se encuentran en una misma región, sin embargo, las proporciones de consumo de cada tipo de presas varía e incluso existen diferencias en la composición de la dieta entre hembras y machos (Platell et al., 1998; Rinewalt et al., 2007). El tipo de hábitos que presentan las

especies también puede influir en la composición de las dietas, es decir, si presentan hábitos bentónicos o pelágicos las dietas serán un reflejo del mismo, así como del potencial de depredación, competencia ante otros depredadores, la talla, estructura de la boca y dentición (White et al., 2004). Holmgren y Nilsson (1999) señalan que dentro del grupo de los elasmobranquios existen diferentes patrones de alimentación, siendo los tiburones oportunistas y las rayas bentónicas (batoideos) se alimentan de presas pequeñas. Sin embargo, Motta (1995) y Bizzarro (2005) mencionan que la información sobre elasmobranquios es escasa, pero es mayor el desinterés sobre el grupo de los batoideos. Los batoideos están incluidos dentro de las comunidades bentónicas y se distribuyen en regiones tropicales y templadas (Bizzarro, 2005).

En el golfo de California una de las principales actividades económicas es la pesca, siendo los batoideos un grupo de organismos que son capturados dentro de pesquerías, ya sea como especie objetivo o de manera incidental como fauna acompañante (Márquez-Farias, 2002). En esta región cohabitan más de 32 especies de batoideos (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). Y una de las primeras preguntas que surge es ¿Cómo se está llevando a cabo la coexistencia entre las especies de batoideos? Puesto que la ecomorfología supone que existe una relación entre la morfología del organismo y el ambiente, y que las relaciones ecomorfológicas pueden ser más detectables en especies con mayor cercanía filogenética, se propuso abordar esta pregunta utilizando la morfología del aparato bucal y la descripción de las dietas de siete especies de batoideos. La hipótesis propuesta es que el aparato bucal no es un buen predictor de las dietas de las especies de batoideos.

Para evaluar dicha hipótesis, se propusieron dos casos de estudio: uno donde las especies no están estrechamente relacionadas filogenéticamente y son capturadas como especie objetivo en la región norteña del golfo de California, y el otro donde existe una mayor cercanía filogenética y las especies son capturadas como fauna de acompañamiento en la región sureña del golfo de California.

Se refiere a región norteña del golfo de California a las áreas de pesca utilizadas por la pesca artesanal cuyo desembarques se localizan en Puerto San Felipe, B.C. y la pesca de mediana

altura cuyo desembarque se localiza en Puerto Peñasco, Son. La región sureña está representada por la pesca artesanal en Bahía de Matanchén, Nayarit (Fig. 8 ver sección I.1.4).

Las especies analizadas en la región norteña son *Rhinobatos productus* (pez guitarra) y *Gymnura marmorata* (raya mariposa). En la región sureña son *Rhinobatos glaucostigma* (pez guitarra punteada), *Urobatis halleri* (raya redonda de Haller), *Urotrygon aspidura* (raya redonda de rabo espinudo), *Urotrygon chilensis* (raya redonde chilena) y *Urotrygon rogersi* (raya redonda de Rogers). En las dos secciones subsecuentes se describen brevemente la sistemática, filogenia y clasificación, así como generalidades de cada especie de batoideos antes mencionadas.

I.1.2 Sistemática, filogenia y clasificación taxonómica de las especies del caso de estudio

Los batoideos pertenecen al grupo de los elasmobranquios. Se caracterizan por tener un cuerpo aplanado dorso-ventralmente y las branquias ventrales (Fischer et al., 1995). Se distribuyen en mares polares y tropicales, cercanos a la costa (McCormick et al., 1963). En el Pacífico centro-oriental de México se han descrito 42 especies, incluidas en 11 familias y 20 géneros, siendo el Golfo de California la cuenca donde mayor número de especies habitan (+32) (Fischer et al., 1995). La mayoría de los batoideos son de hábitos bentónicos (McCormick et al., 1963; Motta, 1995). Pueden presentar dientes en forma redonda o aplanada, arreglados en bandas o tipo mosaico. Este tipo de diente tienen la función de “aplastar” moluscos o crustáceos que están asociados al fondo (McCormick et al., 1963).

De acuerdo al registro fósil, los batoideos aparecieron más recientemente que los tiburones, aproximadamente hace 130 millones de años, a partir de la era Jurásica (McCormick et al., 1963). En los últimos 40 años se ha generado una controversia sobre las relaciones filogenéticas y taxonomía en los elasmobranquios, presumiblemente por la insuficiencia de investigación sobre algunos taxa y un registro fósil pobre (Compagno, 1977). Centrándonos solo en los batoideos, inicialmente se designaron en varios órdenes: Myliobatiformes, Pristiformes, Torpediniformes, Rajiformes y Rhinobatiformes (Compagno, 1977; Douady et al., 2003). Sin embargo, en los Myliobatiformes se han realizado algunas revisiones utilizando herramientas moleculares (Dunn et al., 2003) o anatomía comparada (Nishida, 1990; Summers, 2000; Dunn et al., 2003; González-Isáis y Montes-Domínguez, 2004) para corroborar las relaciones filogenéticas y se han reasignado en algunos casos, a especies o a familias que se incluyen en este orden, aunque aun no hay un acuerdo generalizado.

Una de las familias de Myliobatiformes con un mayor conflicto es Urolophidae, en donde de acuerdo a Compagno (1998) se consideran a las especies de los géneros *Urobatis*, *Urolophus*, *Urotrygon* y *Trygonoptera*, sin embargo, se ha sugerido que *Urobatis* y *Urotrygon* sean considerados como una nueva familia, Urotrygonidae (McEachran et al. 1996; Séret y Last,

2003; Fahy et al., 2007). Nelson (1994) y McEachran (1995) ubican a Urolophidae dentro del orden Rajiformes. Sin embargo, Nelson (1994) incluye en esta familia al género *Urolophus* como sinónimo del género *Trygonoptera* y a *Urotrygon*, cabe señalar que en esta clasificación no se considera al género *Urobatis*. Stanley-Babel (1967) señala que el género *Urobatis* fue designado para las especies de urolofidos del Pacífico Oriental e India Occidental, y se restringió el género *Urolophus* para especies del Pacífico Occidental, sin embargo, la separación entre los géneros se basó en la longitud relativa de la cola y el cuerpo; cola más pequeña que el cuerpo es *Urolophus*, cola de igual tamaño al cuerpo es *Urobatis*. Yáñez-Arancibia (1978) diferencia al género *Urolophus* del género *Urotrygon* por presentar una cola más corta que el disco, aleta caudal con margen redondeado y no es tan larga en relación a su anchura. Sin embargo la mayoría de las especies que ahora son consideradas como *Urotrygon* pertenecían al género *Urolophus*, i.e. *Urolophus rogersi* reconocida ahora como *Urotrygon rogersi*, *Urolophus nebulosus* como *Urotrygon nebulosus*, *Urolophus aspidurus* como *Urotrygon aspidura*, *Urolophus chilensis* como *Urotrygon chilensis*.

Además, existen problemas de sinonimia, i.e. *Urolophus* = *Trygonoptera* (Nelson, 1994), *Urobatis halleri* como *Urolophus halleri* y *Urolophus umbrifer* (Stanley Babel, 1967) y también fue considerada como *Urolophus nebulosus* y *Urotrygon nebulosus* (Yáñez-Arancibia, 1978); *Urotrygon rogersi* (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995) como *Urolophus asterias* = *Urolophus rogersi* = *Urotrygon mundus* = *Urotrygon asterias* (Yáñez-Arancibia, 1978); *Urotrygon chilensis* como *Urolophus chilensis*, *Urolophus goodei* y *Urotrygon goodei* (Yáñez-Arancibia, 1978). En este último caso, Yáñez-Arancibia (1978) las consideraba como especies diferentes: *Urotrygon chilensis* presentaba como caracteres diagnósticos hasta 3 agujones sobre la línea media dorsal del disco y 2 por delante de la espina caudal, color café claro manchada generalmente con pecas oscuras y *Urotrygon goodei* hasta 3 agujones sobre la línea media dorsal y color generalmente café uniforme. En taxonomía es recurrido el uso de la coloración en la identificación de las especies, sin embargo, en casos como *Urobatis halleri* se han reportado 6 variantes en su coloración (Stanley Babel, 1967).

Aunque aun no queda resuelta la separación de los géneros *Urotrygon* y *Urobatis* como familia Urotrygonidae (Dunn et al., 2003; Fahy et al., 2007). Para esta tesis decidí seguir la clasificación taxonómica propuesta por McEachran y Aschliman (2004) en donde se considera a los géneros *Urolophus*, *Trygonoptera* y *Plesiobatis* dentro de la familia Urolophidae. Considerando el siguiente arreglo:

Clase Chondrichthyes

Subclase Neoselachii

Cohorte Batoidea

Orden Rajiformes

Familia Rhinobatidae Müller y Henle, 1837

Rhinobatos glaucostigma Jordan y Gilbert, 1883

R. productus Ayres, 1854

Orden Myliobatiformes

Superfamilia Urotrygonoidea

Familia Urotrygonidae McEachran et al. 1996

Urotrygon aspidura (Jordan y Gilbert, 1882)

U. chilensis (Günther, 1872)

U. rogersi (Jordan y Starks, 1895)

Urobatis halleri (Cooper, 1863)

Superfamilia Dasyatoidea

Familia Gymnuridae Fowler, 1934

Gymnura marmorata (Cooper, 1864)

I.1.3. Generalidades de las especies del caso de estudio

El pez guitarra punteada *Rhinobatos glaucostigma* (Fig. 1) se distribuye en el Pacífico Este Central: Golfo de California hasta Ecuador. Es un organismo bentónico de aguas someras sobre



Figura 1. *Rhinobatos glaucostigma*.

fondos blandos poco activos (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). Se alimentan de pequeños peces e invertebrados bentónicos. Es una especie vivípara aplacentada (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995).

El pez guitarra *Rhinobatos productus* (Fig. 1) se distribuye desde San Francisco, EUA hasta Mazatlán, Sinaloa México incluyendo el Golfo de California (McEachran y Notabartolo-Di-



Figura 2. *Rhinobatos productus*.

Sciara, 1995; Romo-Curiel, 2007). Exhibe hábitos bentónicos, son poco activos sobre fondos arenosos o fangosos en aguas costeras marinas y estuarianas (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). Se alimentan de pequeños peces e invertebrados bentónicos. Es una especie vivípara aplacentada (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). En el Alto Golfo de California, Romo-Curiel (2007) reportó que la talla de primera madurez es de 67 cm LT (longitud total) para machos y 60 cm LT para hembras, presenta un desarrollo ovárico anual, con un periodo de gestación de 12 meses y una fecundidad de 2-25 embriones.



Figura 3. *Urotrygon aspidura*

La raya redonda de rabo espinado *Urotrygon aspidura* (Fig. 3) se distribuye en el Pacífico Mexicano desde Sinaloa hasta Paita, Perú (Yáñez-Arancibia, 1978). Es una especie bentónica cerca de la costa, sobre fondos blandos (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995).

La raya redonda chilena *Urotrygon chilensis* (Fig. 4) se distribuye desde Bahía Magdalena a Chile, incluyendo el Golfo de California. Es bentónica en aguas someras, sobre fondos blandos (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). Se alimenta principalmente de pequeños crustáceos, moluscos, poliquetos y peces. No tiene uso comercial (De la Cruz-Agüero et al., 1997).

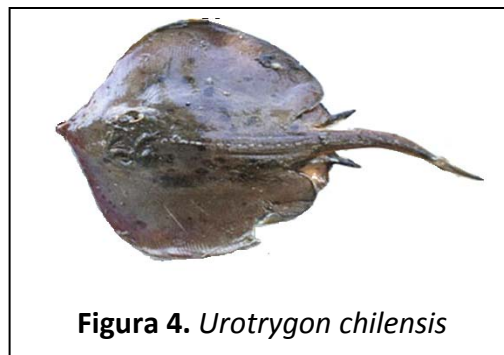


Figura 4. *Urotrygon chilensis*

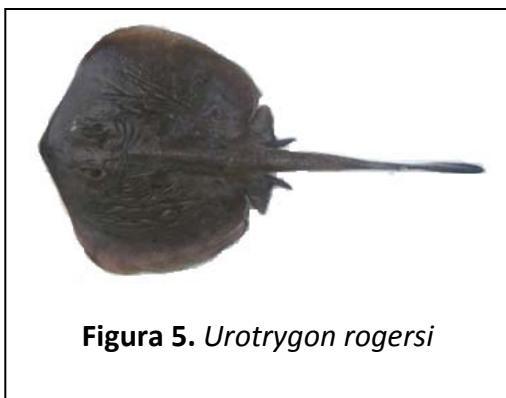


Figura 5. *Urotrygon rogersi*

La raya redonda de Rogers *Urotrygon rogersi* (Fig. 5) se distribuye en el Pacífico Mexicano desde Sinaloa hasta Callao, Perú (Yáñez-Arancibia, 1978). Es bentónica, se encuentra cercana a la costa sobre fondos blandos (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). Se alimenta de crustáceos y pequeños peces. Consumo humano ocasional (De la Cruz-Agüero et al., 1997).

La raya redonda de Haller o de espina *Urobatis halleri* (Fig. 6) se distribuye desde California EUA hasta Panamá, incluyendo el golfo de California (De la Cruz-Agüero et al., 1997). Es bentónica que se encuentra cerca de la costa, en áreas protegidas, cerca de islas, bahías, lagunas y estuarios (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). Se alimenta de invertebrados y peces. Puede utilizarse para consumo humano (De la Cruz-Agüero et al., 1997).

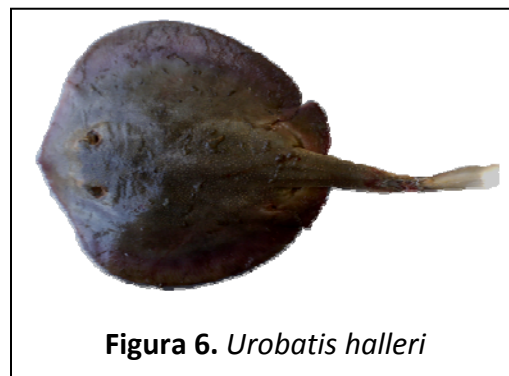


Figura 6. *Urobatis halleri*

La raya mariposa *Gymnura marmorata* (Fig. 7) se distribuye desde Punta Concepción, California hasta el norte de Perú incluyendo el golfo de California (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995; Rodríguez-Lorenzo, 2007). Se encuentra en mares templado-cálidos con mayor frecuencia en aguas costeras someras, estuarios y lagunas (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). Márquez-Farías y Blanco-Parra (2006), consideran

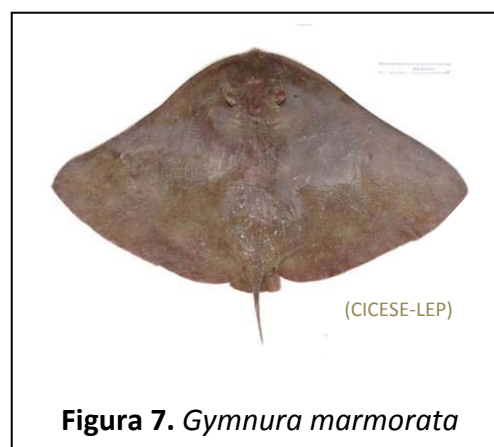


Figura 7. *Gymnura marmorata*

a la especie como semi-nadadora por su preferencia de hábitat, encontrándose en la plataforma continental. Se alimenta de peces óseos (Bizzarro, 2005), crustáceos y cefalópodos (Rodríguez-Lorenzo, 2007). Uso marginal para consumo humano (De la Cruz-Agüero et al., 1997). Es una especie clasificada como vivípara aplacentada (McEachran y Notabartolo-Di-Sciara, 1995). La talla de primera madurez reportada en bahía Almejas (B.C.S.) fue de 68 cm AD (ancho de disco) para hembras y 41 cm AD en machos. El periodo de gestación es anual de 9-12 meses, la expulsión de crías es durante primavera-verano, la fecundidad es de 2-9 embriones y la talla de nacimiento es entre 21-26.5 cm AD (Dávila-Ortiz, 2002).

I.1.4 Generalidades del golfo de California y áreas de estudio

El golfo de California es un mar marginal ubicado al noroeste de la República Mexicana y se le reconoce como una gran cuenca de evaporación (Robles y Marinone, 1987). Establece comunicación con el Océano Pacífico a través de una boca de 200 Km de ancho, tiene una longitud aproximada 1 100 Km, con una profundidad máxima de 3600 m en la boca (Álvarez-Borrego, 1983; Baumgartner y Christense, 1985; Cervantes-Duarte et al., 2000; García-Silva y Marinone, 2000). Se sitúa entre la península de Baja California que incluye la parte interna hasta cabo San Lucas y las costas de Sonora, Sinaloa, Nayarit hasta cabo Corrientes, Jalisco (Álvarez-Borrego, 1983; Gerrodette et al., 1995; CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA, 2007; Espinosa-Carreón y Valdez-Holguín 2007; Luque-Agraz y Gómez, 2007; Delgado-Ramirez, 2009).

La entrada del golfo está influenciada por tres masas de agua (Álvarez-Borrego y Schwartzlose 1979; Marinone, 1988): a) agua de la corriente de California, fría y de baja salinidad (<34.6 ups) que fluye hacia el sur a lo largo de la costa occidental de Baja California; b) agua superficial del Pacífico tropical oriental, tibia y salinidad intermedia (34.65-34.85 ups) que fluye hacia esta área del sureste, y; c) agua del golfo de California, tibia y salinidad alta (>34.90 ups). Por la diferencia de temperaturas, el agua del golfo de California fluye por encima del agua de la corriente de California y la superficial del Pacífico tropical oriental. Bajo estas tres masas de agua, respecto a la profundidad, se encuentran: d) el agua subtropical subsuperficial; e) el agua intermedia del antártico, y; f) el agua del fondo del Pacífico (Álvarez-Borrego y Schwartzlose 1979). Las temperaturas superficiales presentan un gradiente de la boca hacia el interior de octubre a junio; en julio a septiembre la temperatura es relativamente homogénea (Gaxiola-Castro et al., 1978).

Topográficamente está conformado por una serie de cuencas (Kahru et al., 2004). Hidrográficamente puede dividirse en dos zonas: a) al norte del umbral sur de la cuenca Salsipuedes y; b) al sur del mismo. En la región norte existen fuertes corrientes de marea facilitando una homogenización de la columna de agua, tendiendo a presentar valores

similares de las propiedades de agua en zonas profundas. En la región sur, los valores de estas propiedades son similares a las del océano abierto (Gaxiola-Castro et al., 1978)

El golfo es un área subtropical del Pacífico oriental con gran abundancia de fitoplancton y alta productividad primaria (Gaxiola-Castro et al., 1978; Millán-Núñez, 1992; Millán-Núñez et al., 1993; Cervantes-Duarte et al., 2000). Los mayores picos de abundancia se han registrado en eventos de surgencia al noroeste del golfo, las cuales superan dos o tres veces las registradas en Pacífico y Atlántico (Millán-Núñez, 1992). La variación estacional de la biomasa y producción de fitoplancton está en función del esfuerzo del viento en la zona centro y norte, siendo más evidente durante el invierno y primavera (Gaxiola-Castro et al., 1978; Muñoz-Barbosa et al., 1991; Lluch-Cota et al., 2007). Los vientos del noroeste causan surgencias en la costa Este durante el invierno y la primavera, y los vientos del sur en la costa Oeste durante el verano (Lluch-Cota et al., 2007; Millán-Núñez et al., 1993)

Es una de las comunidades más diversas del mundo albergando a más de 5900 especies entre invertebrados, peces y tetrápodos (Lluch-Cota et al., 2007; Luque-Agraz y Gómez, 2007). Mismas que pertenecen a tres regiones zoogeográficas: la región del Pacífico Este, región Caribeña y la provincia Californiana y representadas por especies cosmopolitas, pantropicales y endémicas (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995).

El golfo de California es catalogado como una región pesquera importante en México (Lluch-Cota et al., 2007; Luque-Agraz y Gómez, 2007). En la región norte más de 75% de la población realiza actividades pesqueras. Siendo San Felipe, B. C., Puerto Peñasco y Santa Clara, Son. los principales puertos pesqueros (Cudney Bueno y Turk Boyer, 1998; Morales-Zárate et al., 2004). Esta región es considerada como refugio natural y área de crianza para muchas especies (Morales-Zárate et al., 2004). La región sur comprendida por los estados de Nayarit y la región costa norte de Jalisco, las actividades económicas son diversas, agricultura, ganadería, comercio, industria, agropecuaria, pesca entre otras, en ambas entidades la pesca no es la principal actividad (Barrón-Mayorquín et al., 2009; INEGI, 2006).

En este trabajo, el esfuerzo de muestreo se dirigió en la región norteña del golfo de California en los puertos de desembarco de San Felipe, B.C. y Puerto Peñasco, Son. La región sureña del golfo estuvo representada por Bahía de Matanchén en la costa norte del estado de Nayarit (Fig. 8).

El puerto de San Felipe, B.C. se ubica en la costa noroccidental del Alto Golfo de California (Fig. 8a) (Cabrera y González, 2005), en una zona desértica continental con poca precipitación pluvial y baja humedad (Aragón-Noriega y García-Juárez, 2002). Su flota pesquera de altura se compone de 21 barcos pesqueros y 336 embarcaciones menores (Cabrera y González, 2005). Puerto Peñasco se ubica al noroeste de Sonora (Fig. 8), presenta un clima seco-cálido con lluvias en invierno. La pesquería de camarón y escama son las principales actividades de la zona. La flota pesquera de altura consta de 125 embarcaciones y 300 embarcaciones menores (COFETUR, 2010).

Bahía de Matanchén (Fig. 8b) pertenece a la planicie costera noroccidental en la llanura costera del estado de Nayarit en el municipio de San Blas (López-Medina, 2008). Es una ensenada de 6 km de longitud por 30 km de ancho (López-Medina, 2008). Se caracteriza por ser una playa extensa de arena fina y oleaje moderado (Orozco-Ortiz, 2008). En el área predomina el clima cálido húmedo con régimen de lluvias de junio a octubre (Barrón-Mayorquín et al., 2009). Las máximas temperaturas media mensual se reportan en los meses de agosto y septiembre (28.5-28.7°C) y las mínimas en enero y febrero (21.5-21.6°C) (INEGI, 2001). Se ha registrado la dominancia de vientos del noroeste en invierno y primavera y del suroeste en verano y otoño (López-Medina, 2008; Orozco-Ortiz, 2008).

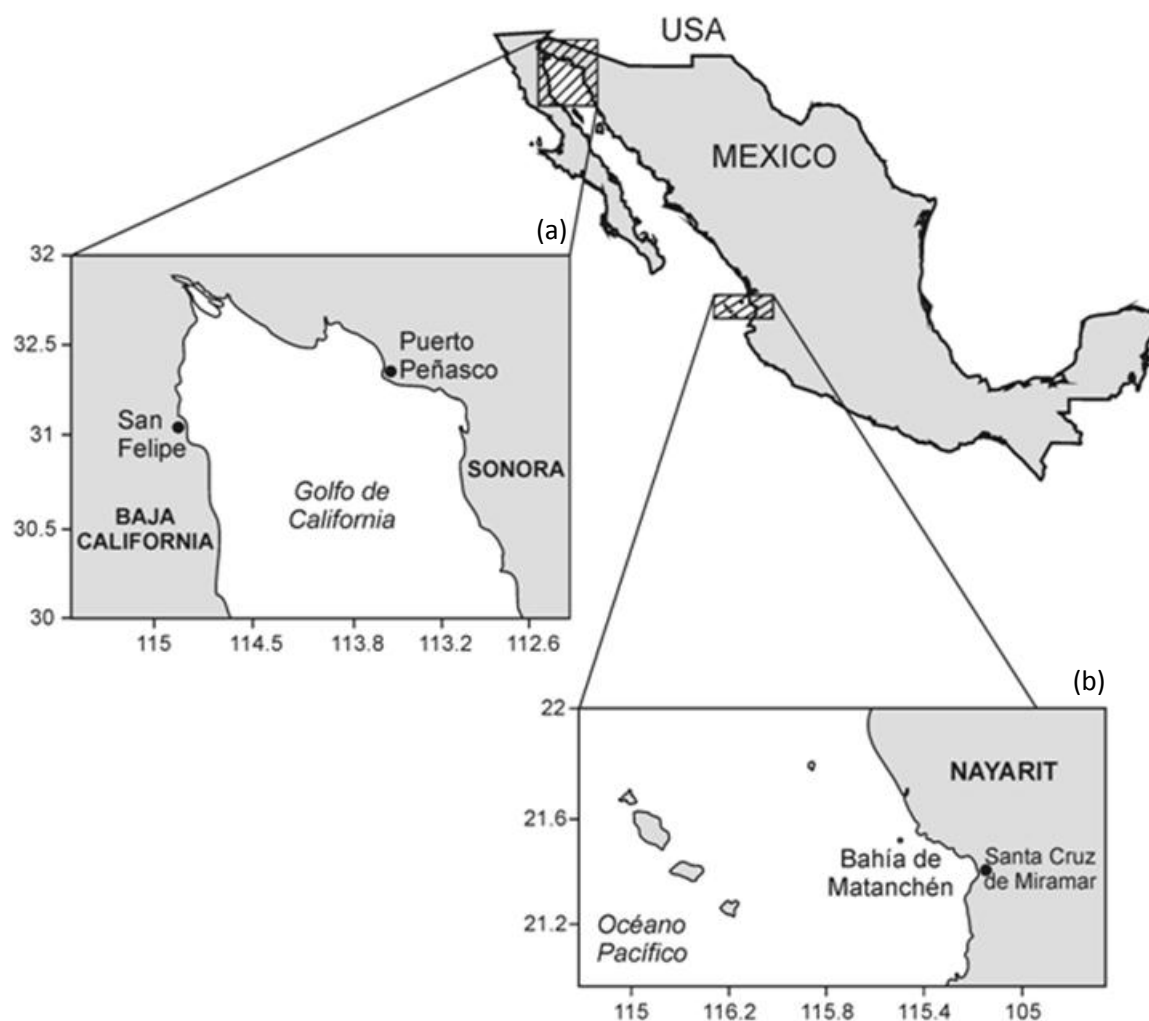


Figura 8. Localización geográfica de las áreas de estudio referidas a dos puertos de desembarque de la pesquería artesanal de rayas para la región norte y a un pueblo pesquero en la región sur del golfo de California. (a) Región norte comprendida por Puerto San Felipe, Baja California y Puerto Peñasco, Sonora, (b) Santa Cruz de Miramar en Bahía de Matanchén, Nayarit.

CAPÍTULO II.

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DEL APARATO BUCAL DE BATOIDEOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

II.1 INTRODUCCIÓN

La relación entre morfología y la alimentación ha sido un tópico frecuentemente estudiado en peces óseos y elasmobranquios (Mattot, 2003), y algunos estudios han sido relacionados hacia la ecomorfología, bajo la premisa que la ecología de un organismo está relacionada con su morfología (Motta et al., 1995). Mientras que la morfología funcional es el estudio de la forma y función, la morfología ecológica se traslapa con la morfología funcional y enfatiza la forma conforme al papel ecológico de una especie. A pesar de que no hay un protocolo definitivo, los estudios de ecomorfología generalmente buscan patrones en la ecología o el comportamiento de un organismo o grupo de organismos y tratan de relacionarlos con patrones en las formas. Como primera aproximación a este tipo de análisis, las correlaciones son usualmente utilizadas entre variables morfológicas y ecológicas, tales como la estructura de la boca y la composición de la dieta (Motta et al., 1995). En este capítulo hago una descripción de la morfología bucal de las siete especies de batoideos consideradas en esta tesis, para poder correlacionarla con sus dietas en capítulos posteriores.

El aparato de alimentación es un sistema mecánico complejo entre los peces, en donde los elasmobranquios poseen una suspensión y estructura de la mandíbula radicalmente diferente a la de los peces óseos (Motta et al., 2002). En los elasmobranquios, el cráneo que contiene al aparato bucal, está conformado por dos arcos viscerales (Fig. 9), cada uno controlado por dos grupos de músculos (Dean et al., 2005). El esqueleto visceral o esplanocráneo está constituido por estructuras pareadas que dan soporte a la mandíbula, lengua, branquias y faringe e incluye de siete a nueve arcos viscerales: arco mandibular, arco hioideo y cinco a siete arcos branquiales (Compagno, 1999).

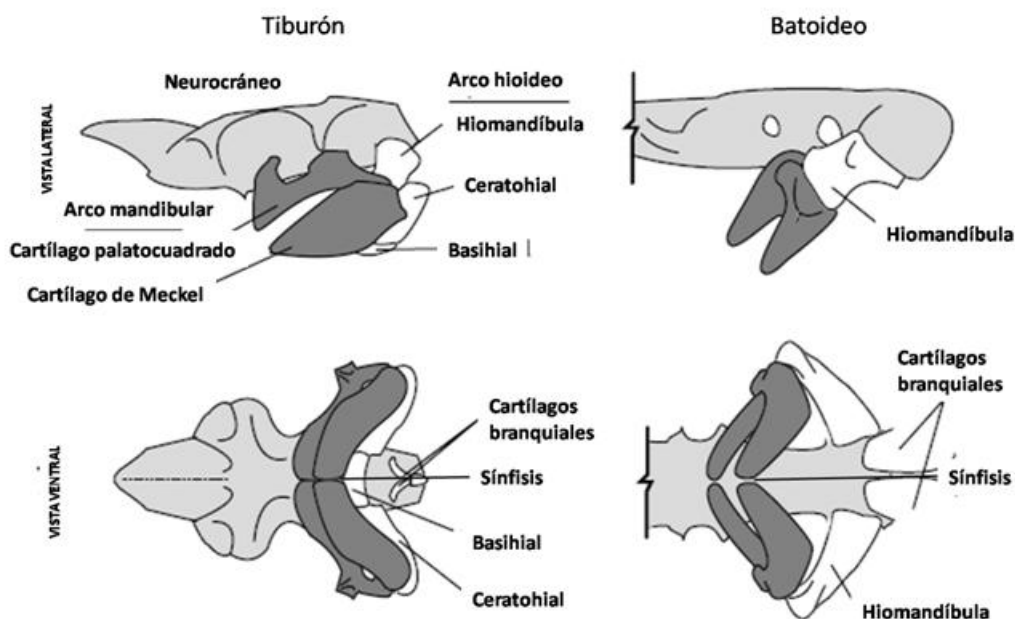


Figura 9. Anatomía craneal general de tiburones y batoideos. Las estructuras que conforman el cráneo se observan con diferentes tonalidades: Neurocráneo, Arco mandibular, Arco hioideo. Modificado de Dean et al 2005.

El arco mandibular o mandíbula está compuesto por el cartílago palatoc cuadrado (mandíbula superior) y cartílago de Meckel (mandíbula inferior). En la mayoría de los tiburones y todos los batoideos el palatoc cuadrado y cartílago de Meckel presentan articulaciones sínfisiales superiores e inferiores, mismas que están fusionadas en algunas especies (Fig. 9). En los tiburones el palatoc cuadrado está sujeto directamente en el neurocráneo por medio de ligamentos (Fig. 8), tejido conectivo en las regiones etmoidal, orbital y otíca, así como por los músculos elevadores preorbitales y del palatoc cuadrado; e indirectamente por el proceso hiomandibulae, músculo hiomandibular y los músculos constrictores hioideo dorsales (Compagno, 1999). Los batoideos se diferencian por la modificación que se presenta en el arco hioideo. La hiomandíbula es el único soporte de las mandíbulas; la suspensión mandibular euhistiática, el palatoc cuadrado no está articulado con el cráneo y están desconectados el complejo basiial y ceratohial y separados ventralmente del hiomandíbula, y adheridos al primer arco branquial (Fig. 9) (Nishida, 1990; Motta, 1995; Wilga y Motta, 1998; Summers, 2000; Dean y Motta, 2004a)

Los grupos principales de músculos somáticos que controlan los dos arcos son los músculos mandibulares y los músculos hioideos. Dentro de los músculos mandibulares se encuentran: abductor mandibular, elevador palatocuadrado, espiracularis, preorbitales, constrictores ventrales y elevador mandibular y constrictores ventrales profundos como músculos hioideos (Fig.9). Todos los batoideos presentan músculos elevadores y abductores rostrales, estos permiten mover el hocico y generalmente son delgados (Liem y Summers, 1999).

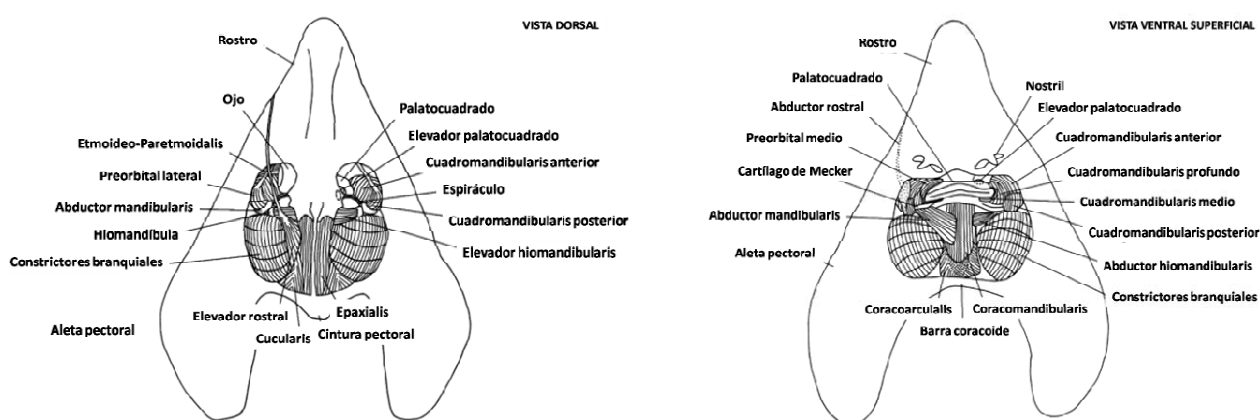


Figura 10. Principales músculos craneales en los batoideos. Vista dorsal y ventral superficial. Modificado de Wilga y Motta (1998).

Continuando en la cavidad bucal pero respecto a la morfología dental, en los batoideos este carácter ha sido utilizado en taxonomía en la identificación de especies (González-Barba, 2003; Sáez y Laminilla, 2004). Los dientes en los elasmobranquios están organizados en hileras tanto en el palatocuadrado como en el cartílago de Meckel (Motta, 1995).

Los dientes de los batoideos son clasificados como molariformes o forma aplanada, los cuales presentan diferentes funciones; en el grupo de las rajasy dasyatidos los dientes sirven “atrapar” a las presas y en los myliobatidos su función es “aplastar” a las presas (Kajiura y Tricas, 1996). Se considera homodoncia cuando los dientes son de misma forma y no presentan cambios en el tamaño, heterodoncia a los cambios en tamaño y forma de los dientes en algunas partes de la mandíbula (Motta, 1995; González-Barba, 2003) y al

reemplazo de dientes durante todo el ciclo de vida se le considera como una dentición polifiodonta (González-Barba, 2003).

Se han descrito algunas diferencias morfológicas dentales entre sexos y tallas de algunas especies de batoideos, la mayoría en el grupo de los Rajidos y del género *Dasyatis* (Feduccia y Slaughter, 1974; McCourt y Kerstitch, 1980; Taniuchi y Shimizu, 1993; Sáez y Laminilla, 2004).

Feduccia y Slaughter (1974) relacionan el dimorfismo sexual en el aparato bucal en la mayoría de las rajas con la diferenciación en la utilización del nicho por los sexos. Encontraron que existen especies que presentan dimorfismo sexual dental (*Breviraja cubasis*, *Raja clavata*) y otras no (*R. hyperborea*, *R. jensi*, *R. texana*). Los autores sugieren que las especies que presentan un mayor dimorfismo sexual como myliobatidos, se encuentran en grandes profundidades donde probablemente la competencia interespecífica es menor. Y que las especies no dimórficas co-ocurren donde probablemente hay una mayor diversidad de presas y así evitan la competencia.

McCourt y Kerstitch (1980) hacen una breve descripción del dimorfismo sexual dental en *Urolophus concentricus* en el golfo de California. Mencionan que en organismos grandes, los dientes de los machos son punteados y recurvados a diferencia de las hembras. Adicionalmente, hacen una revisión de las especies *U. maculatus* y *U. halleri* que también se distribuyen dentro del golfo de California, donde observaron el mismo patrón.

Taniuchi y Shimizu (1993) reportaron dimorfismo sexual dental en *Dasyatis akajei* en la bahía de Tokio, reportan diferencias en la dentición en estadios juveniles entre sexos y es más evidente la heterodoncia en estados maduros. Observaron que machos juveniles (inmaduros) no presentan diferencias en la forma de los dientes (no punteados), contrario a los machos adultos (maduros) que exhiben dientes con cúspide punteada. En las hembras no se presenta la diferenciación en la forma de los dientes entre estadio de madurez, teniendo que hembras inmaduras y maduras muestran dientes no punteados.

Kajiura y Tricas (1996) evaluaron la hipótesis de que la dentición polifiodonta permite una variación periódica en la forma de los dientes que ayuda a mejorar el proceso reproductivo en

organismos adultos de la raya del Atlántico *Dasyatis sabina*. En época reproductiva observaron un cambio en la forma de los dientes de los machos de cúspide redonda a cúspide punteada, presentándose dimorfismo sexual dental temporal en la especie. En las hembras no se observó este cambio en la forma de dientes.

Saez y Laminilla (2004) en Chile describieron algunos aspectos de la dentición en adultos de la raya *Bathyraja griseocauda*. Encontraron que tanto hembras como machos presentan homodoncia en ambas mandíbulas. Los dientes son monocúspides configurados en hileras transversales y paralelas.

Se han propuesto tres hipótesis sobre el dimorfismo sexual dental: 1) disminuye la competencia por recursos alimentarios; 2) está relacionado con aspectos reproductivos y 3) ayuda a aumentar la eficiencia de alimentación entre los sexos. Sin embargo, se ha señalado que estas hipótesis no han sido rechazadas o comprobadas y siguen siendo utilizadas para poder explicar la heterodoncia sexual (Feduccia y Slaughter, 1974; McCourt y Kerstitch, 1980; Kajiura y Tricas, 1996; Sáez y Laminilla, 2004).

Son pocos los estudios que describan la morfología del aparato bucal de batoideos. Como en la literatura se ha reportado que algunas especies de batoideos pueden o no presentar el dimorfismo sexual dental, surge el planteamiento de hacer una descripción comparativa. Por lo que, en este capítulo se describe la morfología y dentición del aparato bucal de siete especies de batoideos en el Golfo de California, incluyendo algunos aspectos de inserción muscular en las mandíbulas. Lo que conlleva a algunas preguntas ¿Existe una diferenciación marcada en la morfología y dentición del aparato bucal entre las especies cercanas evolutivamente respecto a las menos cercanas?, ¿existe dimorfismo sexual en todas las especies?, ¿son detectables diferencias de acuerdo a la ontogenia?

II.2. HIPÓTESIS

Existen diferencias en la morfología bucal entre las especies, su ontogenia y sexo. Especies cercanas filogenéticamente presentarán estructuras más similares respecto a las más distantes.

II.3. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar si existen diferencias en la morfología del aparato bucal de las especies en función de la ontogenia y sexo.

Objetivos particulares

- Describir la morfología del aparato bucal por especie, estado ontogénico y sexo.
- Determinar si existen diferencias significativas entre especies, estado ontogénico y sexo.

II.4. MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Las muestras provienen de las zonas de captura utilizadas en la pesca artesanal que desembarca en San Felipe, Baja California y de la pesca industrial que desembarca en Puerto Peñasco, Sonora en la región norte del golfo de California. De la región sur pertenecen a las capturas realizadas en la pesca artesanal de escama en la bahía de Matanchén cuyo desembarque se realizó en Santa Cruz de Miramar, Nayarit (Fig. 11).

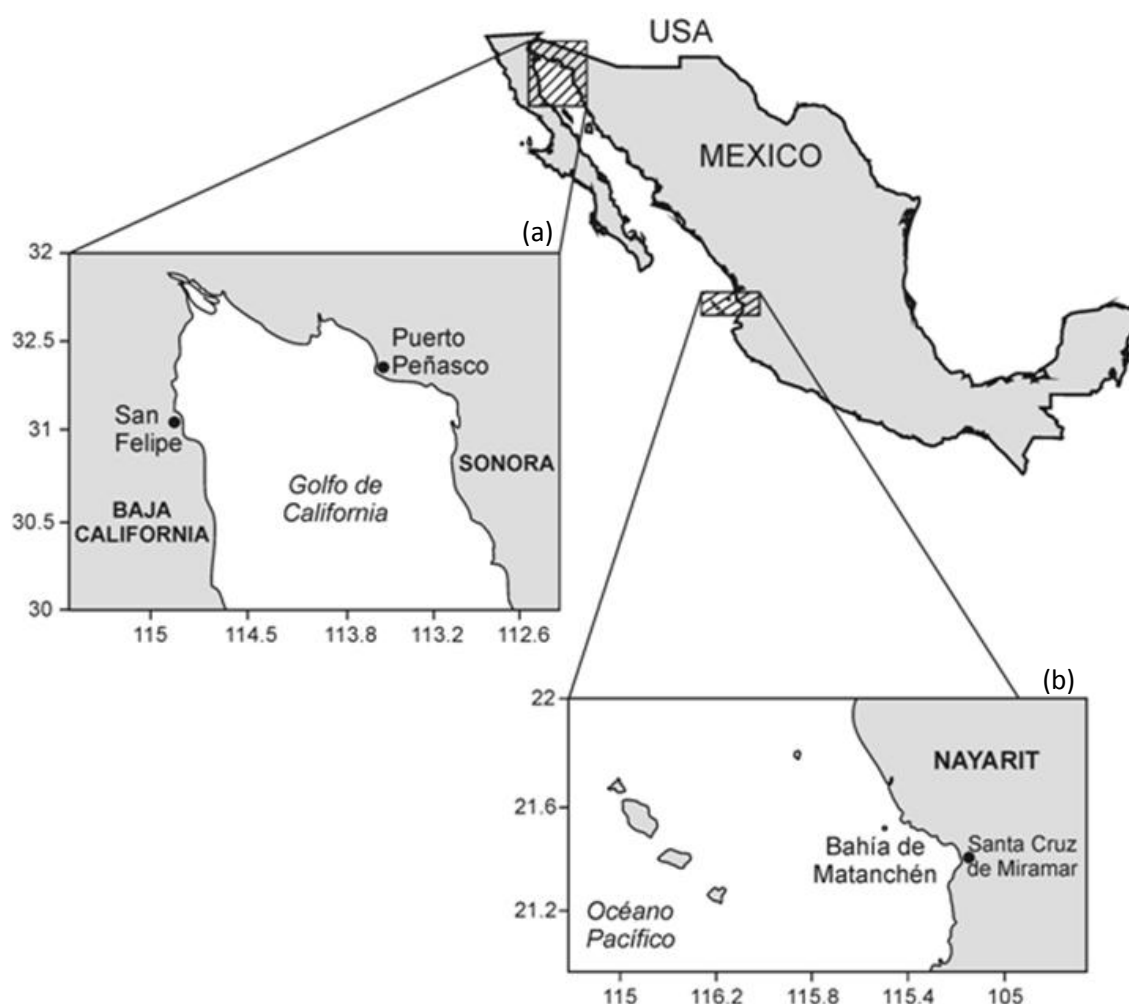


Figura 11. Áreas de captura de las muestras para la descripción de las mandíbulas de rayas en la región norte y la región sur del golfo de California. (a) Puerto San Felipe, B. C y Puerto Peñasco, Sonora representando la región norte, (b) Santa Cruz de Miramar en Bahía de Matanchén Nayarit representando la región sur.

III.4.1. *Recolecta de muestras*

Para describir el aparato bucal se utilizaron algunos de los organismos muestreados para el análisis de contenido estomacal. Obteniéndose muestras provenientes de las dos áreas de estudio; el alto Golfo de California y Bahía de Matanchén, Nayarit (Fig. 11), de acuerdo a la distribución de las especies en cada área (Tabla I).

Tabla I. Especies analizadas en cada área de estudio para la descripción del aparato bucal.

Áreas de estudio	
Alto Golfo de California	Bahía de Matanchén Nayarit
<i>Gymnura marmorata</i>	<i>Gymnura marmorata</i>
<i>Rhinobatos productus</i>	<i>Rhinobatos glaucostigma</i>
	<i>Urobatis halleri</i>
	<i>Urotrygon aspidura</i>
	<i>Urotrygon chilensis</i>
	<i>Urotrygon rogersi</i>

Se seleccionaron cinco mandíbulas por cada estadio de madurez (inmaduro y maduro) y sexo (hembra y macho) para cada una de las especies, analizándose 20 mandíbulas por especie. Cada mandíbula fue limpiada de forma manual con ayuda de tijeras y pinzas hasta eliminar la mayor cantidad de tejido y debidamente etiquetadas. Las mandíbulas se dejaron secar a temperatura ambiente, posteriormente se sumergieron en peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 5% durante 5-8 min para remover el resto del tejido.

III.4.2. Caracterización de las mandíbulas

Para describir la morfología del aparato bucal entre especies, estadio de madurez y sexo, se elaboró un catálogo con imágenes digitales de cada mandíbula. Las fotografías fueron tomadas en un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZX7 acoplado a una cámara digital OLYMPUS Microfare de 7.4 megapíxeles. Las imágenes se archivaron en formato TIF a color, con un tamaño de 1.8 MB. Las fotografías fueron procesadas en el programa Image J 1.47q (Rasband). Se diferenció entre la mandíbula inferior y superior, y se seccionó en tres partes el dentario: dientes comisurales derecha, dientes sinfisiales y dientes comisurales izquierda (Fig. 12). De acuerdo a la morfología de los dientes, se clasificaron en cúspides redondas (R), cúspides punteada (P) y cúspide redonda en comisura y cúspide punteada en sínfisis (R+P) (Fig. 13) (Braccini y Chiaramonte, 2002).

Se midieron por lo menos 5 dientes: ancho y alto (en mm), con base en las fotografías de cada sección del dentario y se obtuvo el promedio aritmético y desviación estándar. Las medidas se tomaron con el programa Image J 1.42q (Rasband). Para hacer la calibración se utilizó la imagen de una reglilla micrométrica graduada en décimas de milímetro. Se correlacionó el ancho y alto de los dientes para cada mandíbula analizada. Se compararon los tamaños de los dientes entre estadios de madurez y se evaluó si eran significativamente diferentes con un análisis de varianza.

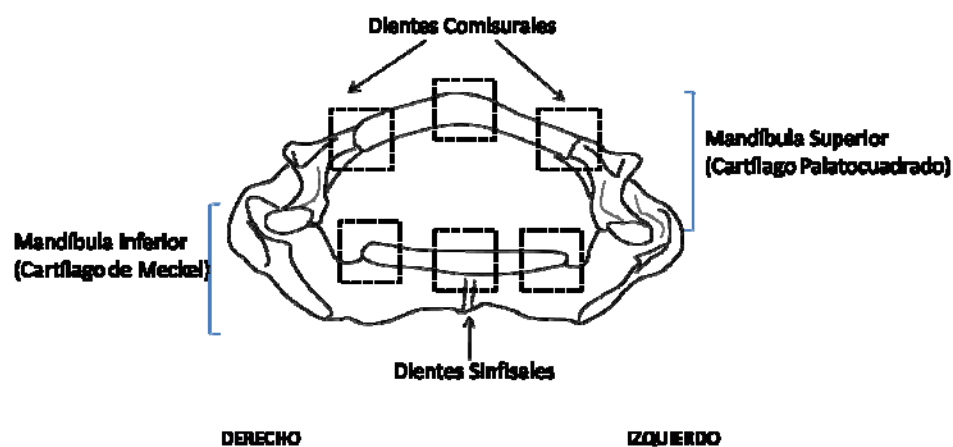


Figura 12. Secciones del Dentario analizadas en la Mandíbula Superior e Inferior. Lado derecho e izquierdo de la Mandíbula.

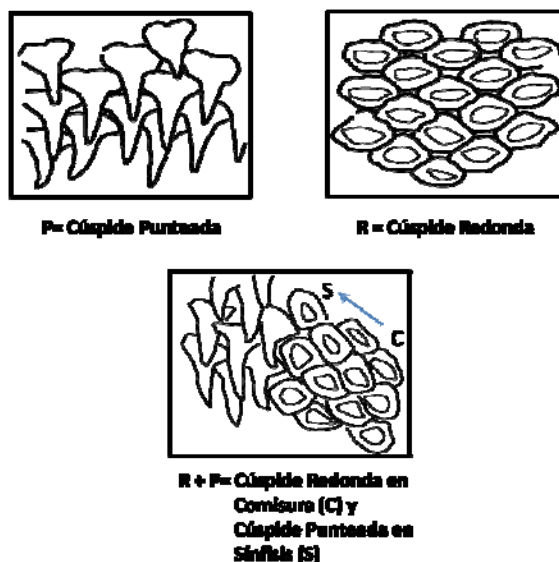


Figura 13. Clasificación del tipo morfológico de los dientes de acuerdo a Braccini y Chiramonte, 2002.

Para **caracterizar al Dentario**, se eligió una mandíbula por sexo y estadio de madurez (hembra inmadura, hembra madura, macho inmaduro y macho maduro) para cada especie. Se contaron las series y filas de dientes diferenciando entre mandíbula superior (cartílago palatoc cuadrado) e inferior (cartílago de Meckel) (Fig. 12). Se refiere como una serie, a la línea de dientes longitudinales; y una fila, a la línea de dientes transversales. El conteo de series y filas se realizó a partir de los dientes sinfisiales (S) hacia la comisura (C) (Fig. 12) (González-Barba, 2003; Sáez y Laminilla, 2004).

A partir del **Escalonamiento Multidimensional Métrico (MDS por sus siglas en inglés)** (Rivas y Martínez-Arias, 1991; Platell et al., 1998) se obtuvo la distribución espacial de las similitudes respecto al número de dientes y talla de las especies considerando el estadio de madurez. Se construyó una configuración con rangos de una matriz de similitud dados por el coeficiente de similitud de Bray Curtis, los conteos de los dientes se transformaron por raíz cuarta y se incluyó el ancho de disco o longitud total (especies del género *Rhinobatos*) como variables relacionadas a la talla en el análisis. Para determinar diferencias entre especies, incluyendo estadio de madurez y sexo, se aplicó un **Análisis de Similitud (ANOSIM)**. El valor estadístico de R se basa en la diferencias de los rangos promedio entre los grupos y dentro de los grupos. Se

considera que con valores de $R > 0.75$ existe una separación definida; $R > 0.50$ hay clara diferenciación; $R > 0.25$ hay una separación reducida; $R \sim 0$ implica una separación pequeña o nula (Clarke, 1993; Clarke y Warwick, 2001). Los cálculos para el MDS y ANOSIM se realizaron en el programa PRIMER V6 (Clarke y Warwick, 2001).

III.4.3. Morfometría

De cada mandíbula fueron obtenidas 25 **medidas morfométricas**, las cuales se enlistan en la figura 14. Las mediciones fueron hechas con un vernier digital Stainless Hardened con una precisión $\pm 0.03\text{mm}$. A manera de estandarización, se calcularon las proporciones de cada variable respecto a la longitud total de la mandíbula (LTM). Para normalizar las proporciones de cada medida se realizó una transformación raíz cuadrada arco seno (transformación= arco seno $\sqrt{\text{proporción de la variable}}$) (Zar, 1999). Estas proporciones normalizadas se utilizaron en los análisis estadísticos.

Se obtuvieron 17 medidas morfométricas (enlistadas figura 15) para calcular las **áreas de inserción muscular** de las mandíbulas como una medida aproximada de comparación entre las especies de batoideos revisadas. Las áreas de inserción muscular se calcularon bajo el supuesto de que son un indicador de la fuerza de la mandíbula. Por lo que, al obtener las áreas de inserción muscular se obtendría un aproximado de la fuerza de la mandíbula. Para ello, se ideó que de manera figurativa podían utilizar las formas geométricas de un triángulo escaleno para calcular el área de inserción muscular en la mandíbula superior (posterior y anterior); se obtuvo el semiperímetro y el área aplicando la fórmula de Herón. Y la forma de una elipse para calcular el área de inserción en la mandíbula inferior (posterior y anterior). Al igual que en las medidas morfométricas, se estandarizó y se normalizaron las proporciones.

Área del triángulo	Área de elipse
$A = \sqrt{p(p-a)(p-b)(p-c)}$	$A = \pi ab$
$p = \frac{a+b+c}{2}$	

Donde:

a, b, c = catetos
 p = semiperímetro

a = eje mayor
 b = eje menor

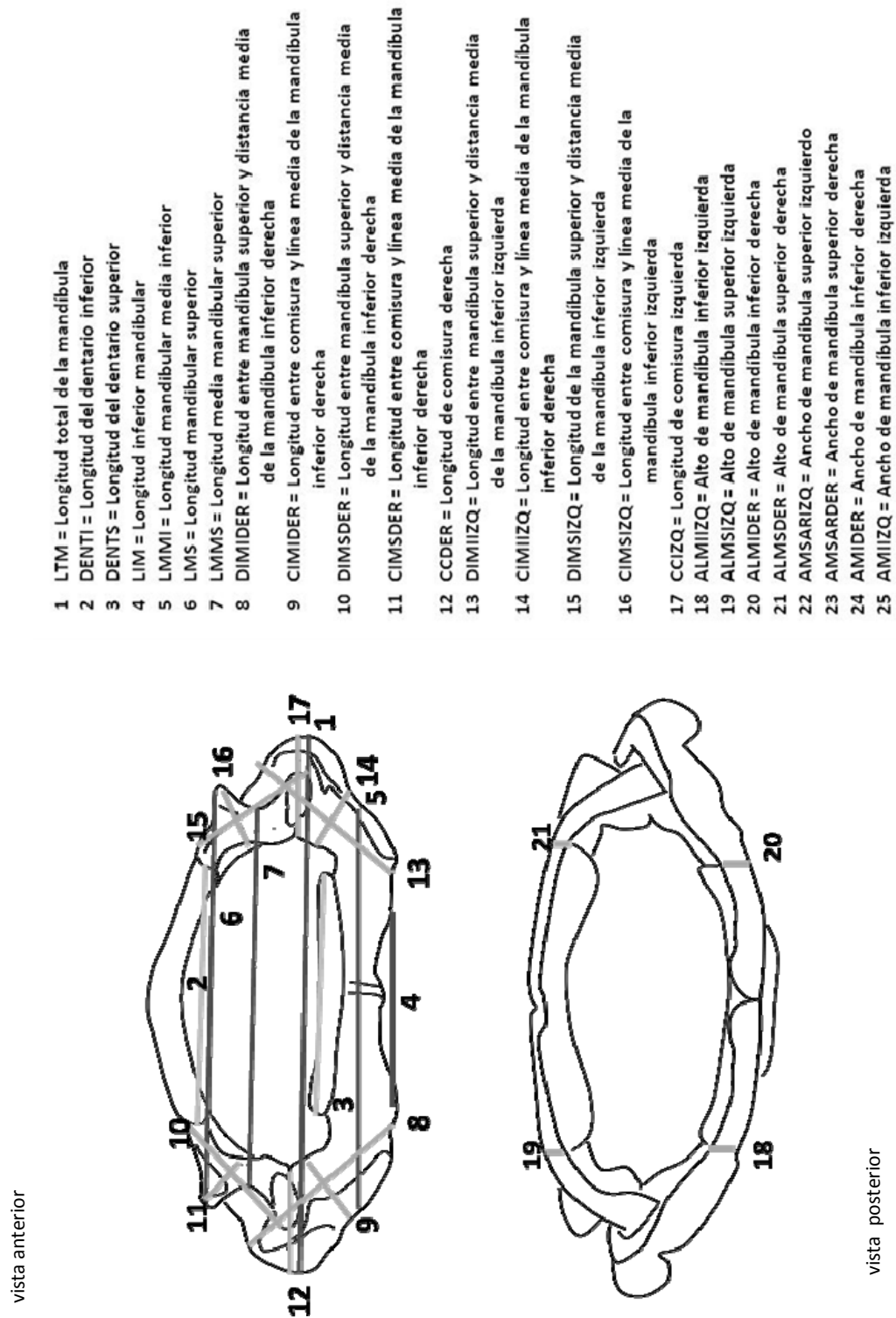


Figura 14. Medidas morfométricas relacionadas al tamaño de la mandíbula. Vista anterior y posterior.

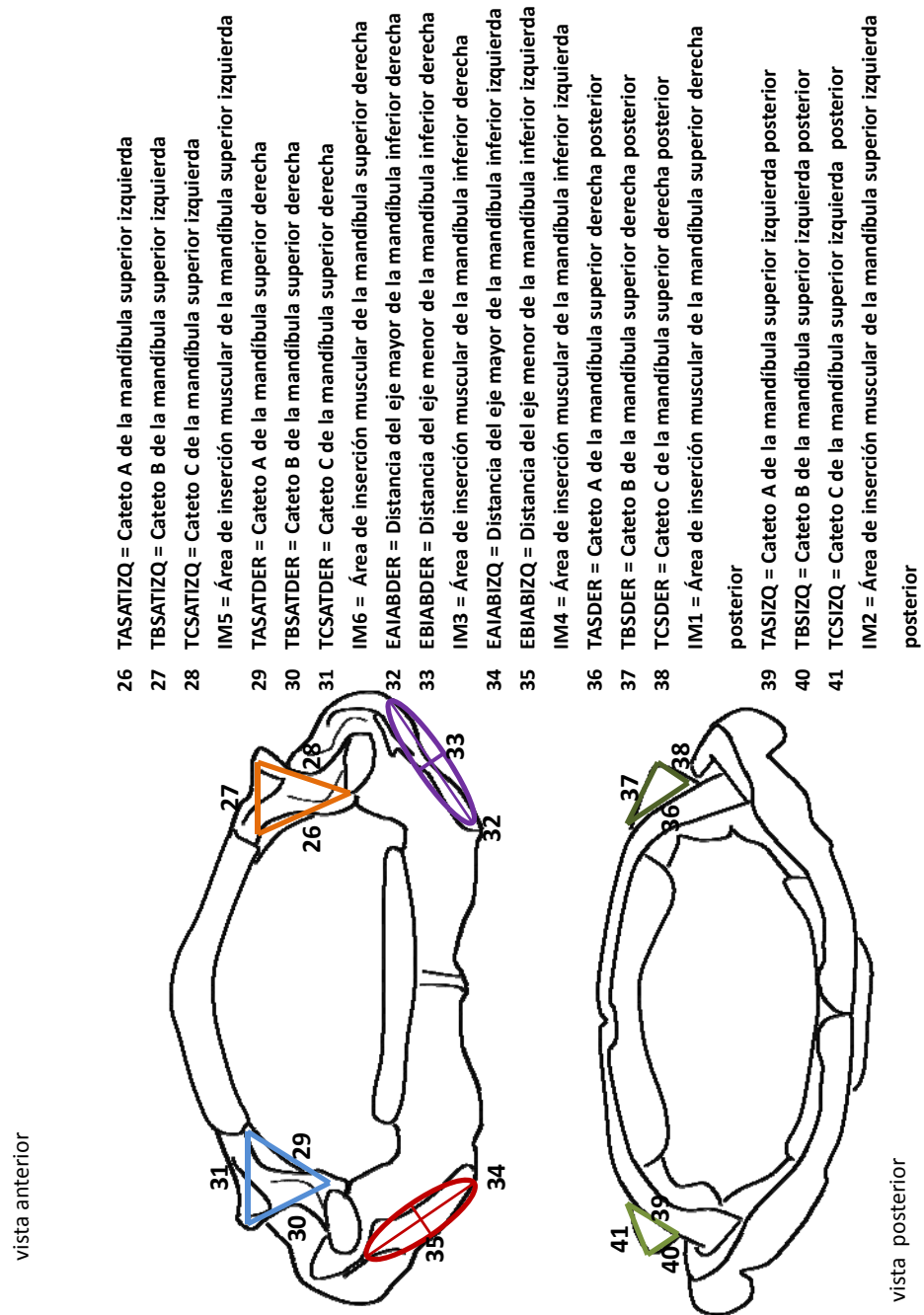


Figura 15. Medidas morfométricas para calcular el área de inserción muscular en las mandíbulas. Vista anterior y posterior.

III.4.4. *Análisis de datos*

Para determinar las diferencias morfométricas entre las especies de batoideos, se realizó un **análisis discriminante** (McGarigal et al., 2000) utilizando las proporciones normalizadas: 1) con las proporciones entre las medidas morfométricas relacionadas con el tamaño, 2) con las proporciones de las áreas de inserción calculadas y, 3) combinando ambas. Para eliminar el posible sesgo por cambios en las proporciones de la mandíbula por la ontogenia, se realizó un análisis discriminante (McGarigal et al., 2000) sólo con los organismos maduros considerando la combinación de las proporciones de las medidas morfométricas asociadas al tamaño y las proporciones de áreas de inserción muscular.

Se calculó una **matriz de correlación** pareada con todas las medidas morfométricas y áreas de inserción muscular. Los resultados a partir de esta matriz, se separaron en dos grupos: 1) las medidas con mayor correlación (valores > 0.700), de las cuales se eligieron a las medidas que menor incertidumbre (error en la medición) tuviesen, y el resto de las medidas fueron eliminadas; y 2) las medidas con menor correlación (valores < 0.700). Por lo que, los análisis discriminantes se realizaron con aquellas variables morfométricas que presentasen una correlación pareada < 0.007 y que su error de medición fuera mínimo aunque fuesen altamente correlacionadas.

Para determinar posibles diferencias morfológicas entre las especies de batoideos, se realizó un **análisis discriminante con el método paso a paso** (stepwise). Las variables se incorporan en la función discriminante una a una. Este método permite construir una función utilizando únicamente las variables que realmente son útiles para la clasificación y evaluar la contribución de cada variable al modelo discriminante. Para evaluar el modelo resultante se utilizó el estadístico de lambda de Wilks, el cual considera las diferencias entre los grupos y la homogeneidad dentro los grupos; valores de lambda de Wilks cercanos a cero indica que los grupos están bien separados. Para que una variable sea incluida o removida del modelo, es necesario que cumpla con ciertas condiciones con base en: la prueba de tolerancia y la prueba parcial de F. La tolerancia de una variable independiente es la proporción de la varianza de esa variable que no está asociada (no depende) al resto de las variables independientes incluidas

en el modelo. La prueba parcial de F es la combinación entre las pruebas de significancia F-to-enter y F-to-remove. La primera considera el incremento de la discriminación por incluir la variable. F-to-remove considera la disminución en la discriminación al eliminar la variable (McGarigal et al., 2000).

Para evaluar el poder discriminatorio del modelo se utilizaron los eigenvalores, los cuales están asociados a una función canónica. Los eigenvalores cercanos a cero indican un poder discriminatorio mínimo. El primer eigenvalor corresponde a la primer función canónica, ésta define la dimensión o gradiente; la segunda función canónica mide la separación de grupos y es ortogonal a la primera dimensión; la tercera función canónica presenta la mayor discriminación entre grupos y es ortogonal a las dos primeras (McGarigal et al., 2000).

Para evaluar la interpretación discriminante de las funciones canónicas se calcularon los valores correspondientes al coeficiente de correlación canónica, el cual mide la relación entre el grupo de variables discriminantes y la función canónica correspondiente (McGarigal et al., 2000). La expresión matemática es $R_{ci} = \sqrt{\frac{\lambda_i}{1+\lambda_1}}$ donde R_{ci} = correlación canónica de la i -tesima función canónica y λ_i = eigenvalor correspondiente a la i -tesima función canónica.

Para medir de forma indirecta el valor de la discriminación canónica dentro de las variables, se utilizaron los números y porcentajes de las muestras clasificadas correcta o incorrectamente dentro de cada grupo. Se compararon la matriz de clasificación y la matriz de validación cruzada Jackknife, esta última para comprobar la capacidad predictiva de la función discriminante. Una proporción alta de clasificación correcta indica un grado alto de discriminación entre grupos (McGarigal et al., 2000).

La interpretación de las funciones canónicas se realizó con los valores obtenidos de los coeficientes estandarizados canónicos, los cuales evalúan la importancia relativa de cada variable. Para evaluar el traslapo de las distribuciones de los grupos se realizó la representación gráfica de los valores de puntuación canónica (McGarigal et al., 2000).

II.5. RESULTADOS

II.5.1. DESCRIPCIÓN DE LA DENTICIÓN DE *Gymnura marmorata*

Las mandíbulas utilizadas en el conteo de filas y series corresponden a organismos de 23-60 cm AD. En el dentario superior presentaron 51-97 filas y 8-16 series; 870-1408 dientes las hembras y 408-1120 los machos. En el dentario inferior 52-86 filas y 8-16 series; 726-1185 dientes las hembras y 416-1020 los machos. Se detectaron diferencias estadísticamente significativas en el número de dientes entre hembras y machos, $F(1,32)=19.20$ $p=0.0001$, las hembras tienen significativamente más dientes que los machos. Entre dentarios superior e inferior, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de dientes, $F(1,32)=0.546$ $p=0.465$.

En la tabla II se detalla el número de filas y series por cada sección en dentario superior e inferior considerando el estadio el sexo y estadio de madurez, se observan diferencias entre estadios de madurez. El MDS muestra una separación entre hembras y machos. Dentro de cada grupo se separan entre estadios de madurez (Fig. 16a). Sin embargo, de acuerdo al ANOSIM existe una separación reducida estadísticamente significativa entre los estadios de madurez de las hembras y entre hembras inmaduras y machos inmaduros (Fig. 16b).

Tabla II. Número de filas y series en dentario superior e inferior de *Gymnura marmorata* separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez. (C-der= Comisural derecha; Sinf= sinfisiales; C-izq = comisural izquierda; M= machos; H= hembras; INM= inmaduro; MAD= maduro, AD= ancho de disco en cm).

Sexo/ Estadio madurez	Intervalo de talla (AD)	Dentario superior					Dentario inferior				
		C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series	C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series
MINM	23-36	24-38	1	26-40	51-80	8-14	26-34	1	25-38	52-68	8-14
HINM	38-60	35-43	1	35-44	71-88	10-16	31-40	1	33-41	62-82	11-16
MMAD	41-43	32-40	1	33-41	66-82	11-13	32-36	1	30-35	63-72	12-15
HMAD	77-95	46-47	1	45-49	92-97	11-12	39-42	1	38-43	79-86	12-15

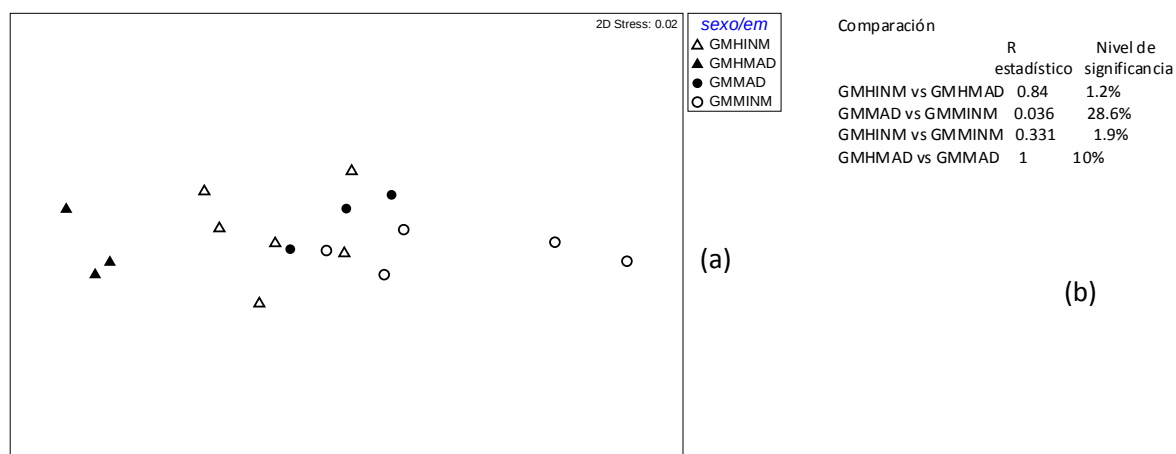


Figura 16. (a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de *Gymnura marmorata* en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).

De acuerdo a la clasificación del tipo de dientes en la especie *Gymnura marmorata*, los organismos inmaduros y maduros presentan dientes del tipo cúspide punteada (P) (Figs. 17, 21 y 19). Sin embargo, los organismos maduros muestran una cúspide triple (Fig. 23), siendo más conspicua en los machos maduros. La morfología de los dientes se observa en las figuras 18, 20, 22 y 24.

En la tabla III se observan los promedios de ancho y altura de los dientes por sexos, estadio de madurez y la sección en el dentario. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los dientes: i) las hembras tienen los dientes más anchos que los machos; ii) las hembras inmaduras tienen los dientes más altos que los machos inmaduros, sin embargo, los machos maduros presentan dientes más altos que las hembras, lambda de Wilks= 0.08219, $F(6,668)=277.00$, $p<0.00001$; iii) en el dentario inferior los dientes son más anchos y altos que en el dentario superior, lambda de Wilks=0.844, $F(2,353)=32.398$, $p<0.000001$; iv) los dientes de la sección comisural izquierda en los dos dentarios son más altos que en el resto de las secciones, lambda de Wilks=0.67091, $F(10,668)=14.754$, $p<0.000001$.

Los valores obtenidos en las correlaciones entre el ancho y altura de los dientes por sexo y estadio de madurez fueron menores a 0.6 ($r=0.19$; 0.11 ; 0.58 ; 0.59 , hembra inmadura, hembra madura, macho inmaduro y macho maduro, respectivamente).

Tabla III. Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de *Gymnura marmorata*, considerando sexo y estadio de madurez. (M= macho; H= hembra; INM= inmaduro; MAD= maduro; n= número de dientes medidos; promedio $\pm$ desviación estándar).

Sexo/Estadio madurez	Superior comisurales derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	N	ancho	altura	n
M INM	0.25 $\pm$ 0.03	0.23 $\pm$ 0.03	25	0.27 $\pm$ 0.04	0.24 $\pm$ 0.03	16	0.29 $\pm$ 0.04	0.26 $\pm$ 0.02	9
H INM	0.38 $\pm$ 0.05	0.38 $\pm$ 0.05	12	0.43 $\pm$ 0.06	0.36 $\pm$ 0.03	14	0.40 $\pm$ 0.06	0.40 $\pm$ 0.04	14
M MAD	0.49 $\pm$ 0.04	0.50 $\pm$ 0.06	12	0.45 $\pm$ 0.05	0.61 $\pm$ 0.08	16	0.48 $\pm$ 0.03	0.52 $\pm$ 0.05	4
H MAD	0.51 $\pm$ 0.09	0.55 $\pm$ 0.11	31	0.53 $\pm$ 0.02	0.50 $\pm$ 0.04	11	0.57 $\pm$ 0.03	0.53 $\pm$ 0.03	23
Sexo/Estadio madurez	Inferior comisurales derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	N	ancho	altura	n
M INM	0.28 $\pm$ 0.03	0.23 $\pm$ 0.02	20	0.32 $\pm$ 0.01	0.25 $\pm$ 0.03	8	0.40 $\pm$ 0.01	0.27 $\pm$ 0.02	6
H INM	0.44 $\pm$ 0.06	0.41 $\pm$ 0.04	23	0.44 $\pm$ 0.03	0.39 $\pm$ 0.04	10	0.43 $\pm$ 0.04	0.42 $\pm$ 0.05	20
M MAD	0.35 $\pm$ 0.03	0.67 $\pm$ 0.05	8	0.48 $\pm$ 0.04	0.55 $\pm$ 0.04	8	0.43 $\pm$ 0.05	0.64 $\pm$ 0.05	18
H MAD	0.60 $\pm$ 0.05	0.65 $\pm$ 0.04	21	0.59 $\pm$ 0.03	0.55 $\pm$ 0.07	21	0.57 $\pm$ 0.03	0.64 $\pm$ 0.03	12

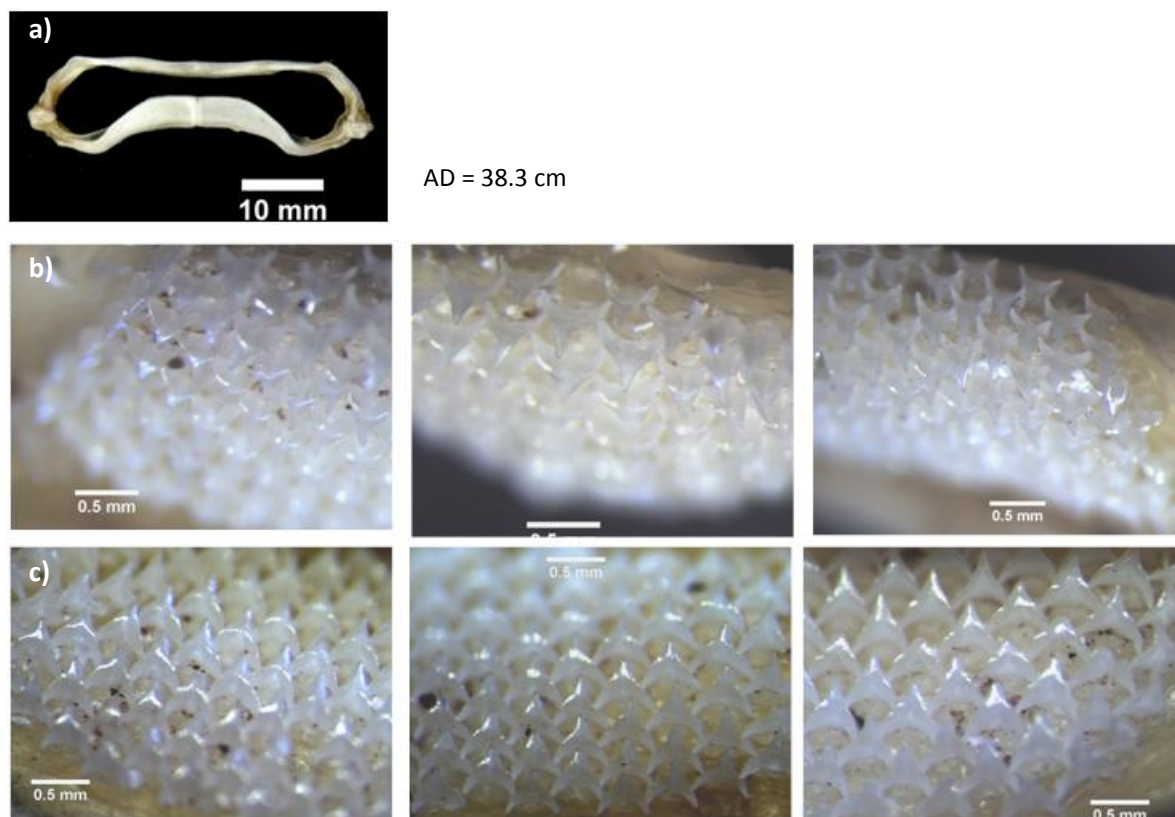


Figura 17. Dientes de una hembra inmadura de *Gymnura marmorata* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



P= cúspide punteada

Figura 18. Tipo de dientes de una hembra inmadura de *Gymnura marmorata* en el dentario inferior.

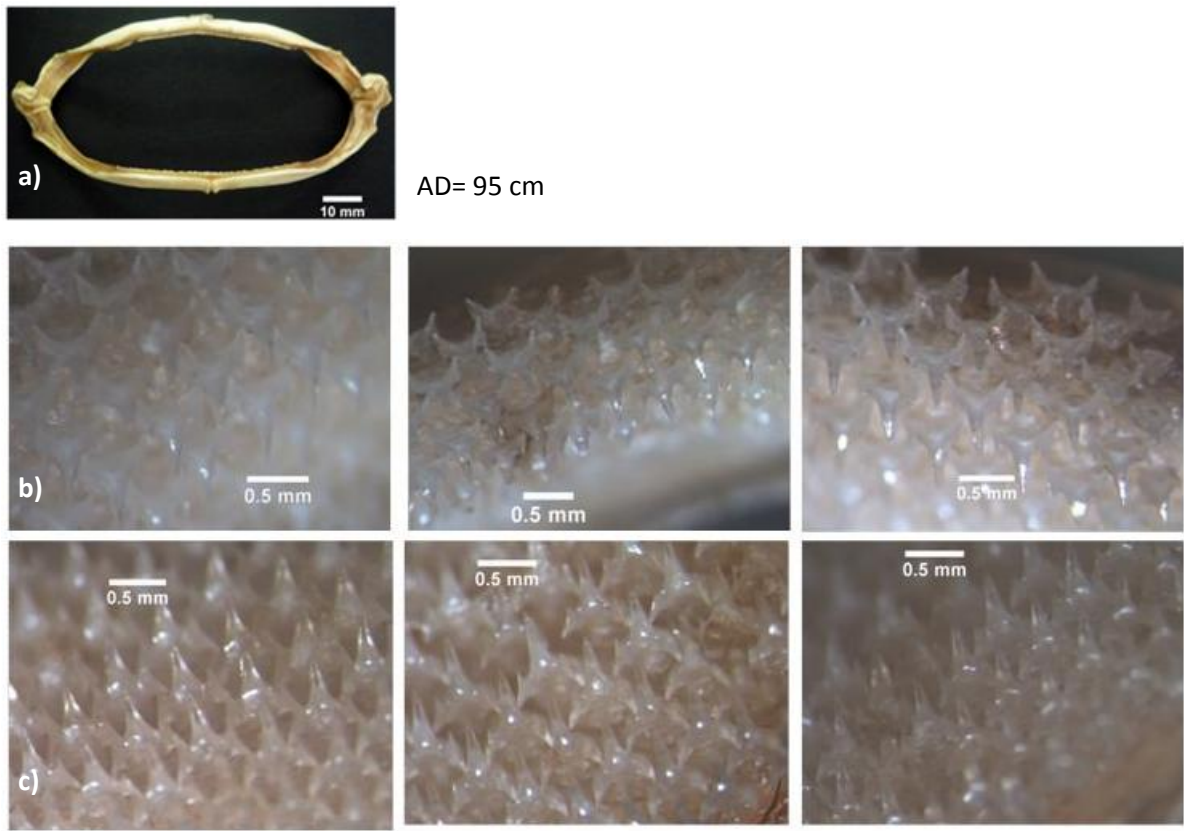


Figura 19. Dientes de una hembra madura de *Gymnura marmorata* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

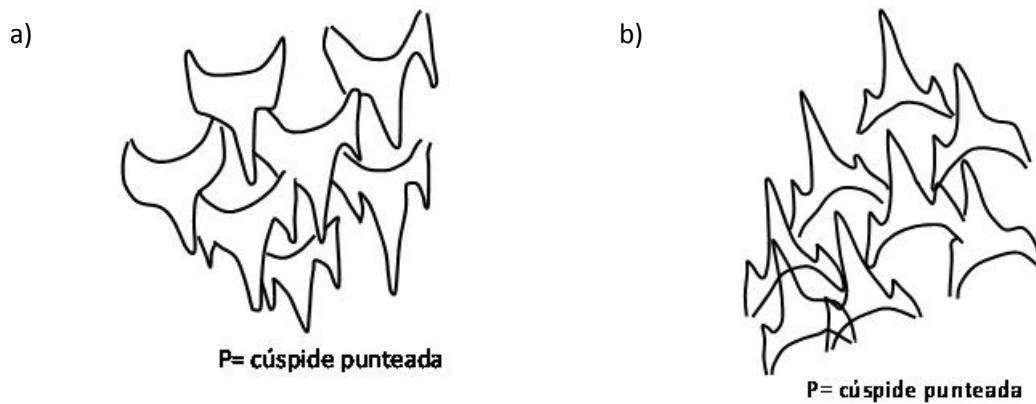


Figura 20. Tipo de dientes de una hembra madura de *Gymnura marmorata*. a) Dentario superior comisura derecha, b) Dentario inferior sínfisis.

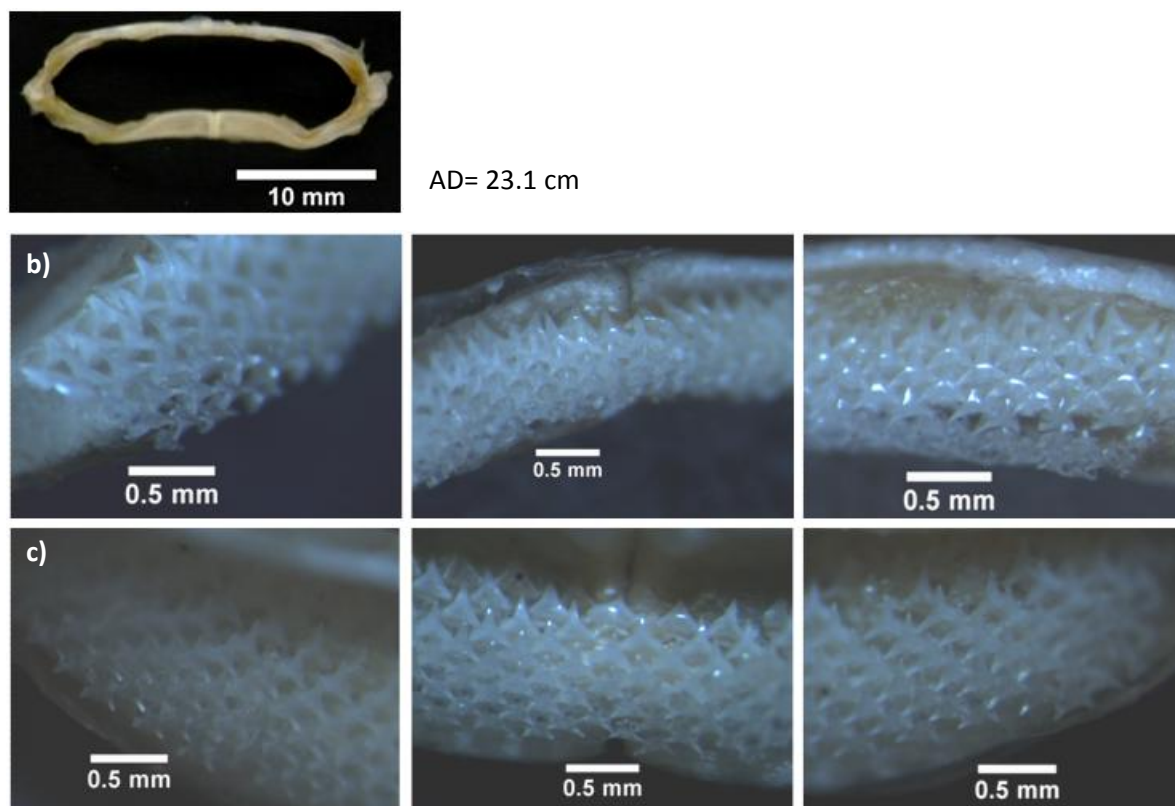


Figura 21. Dientes de un macho inmaduro de *Gymnura marmorata* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



P= cúspide punteada

Figura 22. Tipo de dientes de un macho inmaduro de *Gymnura marmorata* en el Dentario inferior.

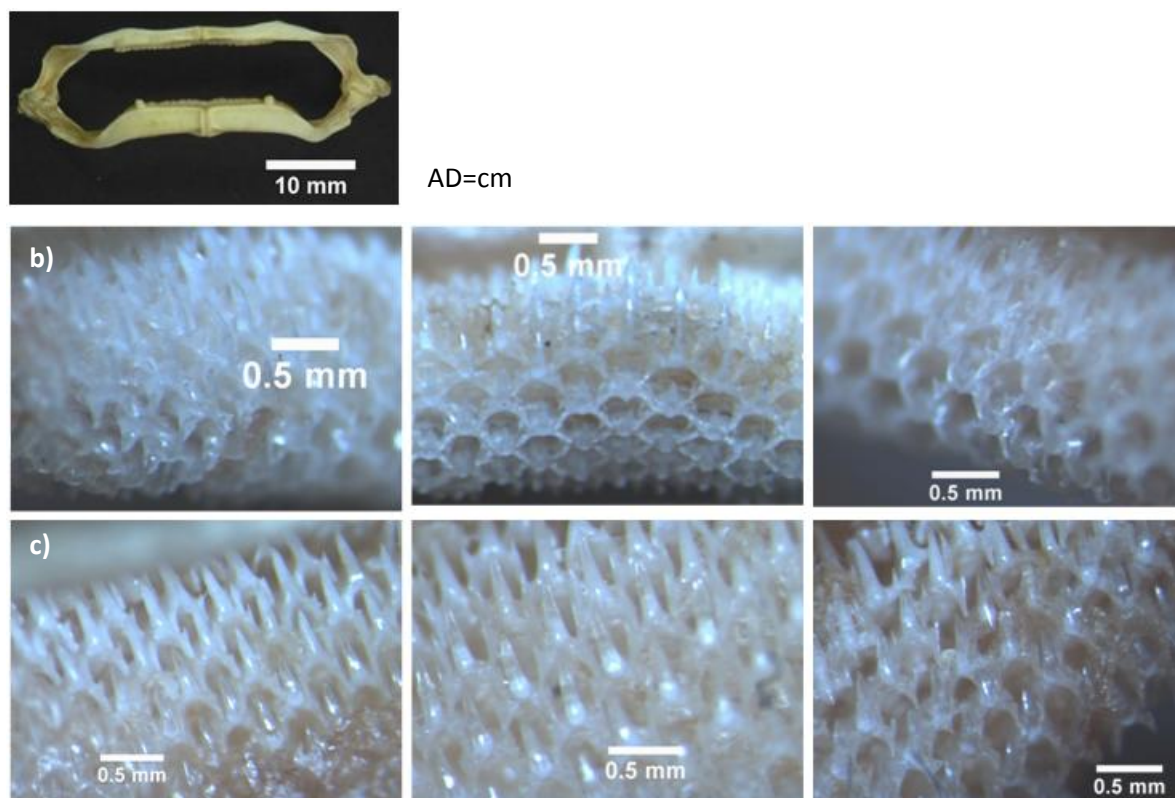


Figura 23. Dientes de un macho maduro de *Gymnura marmorata* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

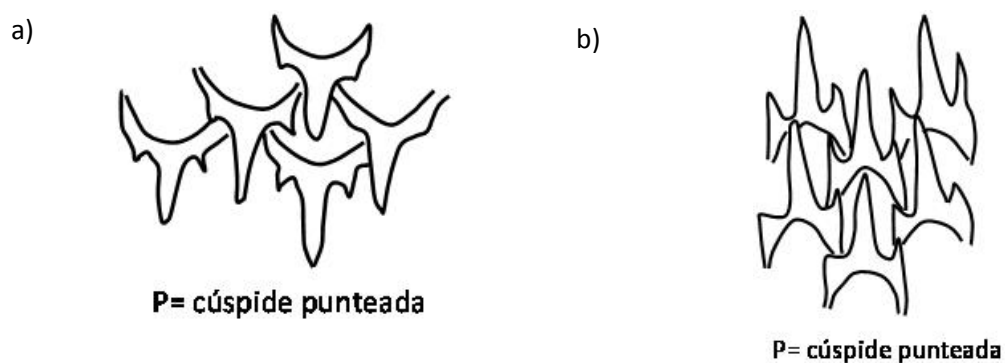


Figura 24. Tipo de dientes de una macho maduro de *Gymnura marmorata*. a) Dentario superior sínfisis, b) Dentario inferior sínfisis.

II.5.2. DESCRIPCIÓN DE LA DENTICIÓN DE *Rhinobatos glaucostigma*

Las mandíbulas analizadas en la cuantificación de filas y series corresponden a organismos de 37-74 cm LT. En el dentario superior se observaron 35-88 filas y 18-24 series; 1320-2112 dientes en las hembras y 1170-1826 en los machos. En el dentario inferior 71-101 filas y 23-29 series; 1628-2727 dientes en las hembras y 1633-2070 en los machos. No se detectaron diferencias estadísticas significativas en el número de dientes entre sexos, $F(1,38)=0.3044$, $p=0.5843$. Sin embargo, si existen diferencias en el número de dientes entre el dentario superior y el inferior, $F(1,38)=44.167$, $p<0.0001$, hay más dientes en el dentario inferior.

En la tabla IV, se detalla el número por cada sección en dentario superior e inferior considerando el sexo y estadio de madurez, se observan diferencias entre estadios de madurez. El MDS muestra dos grupos, los organismos maduros y los organismos inmaduros. Dentro de cada grupo se separan entre machos y hembras (Fig. 25a). De acuerdo al ANOSIM hay diferencias estadísticamente significativas: mayor separación entre hembras maduras e inmaduras y organismos maduros (Fig. 25b).

Tabla IV. Número de filas y series en dentario superior e inferior de *Rhinobatos glaucostigma* separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez. (C-der= Comisural derecha; Sinf= sinfisiales; C-izq = comisural izquierda; M= machos; H= hembras; INM= inmaduro; MAD= maduro; LT= longitud total cm).

Sexo/ Estadio madurez	Intervalo de talla (LT)	Dentario superior					Dentario inferior				
		C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series	C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series
MINM	37-48	31-37	1	33-37	65-74	18-20	38-41	1	38-41	71-82	23-29
HINM	42-52	32-35	1	33-35	66	20-24	38-42	1	37-39	74-82	22-23
MMAD	57-64	36-40	1	37-42	74-83	19-22	41-25	1	40-44	82-90	24-26
HMAD	59-74	35-43	1	36-44	72-88	19-24	41-49	1	41-50	83-101	23-27

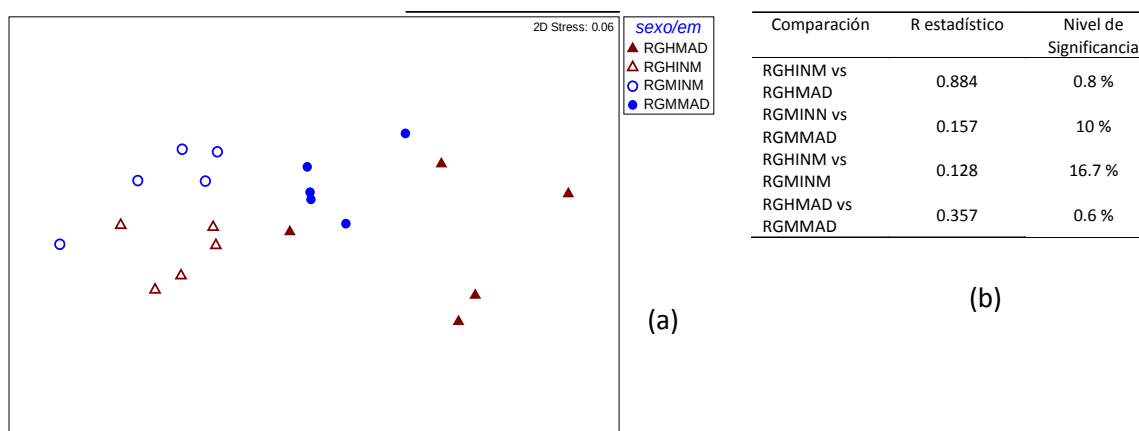


Figura 25. (a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de *Rhinobatos glaucostigma* en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).

De acuerdo a la clasificación del tipo de dientes en la especie *Rhinobatos glaucostigma*, los individuos inmaduros presentan del tipo cúspide redonda (R) (Fig. 26, 30) y los individuos maduros cúspide punteada (P) (Fig. 28, 32), sin embargo, en las hembras no es tan conspicua (Fig. 28) como en los machos maduros (Fig. 33), en cada sección y dentario superior e inferior. La morfología de los dientes se observa en las figuras 27, 29, 31 y 33.

En la tabla V se observan los promedios de ancho y altura de los dientes por sexo, estadio de madurez y la sección en el dentario. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los dientes: i) los machos tienen los dientes más anchos y altos que las hembras, $F(4,370)$, $p=0.01373$; ii) los organismos inmaduros tienen dientes menos anchos y altos que los organismos maduros, $F(6, 450)=20.366$, $p<0.00001$; iii) las hembras tienen los dientes más anchos en la sección sinfisial en la mandíbula superior e inferior que los machos, $F(10,434)=5.5488$, $p<0.00001$.

Se obtuvieron correlaciones por sexo y estadio de madurez entre el ancho y la altura de los dientes: $r=0.70$; 0.89 ; 0.81 ; 0.84 , hembra inmadura, hembra madura, macho inmaduro y macho maduro, respectivamente.

Tabla V. Promedio de ancho y altura de dientes en mm, en el dentario superior e inferior por secciones de *Rhinobatos glaucostigma*, considerando sexo y estadio de madurez. (M= macho; H= hembra; INM= inmaduro; MAD= maduro; n= número de dientes medidos; promedio $\pm$ desviación estándar).

Sexo/Estadio madurez	Superior comisurales derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	N	ancho	altura	n
M INM	0.89 $\pm$ 0.16	0.61 $\pm$ 0.10	10	1.25 $\pm$ 0.05	0.76 $\pm$ 0.08	5	0.98 $\pm$ 0.06	0.63 $\pm$ 0.04	5
H INM	0.84 $\pm$ 0.08	0.63 $\pm$ 0.08	15	1.20 $\pm$ 0.03	0.73 $\pm$ 0.09	5	0.88 $\pm$ 0.06	0.54 $\pm$ 0.10	10
M MAD	1.32 $\pm$ 0.37	0.94 $\pm$ 0.12	10	1.31 $\pm$ 0.23	0.89 $\pm$ 0.19	15	1.37 $\pm$ 0.22	0.90 $\pm$ 0.10	10
H MAD	1.54 $\pm$ 0.13	0.81 $\pm$ 0.06	10	1.81 $\pm$ 0.09	1.10 $\pm$ 0.13	5	1.15 $\pm$ 0.04	0.74 $\pm$ 0.07	5
Sexo/Estadio madurez	Inferior comisurales derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	N	ancho	altura	n
M INM	0.86 $\pm$ 0.02	0.51 $\pm$ 0.04	10	1.25 $\pm$ 0.06	0.76 $\pm$ 0.08	5	0.93 $\pm$ 0.06	0.63 $\pm$ 0.04	5
H INM	0.92 $\pm$ 0.04	0.49 $\pm$ 0.03	15	1.19 $\pm$ 0.04	0.83 $\pm$ 0.05	10	0.82 $\pm$ 0.04	0.47 $\pm$ 0.02	10
M MAD	1.35 $\pm$ 0.32	0.88 $\pm$ 0.21	10	1.09 $\pm$ 0.08	0.83 $\pm$ 0.13	10	1.26 $\pm$ 0.31	0.93 $\pm$ 0.20	10
H MAD	0.93 $\pm$ 0.05	0.64 $\pm$ 0.07	10	1.76 $\pm$ 0.05	1.18 $\pm$ 0.10	10	1.04 $\pm$ 0.05	0.61 $\pm$ 0.13	10



LT = 42 cm

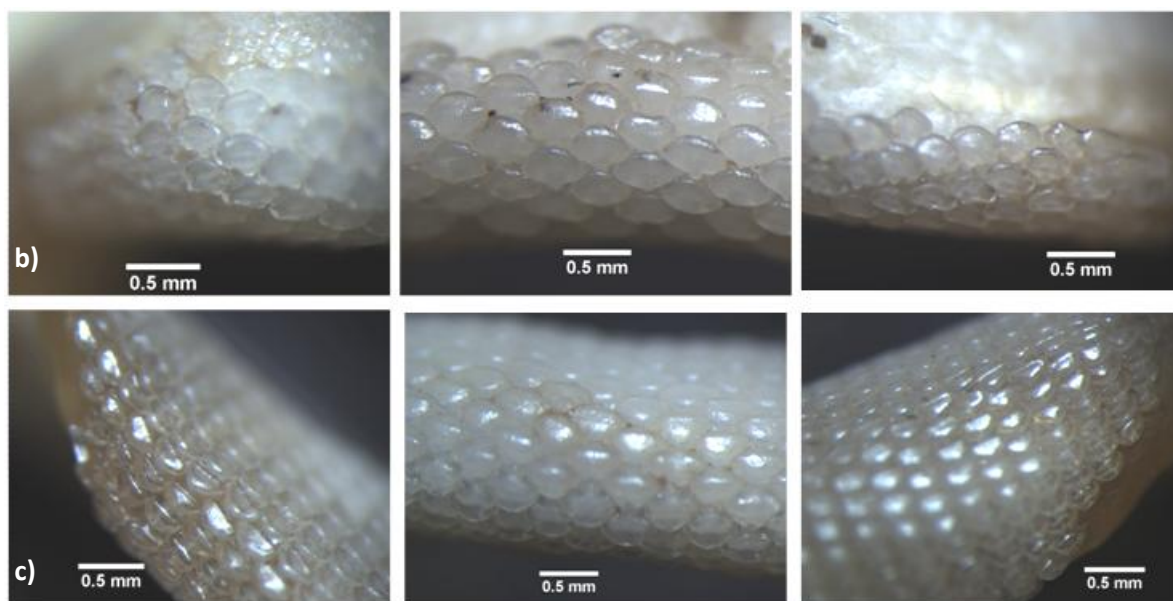
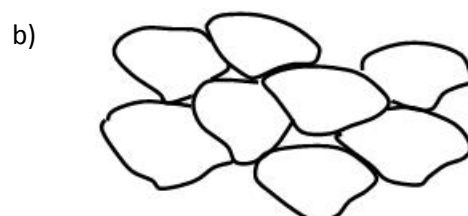


Figura 26. Dientes de una hembra inmadura de *Rhinobatos glaucostigma* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda



R = cúspide redonda

Figura 27. Tipo de dientes de una hembra inmadura de *Rhinobatos glaucostigma*.

a) Dentario superior, b) Dentario inferior



LT = 74cm

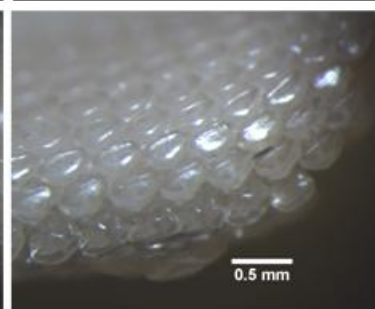
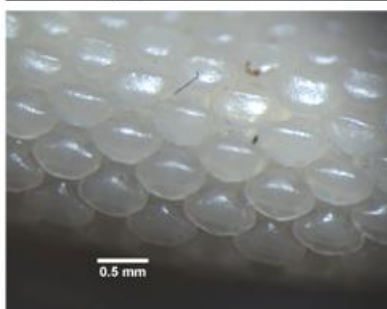
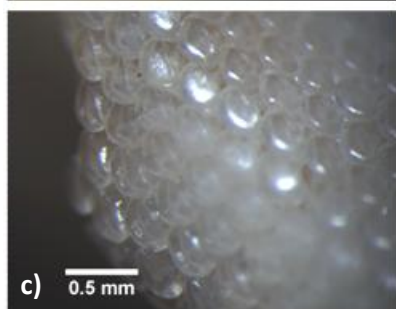
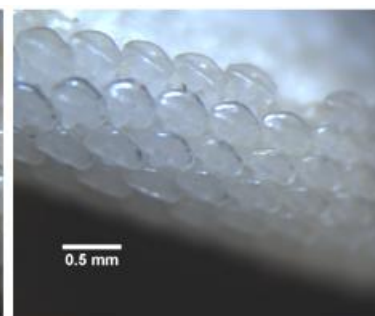
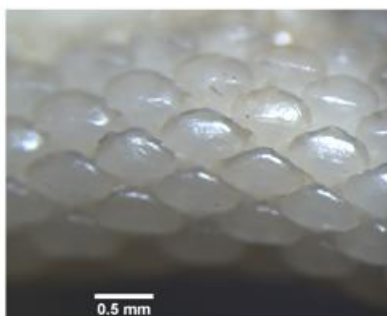
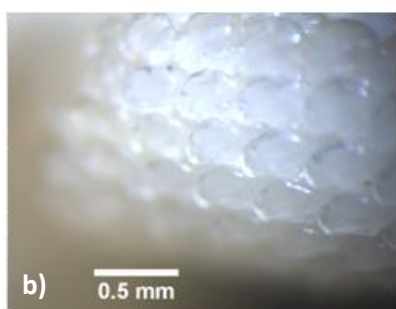
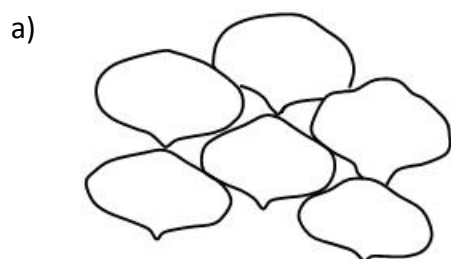
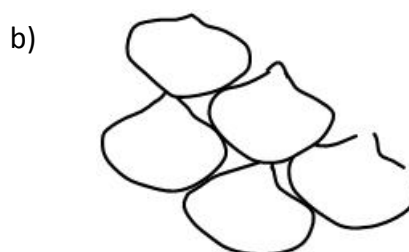


Figura 28. Dientes de una hembra madura de *Rhinobatos glaucostigma* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



P= cúspide punteada



P= cúspide punteada

Figura 29. Tipo de dientes de una hembra madura de *Rhinobatos glaucostigma*.

a) Dentario superior, b) Dentario inferior

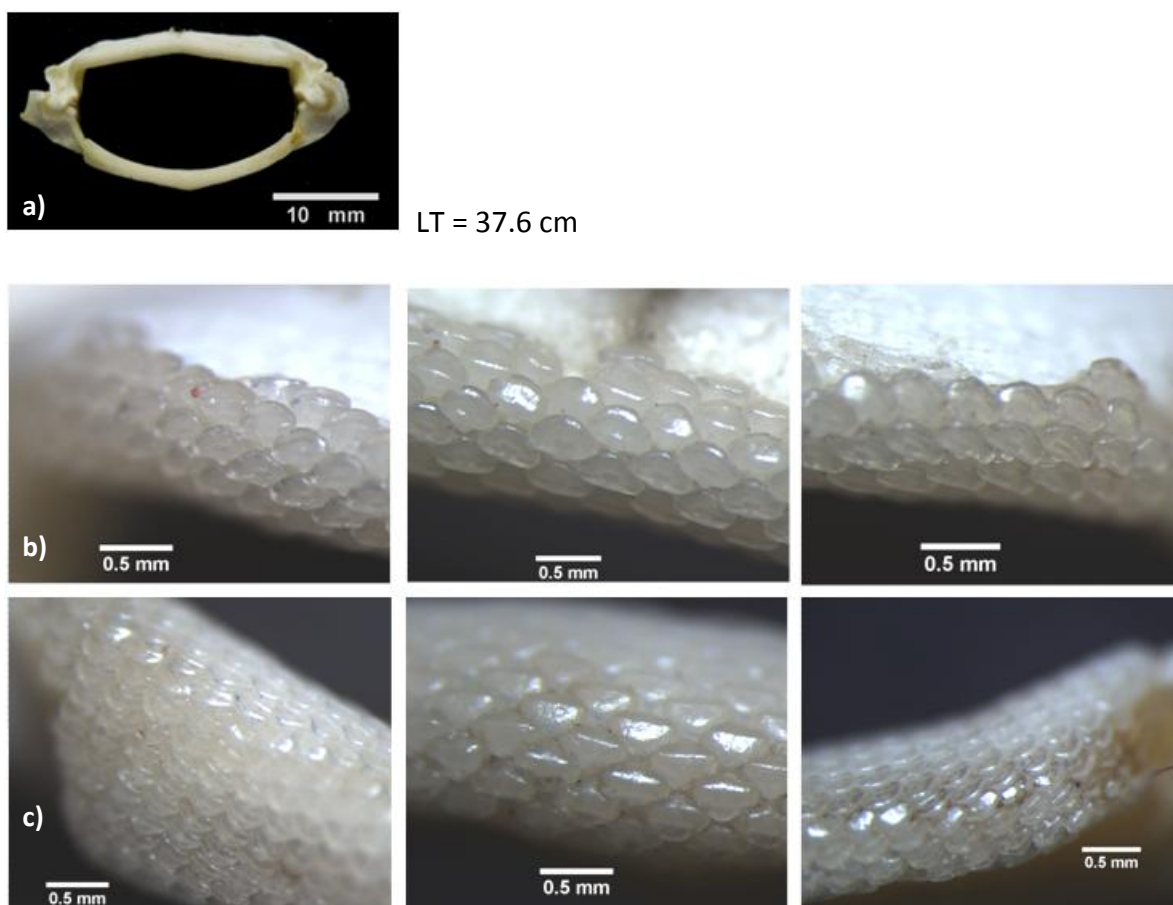


Figura 30. Dientes de un macho inmaduro de *Rhinobatos glaucostigma* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

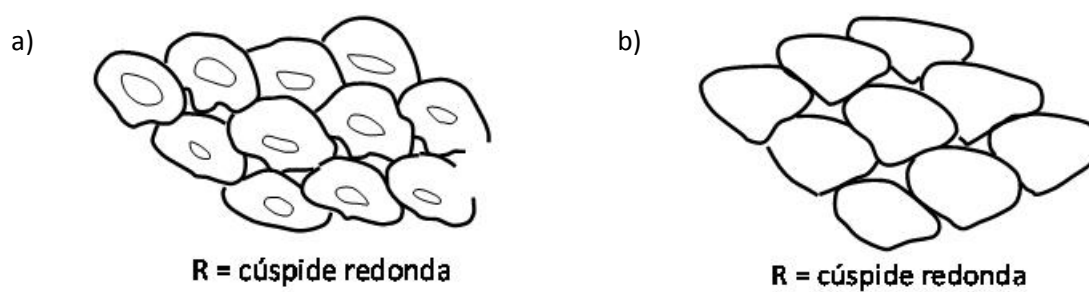


Figura 31. Tipo de dientes de un macho inmaduro de *Rhinobatos glaucostigma*. a) Dentario superior, b) Dentario inferior.

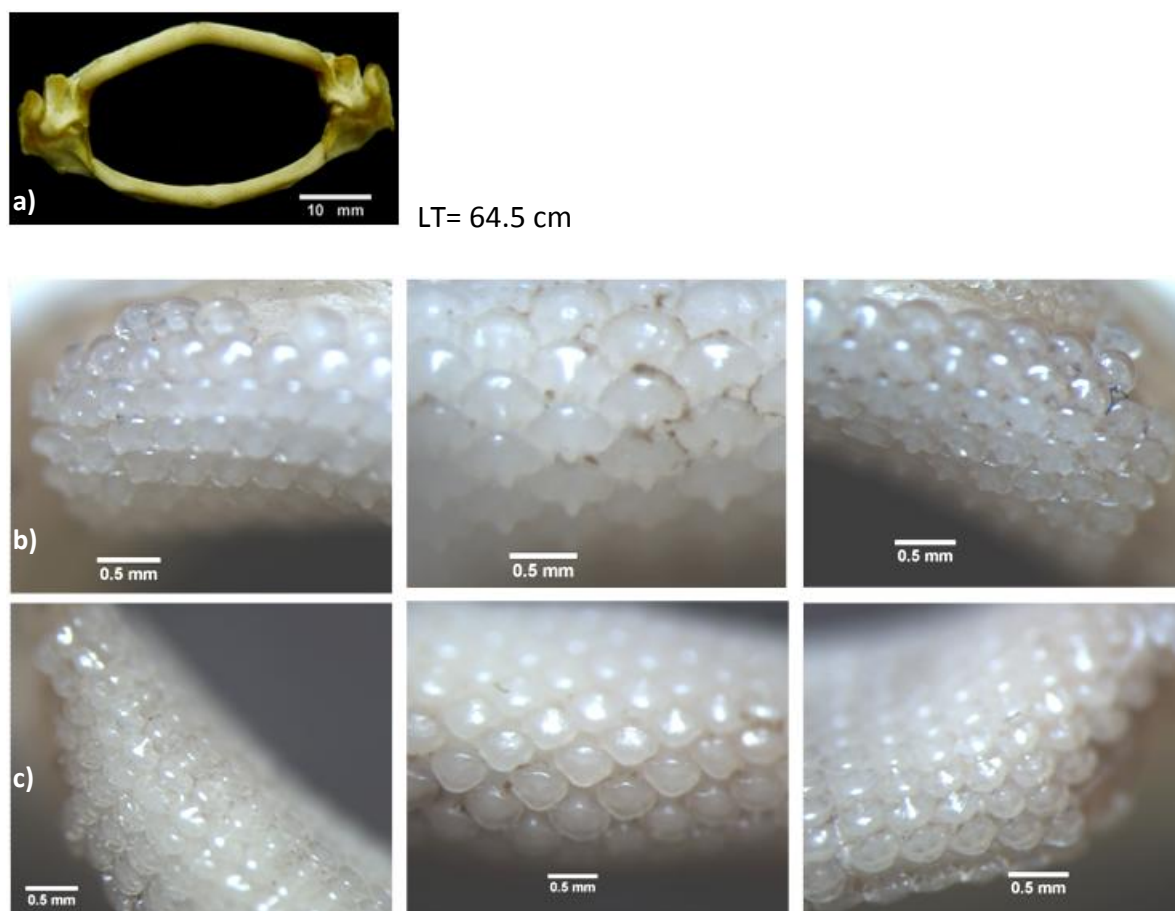


Figura 32. Dientes de un macho maduro de *Rhinobatos glaucostigma* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

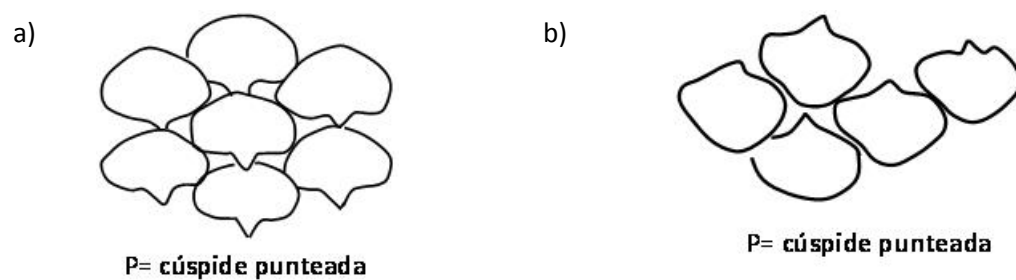


Figura 33. Tipo de dientes de un macho maduro de *Rhinobatos glaucostigma*. a) Dentario superior, b) Dentario inferior.

II.5.3. DESCRIPCIÓN DEL APARATO BUCAL DE *Rhinobatos productus*

Las mandíbulas analizadas en el conteo de filas y series corresponden a 15 organismos de 43-134 cm LT. En el dentario superior presentaron 61-111 filas y 18-30 series; 1098-3330 dientes en las hembras y 1220-2349 en los machos. En el dentario inferior 72-127 filas y 19-38 series; 1512-4826 dientes en las hembras y 1425-3120 en los machos. No se detectaron diferencias estadísticas significativas en el número de dientes entre sexos. Sin embargo, si existen diferencias en el número de dientes entre dentarios, habiendo más dientes en el dentario inferior, $F(1,28)=5.346$, $p=0.028$ y las hembras maduras tienen más dientes que los machos, $F(3, 26)=20.289$, $p<0.0001$.

En la tabla VI, se detalla el número por cada sección en dentario superior e inferior considerando el sexo y estadio de madurez. El MDS muestra dos grupos, los organismos maduros y los organismos inmaduros. Dentro de cada grupo se separan machos y hembras (Fig. 34a), aunque de acuerdo al ANOSIM, sólo hay diferencias estadísticas significativas entre hembras y machos maduros (Fig. 34b).

Tabla VI. Número de filas y series en dentario superior e inferior de *Rhinobatos productus* separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez. (C-der= Comisural derecha; Sinf= sinfisiales; C-izq = comisural izquierda; M= machos; H= hembras; INM= inmaduro; MAD= maduro; LT = longitud total en cm).

Sexo/ Estadio madurez	Intervalo de talla (LT)	Dentario superior					Dentario inferior				
		C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series	C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series
MINM	46	36	1	32	69	21	36	1	38	75	19
HINM	43-45	29-32	1	31-33	61-66	18-21	36-37	1	35-37	72-75	21-22
MMAD	>100	40-44	1	42-45	83-90	24-27	46-52	1	48-51	96-104	29-30
HMAD	>100-134	41-54	1	42-56	84-111	23-30	52-62	1	50-64	103-127	26-38

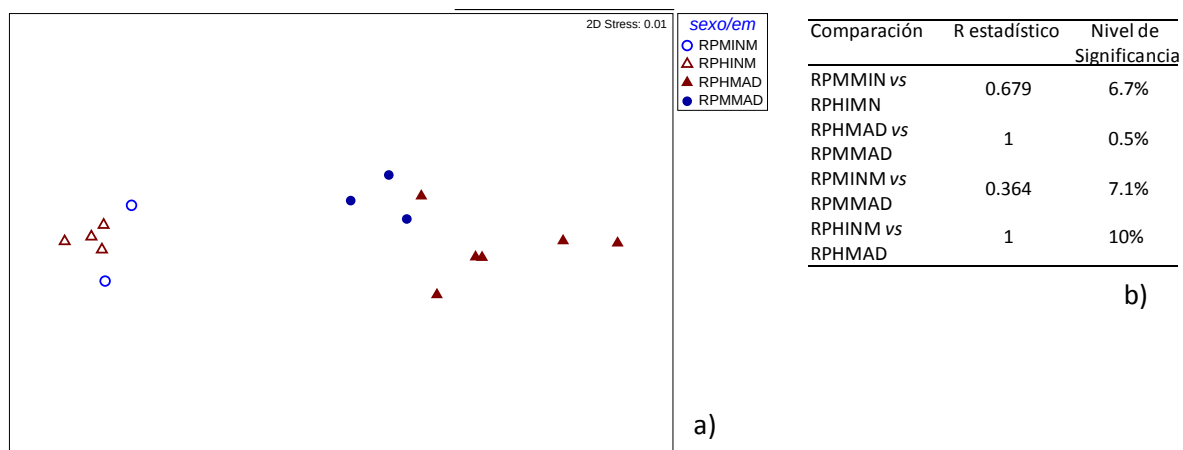


Figura 34. (a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de *Rhinobatos productus* (RP) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).

De acuerdo a la clasificación de dientes en la especie *Rhinobatos productus*, los individuos inmaduros y hembras maduras presentan del tipo cúspide redonda (R) (Fig. 35, 37 y 39) en cada sección y dentarios. En el dentario superior en ambas comisuras, se observó que algunos dientes presentaron una proyección en la cúspide, teniendo más característica de dientes punteados (P). Los machos maduros muestran dientes cúspide redonda (R), sin embargo, entre la sínfisis y comisura en el dentario superior muestran dientes con cúspide punteada (P) (Fig. 41). La morfología de los dientes se observa en las figuras 36, 38, 40 y 42.

En la tabla VII se observan los promedios de ancho y altura de los dientes por sexo, estadio de madurez y la sección en el dentario. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los dientes: i) los machos tienen los dientes más altos y anchos que las hembras, lambda de Wilks=0.9737, $F(2,413)=5.574$, $p=0.0041$; ii) los organismos maduros tienen los dientes más anchos y altos que los organismos inmaduros, no obstante, las hembras maduras se diferencian por presentar dientes más pequeños que los machos y los organismos inmaduros presentan tamaños similares, lambda de Wilks=0.407, $F(6,822)=77.80$, $p<0.00001$; iii) no se encontraron diferencias estadísticas significativas en el tamaño de los dientes entre dentarios y iv) los dientes son más anchos y altos en la sección sinfisial en ambos

dentarios, sin embargo, son de mayor tamaño en el dentario inferior, λ de Wilks=0.70, $F_{910,818}=15.97$, $p<0.0001$.

Se obtuvieron los valores de las correlaciones entre el ancho y la altura de los dientes entre sexos y estadios de madurez $r=0.92$; 0.80 ; 0.93 ; 0.87 para hembra inmadura, hembra madura, macho inmaduro y macho maduro, respectivamente.

Tabla VII. Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de *Rhinobatos productus*, considerando sexo y estadio de madurez. (M= macho; H= hembra; INM= inmaduro; MAD= maduro; n= número de dientes medidos; promedio $\pm$ desviación estándar).

Sexo/ Estadio madurez	Superior comisurales derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
M INM	0.36 $\pm$ 0.03	0.21 $\pm$ 0.03	16	0.54 $\pm$ 0.03	0.32 $\pm$ 0.03	11	0.32 $\pm$ 0.03	0.22 $\pm$ 0.02	10
H INM	0.41 $\pm$ 0.05	0.24 $\pm$ 0.05	16	0.64 $\pm$ 0.03	0.36 $\pm$ 0.04	23	0.38 $\pm$ 0.04	0.24 $\pm$ 0.04	19
M MAD	0.75 $\pm$ 0.14	0.61 $\pm$ 0.13	29	0.84 $\pm$ 0.07	0.73 $\pm$ 0.04	7	0.63 $\pm$ 0.06	0.50 $\pm$ 0.04	15
H MAD	0.67 $\pm$ 0.05	0.50 $\pm$ 0.07	32	0.89 $\pm$ 0.06	0.74 $\pm$ 0.09	7	0.59 $\pm$ 0.07	0.47 $\pm$ 0.06	18
Sexo/ Estadio madurez	Inferior comisurales derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
M INM	0.34 $\pm$ 0.13	0.37 $\pm$ 0.16	18	0.55 $\pm$ 0.03	0.40 $\pm$ 0.02	3	0.34 $\pm$ 0.02	0.22 $\pm$ 0.03	25
H INM	0.33 $\pm$ 0.05	0.21 $\pm$ 0.03	11	0.61 $\pm$ 0.03	0.37 $\pm$ 0.02	14	0.33 $\pm$ 0.03	0.21 $\pm$ 0.02	11
M MAD	0.70 $\pm$ 0.22	0.51 $\pm$ 0.13	42	0.92 $\pm$ 0.07	0.74 $\pm$ 0.09	21	0.61 $\pm$ 0.08	0.44 $\pm$ 0.17	31
H MAD	0.58 $\pm$ 0.02	0.47 $\pm$ 0.069	11	1.02 $\pm$ 0.04	0.69 $\pm$ 0.05	7	0.55 $\pm$ 0.03	0.44 $\pm$ 0.03	21



LT = 43.5 cm

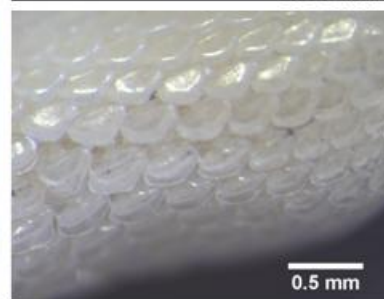
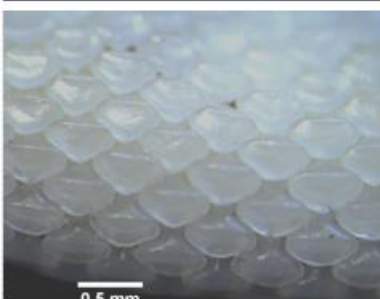
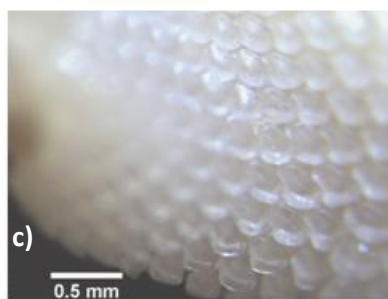
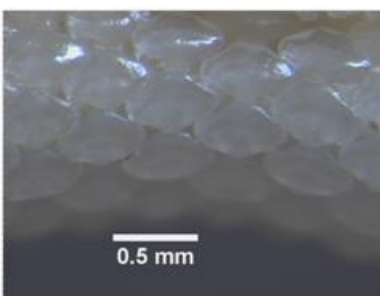
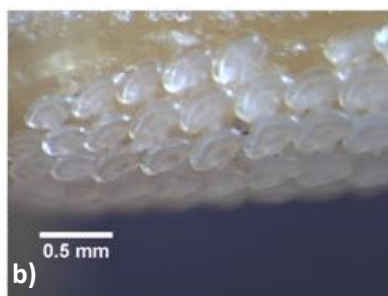
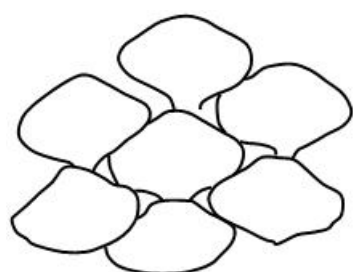
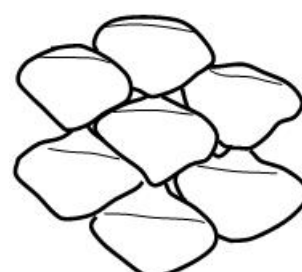


Figura 35. Dientes de una hembra inmadura de *Rhinobatos productus* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



a)

R = cúspide redonda



b)

R = cúspide redonda

Figura 36. Tipo de dientes de una hembra madura de *Rhinobatos productus*.

a) Dentario superior; b) Dentario inferior

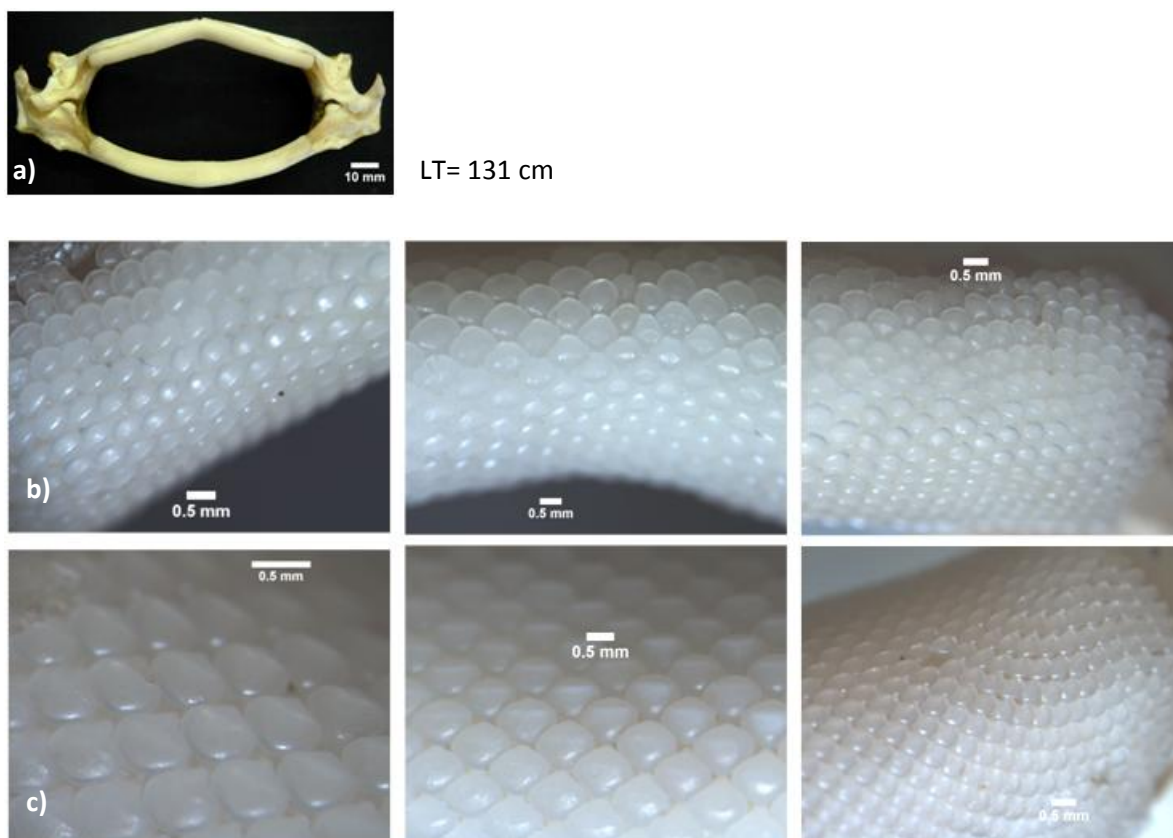
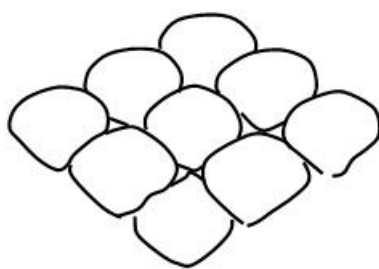


Figura 37. Dientes de una hembra madura de *Rhinobatos productus* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 38. Tipo de dientes de una hembra madura de *Rhinobatos productus* en el Dentario inferior

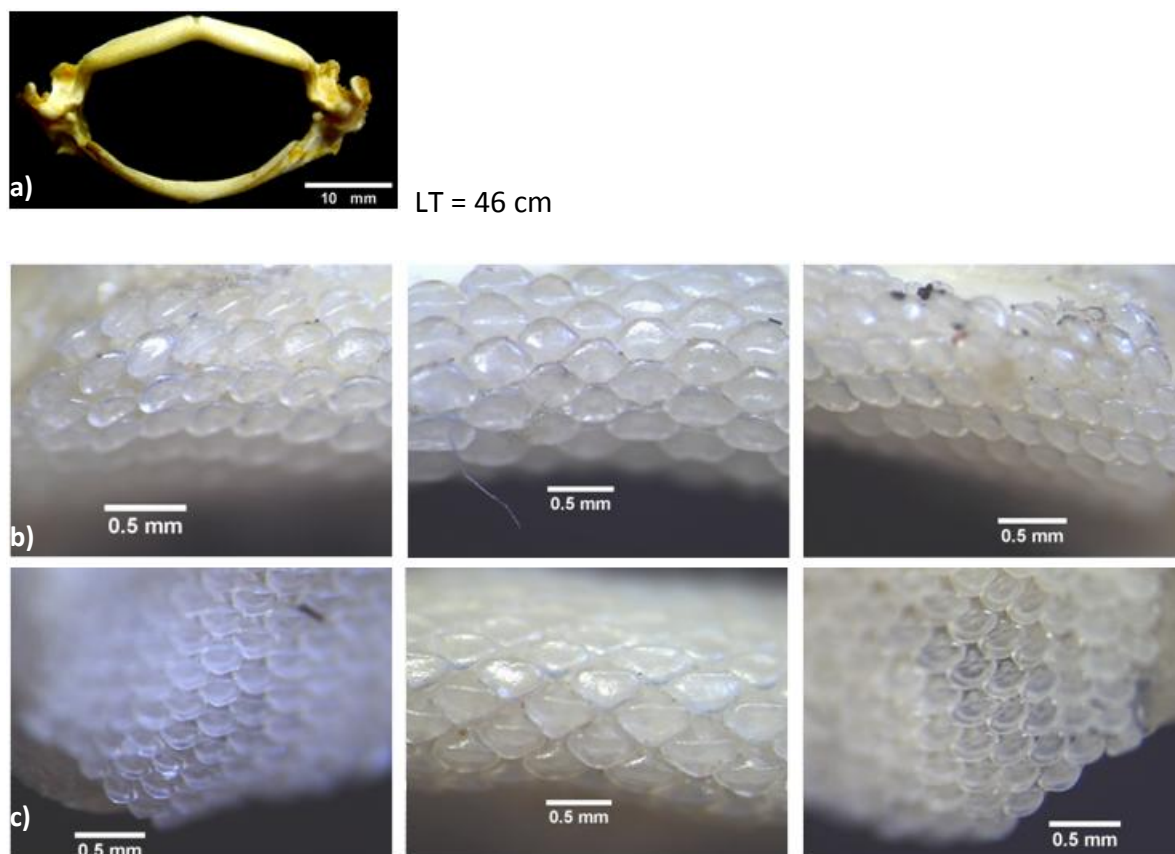


Figura 39. Dientes de un macho inmaduro de *Rhinobatos productus* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

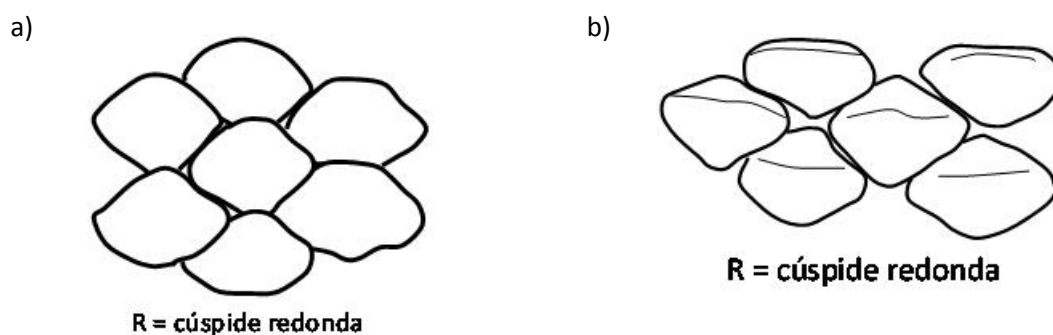


Figura 40. Tipo de dientes de un macho inmaduro de *Rhinobatos productus*.
a) Dentario superior; b) Dentario inferior

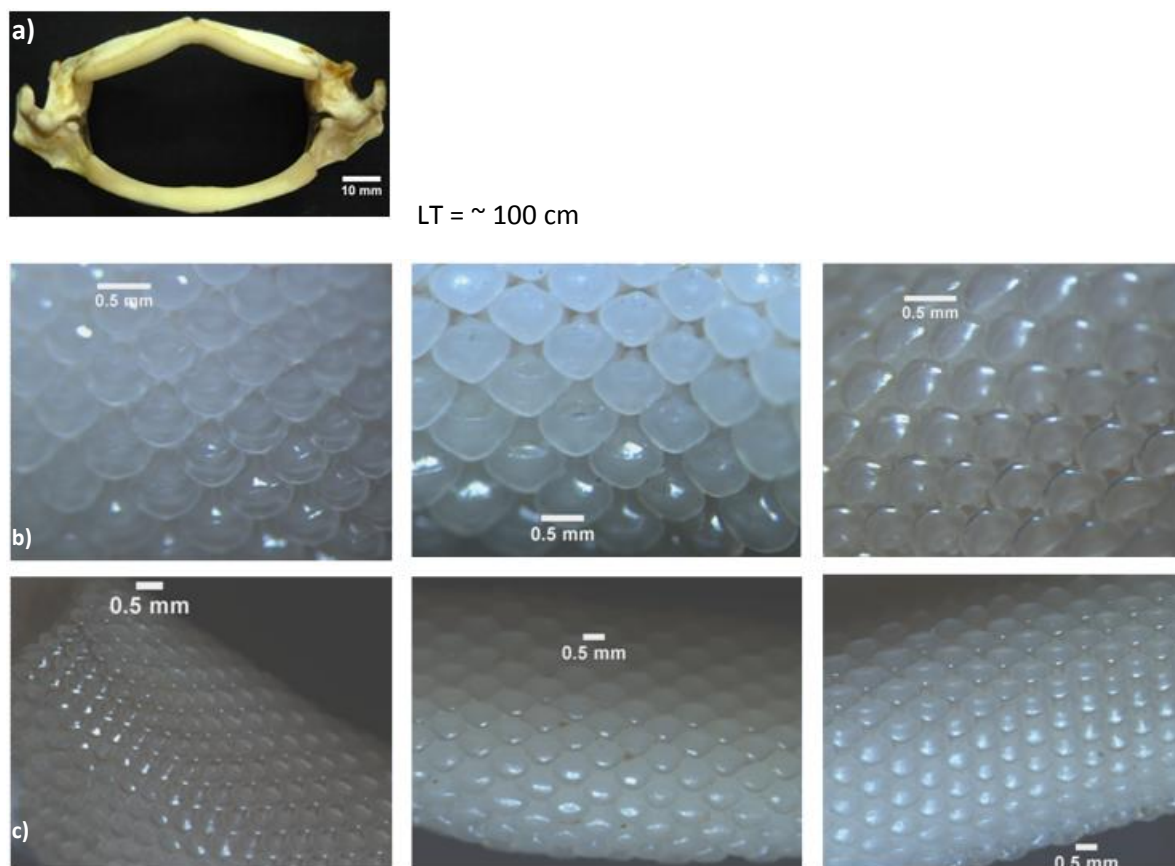


Figura 41. Dientes de un macho maduro de *Rhinobatos productus* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

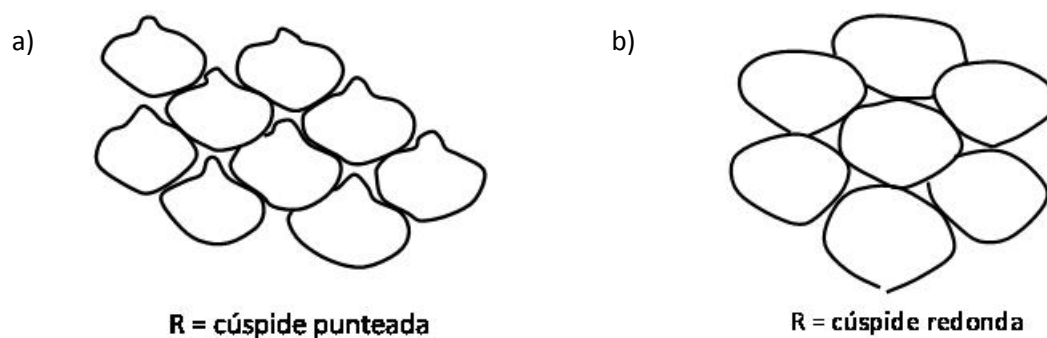


Figura 42. Tipo de dientes de un macho maduro de *Rhinobatos productus*. a) Entre Sínfisis y Comisura en dentario inferior, b) Sínfisis dentario superior

II.5.4. DESCRIPCIÓN DE LA DENTICIÓN DE *Urobatris halleri*

Las mandíbulas utilizadas en el conteo de filas y series corresponden a organismos de 11-23 cm AD. En el dentario superior se observaron 19-41 filas y 11-26 series; 209-1040 dientes en las hembras y 465-861 en los machos. En el dentario inferior 26-44 filas y 19-30 series; 448-1320 dientes en las hembras y 494-1170 en los machos. No se detectaron diferencias estadísticamente significativas en el número de dientes entre sexos $F(1,38)=2.7775$, $p=0.10382$. Sin embargo, si existen diferencias en el número de dientes de los machos en el dentario superior comparado con el número de dientes de las hembras en el dentario inferior $F(1, 38)=5.4454$, $p=0.02501$.

En la tabla VIII, se detalla el número por cada sección en dentario superior e inferior considerando sexo y estadio de madurez. El MDS muestra dos grupos, los organismos maduros y los organismos inmaduros. Dentro de cada grupo se separan entre machos y hembras (Fig. 43a), aunque de acuerdo al ANOSIM, no hay diferencias estadísticas significativas entre machos maduros e inmaduros (Fig. 43b).

Tabla VIII. Número de filas y series en dentario superior e inferior de *Urobatris halleri* separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez. C-der= Comisural derecha, Sinf= sinfisiales, C-izq= comisural izquierda, H= hembras, M= machos, INM= inmaduros, MAD= maduros, AD= ancho de disco en cm).

Sexo/ Estadio madurez	Intervalo de talla (AD)	Dentario superior					Dentario inferior				
		C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series	C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series
MINM	14-17	15-17	1	14-17	31-35	15-21	13-17	1	12-17	26-33	19-26
HINM	11-18	14-17	1	14-18	19-36	11-22	10-17	1	14-19	28-35	16-27
MMAD	17-21	16-21	1	15-19	32-41	20-21	16-17	1	15-21	33-39	24-30
HMAD	19-23	17-19	1	18-20	36-40	22-26	17-22	1	17-21	35-44	27-30

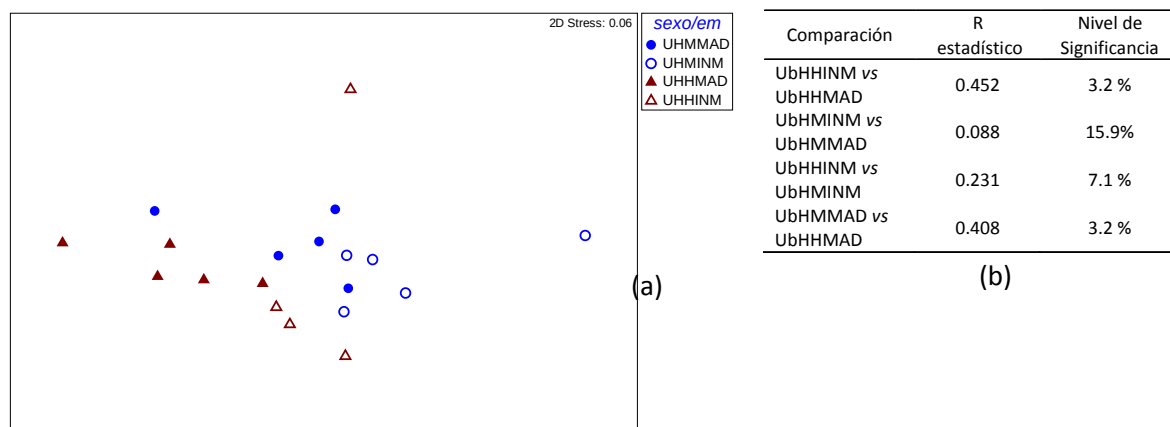


Figura 43. (a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de *Urobatis halleri* (UbH) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).

De acuerdo a la clasificación de dientes en la especie *Urobatis halleri*, los individuos inmaduros y hembras maduras presentan del tipo cúspide redonda (R) (Fig. 44, 46 y 48) y machos maduros la combinación de cúspide redonda y punteada (R+P) en sección comisural y cúspide punteada (P) en sección sinfisial (Fig. 50). La morfología de los dientes se observa en las figuras 45, 47, 49 y 51.

En la tabla IX y X se observan los promedios de ancho y altura de los dientes por sexo, estadio de madurez y la sección en el dentario. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los dientes: i) los machos tienen los dientes más altos que las hembras, lambda de Wilks= 0.71795, $F(2,210)=41.249$, $p<0.00001$; ii) los organismos inmaduros tienen dientes menos anchos y altos que los organismos maduros, lambda de Wilks= 0.27983, $P(6, 416)=61.734$, $p<0.00001$; los dientes en las secciones comisurales en ambas mandíbulas son menos anchos que en la sección sinfisial, lambda de Wilks=0.61901, $F(30,376)=3.3967$, $p<0.0001$, los machos maduros tienen los dientes más altos que hembras (maduras o inmaduras) y machos inmaduros, lambda de Wilks= 0.61901, $F(30, 376)=3.3967$, $p<0.00001$.

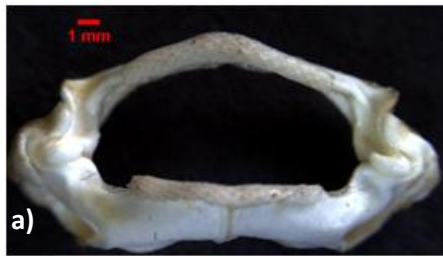
Se obtuvieron correlaciones por sexo y estadio de madurez: $r=0.77$; 0.71 ; 0.64 ; 0.70 , hembra inmadura, hembra madura, macho inmaduro y macho maduro, respectivamente.

Tabla IX. Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de *Urobatris halleri*, considerando sexo y estadio de madurez. (M= macho, H= hembra, INM= inmaduro, MAD= maduro, n= número de dientes medidos, promedio±desviación estándar).

Sexo/Estadio madurez	Superior comisurales derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
MINM	0.57±0.04	0.31±0.3	9	0.62±0.04	0.35±0.2	7	0.52±0.02	0.33±0.03	14
HINM	0.50±0.03	0.27±0.02	10	0.63±0.06	0.33±0.02	10	0.46±0.02	0.29±0.04	9
HMAD	0.71±0.07	0.39±0.06	6	0.81±0.03	0.40±0.03	6	0.63±0.04	0.35±0.04	8
Sexo/Estadio madurez	Inferior comisurales derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
MINM	0.48±0.05	0.31±0.02	7	0.63±0.03	0.41±0.02	10	0.54±0.05	0.32±0.04	11
HINM	0.51±0.05	0.21±0.03	10	0.65±0.02	0.36±0.03	10	0.49±0.02	0.25±0.04	5
HMAD	0.62±0.03	0.34±0.02	5	0.73±0.06	0.41±0.04	9	0.65±0.03	0.38±0.02	7

Tabla X. Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de *Urobatris halleri* de macho maduro (R = cúspide redonda, P= cúspide punteada, promedio $\pm$ desviación estándar, n = número de dientes medidos).

Superior comisural derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
Dientes R			Dientes P			Dientes R		
Ancho	Altura	n	Ancho	Altura	n	Ancho	Altura	n
0.61 $\pm$ 0.01	0.40 $\pm$ 0.04	3	0.69 $\pm$ 0.09	0.82 $\pm$ 0.04	3	0.76 $\pm$ 0.05	0.82 $\pm$ 0.06	11
						0.63 $\pm$ 0.07	0.64 $\pm$ 0.17	5
						0.59 $\pm$ 0.04	0.36 $\pm$ 0.06	5
Inferior comisural derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
Dientes R			Dientes P			Dientes R		
Ancho	Altura	n	Ancho	Altura	n	Ancho	Altura	n
0.62 $\pm$ 0.03	0.34 $\pm$ 0.05	5	0.53 $\pm$ 0.05	0.73 $\pm$ 0.05	3	0.74 $\pm$ 0.04	0.83 $\pm$ 0.09	11
						0.68 $\pm$ 0.04	0.88 $\pm$ 0.05	6
						0.54 $\pm$ 0.05	0.78 $\pm$ 0.03	8



AD= 11 cm

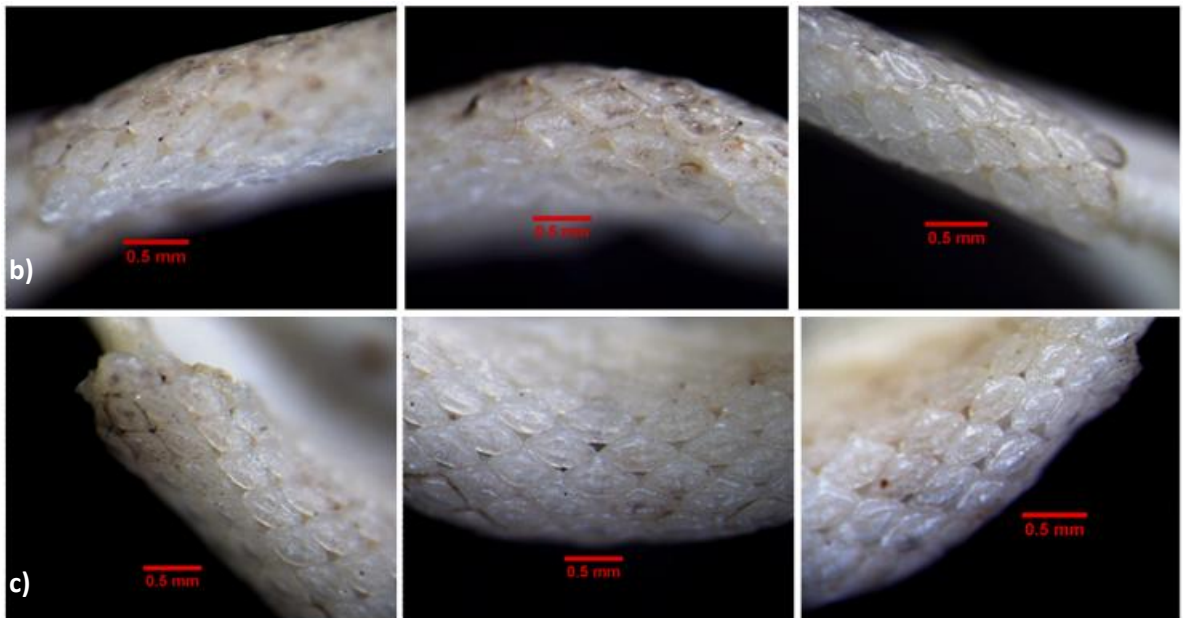
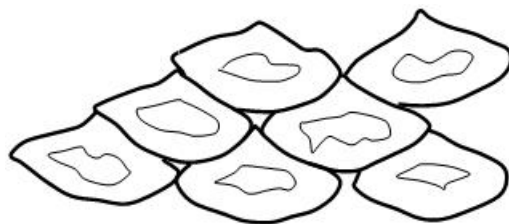


Figura 44. Dientes de una hembra inmadura de *Urobatris halleri* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 45. Tipo de dientes de una hembra inmadura de *Urobatris halleri* en el dentario inferior

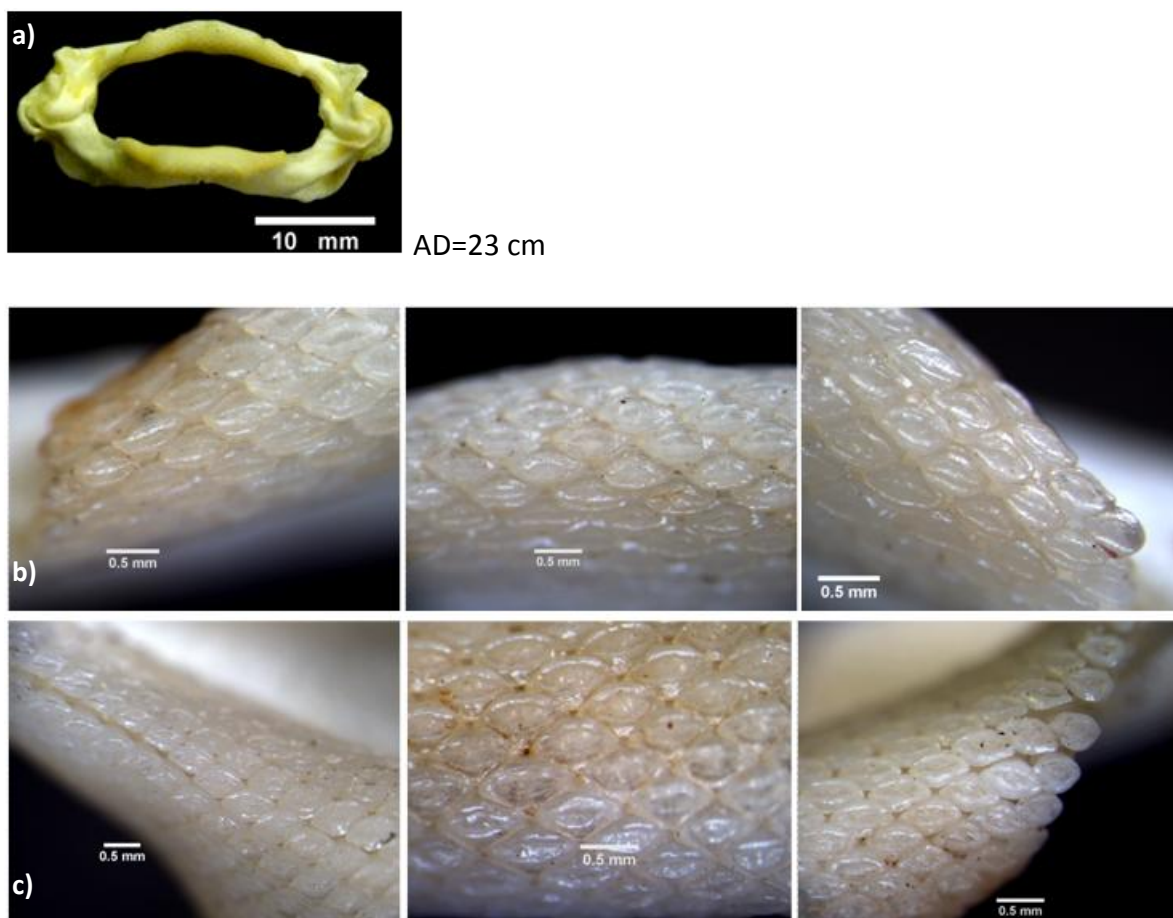


Figura 46. Dientes de una hembra madura de *Urobatiscus halleri* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

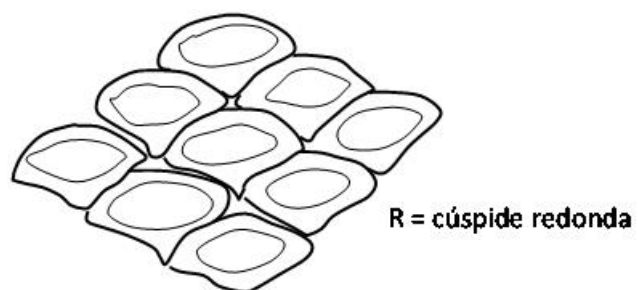


Figura 47. Tipo de dientes de una hembra inmadura de *Urobatiscus halleri* en el dentario inferior.

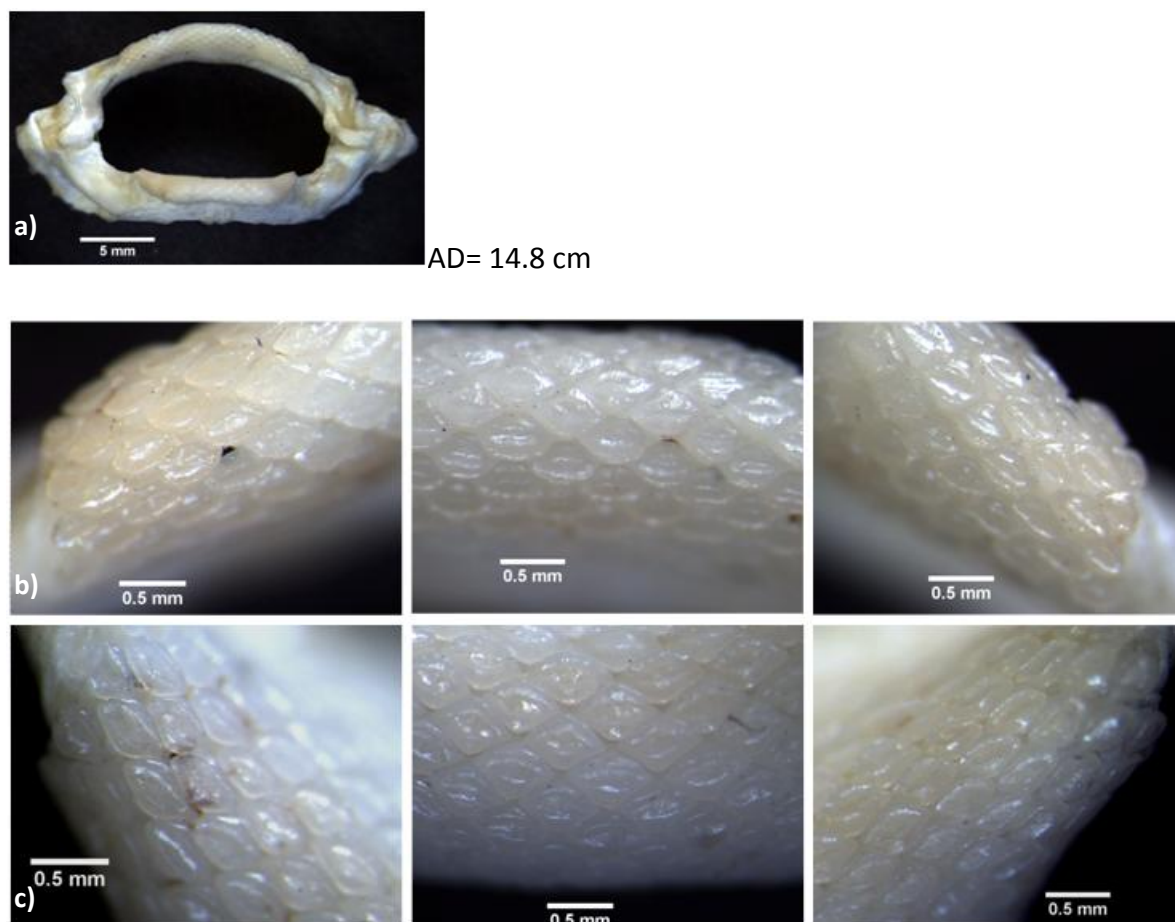


Figura 48. Dientes de un macho inmaduro de *Urobatis halleri* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

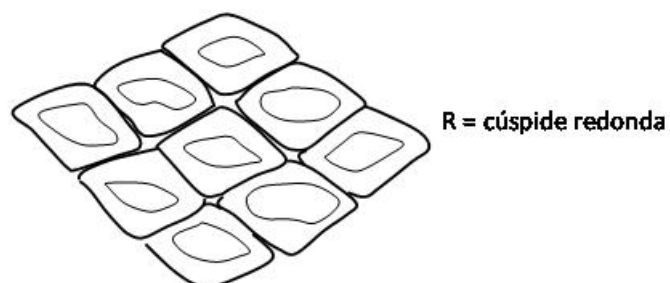


Figura 49. Tipo de dientes de un macho inmaduro de *U. halleri* en el Dentario inferior.

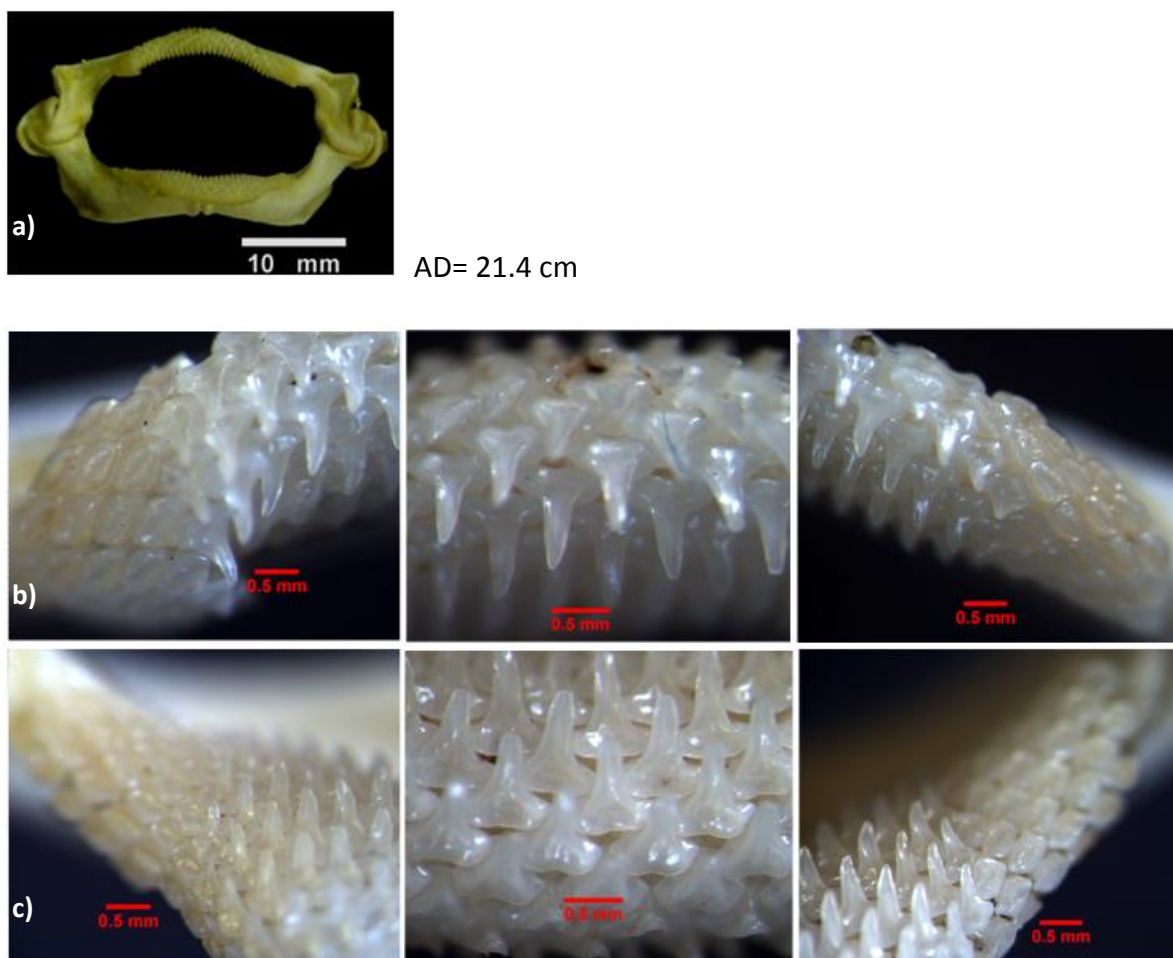


Figura 50. Dientes de un macho maduro de *Urobatis halleri* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

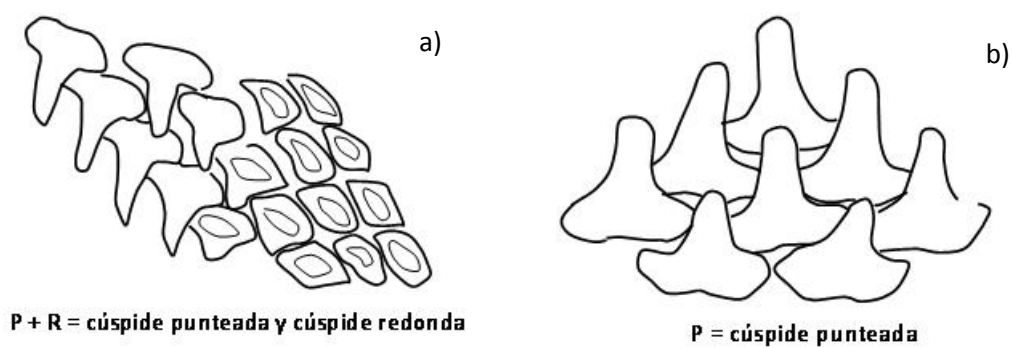


Figura 51. Tipo de dientes de un macho maduro de *Urobatis halleri*
a) dientes comisurales en el Dentario superior, b) dientes sinfisiales en el Dentario inferior.

II.5.5. DESCRIPCIÓN DE LA DENTICIÓN DE *Urotrygon aspidura*

Las mandíbulas analizadas en la cuantificación de filas y series corresponden a organismos de 12-33 cm AD. En el dentario superior se observaron 33-46 filas y 12-20 series; 462-920 dientes en las hembras y 468-615 en los machos. En el dentario inferior 29-52 filas y 15-26 series; 493-1352 dientes en las hembras y 525-820 en los machos. No se detectaron diferencias estadísticamente significativas en el número de dientes entre sexos, $F(1,34)=3.5462$, $p=0.6826$, no obstante, si existe diferencia en el número de dientes en el dentario inferior de hembras respecto al dentario superior de los machos $F(1,34)=5.016$, $p=0.0317$; las hembras presentan mayor número de dientes.

En la tabla XI se detalla el número por cada sección en dentario superior e inferior considerando sexo y estadio de madurez, se observan diferencias entre estadios de madurez. Se sugiere la formación de dos grupos de acuerdo al MDS; organismos maduros e inmaduros. Dentro de cada grupo se separan entre machos y hembras (Fig. 52a), lo cual concuerda con el ANOSIM (Fig. 52b).

Tabla XI. Número de filas y series en dentario superior e inferior de *Urotrygon aspidura* separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez. (C-der= Comisural derecha, Sinf= sinfisiales, C-izq = comisural izquierda, M= machos, H= hembras, INM= inmaduro, MAD= maduro, AD= ancho de disco, cm).

Sexo/ Estadio madurez	Intervalo de talla (AD)	Dentario superior					Dentario inferior				
		C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series	C-der	Sinf	C-Izq	Total Filas	Total Series
MINM	12-15	19-21	1	19	39-41	12-15	17-21	1	16-20	35-42	15-18
HINM	12-17	16-18	1	16-18	33-37	14-16	14-20	1	14-20	29-41	17-20
MMAD	18-23	19-20	1	18-20	38-41	14-15	18-20	1	16-20	35-41	18-20
HMAD	26-33	18-23	1	18-22	37-46	17-20	18-25	1	18-26	37-52	20-26

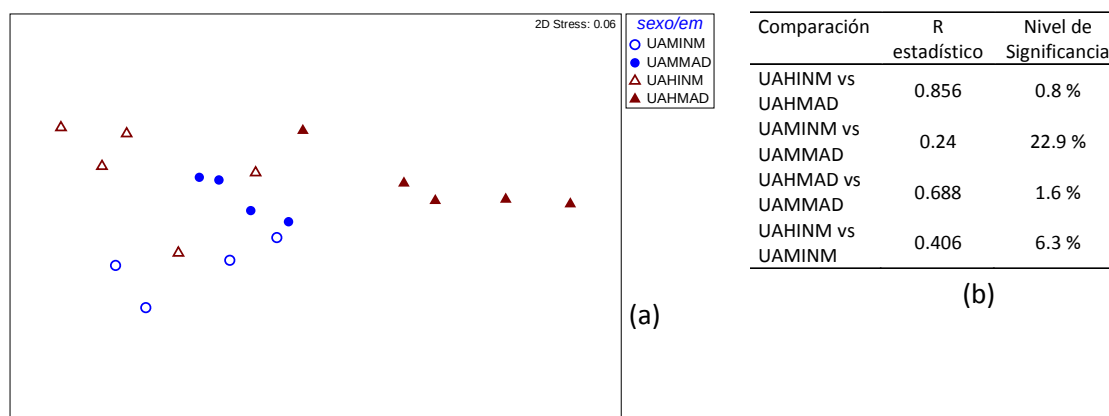


Figura 52. (a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de *Urotrygon aspidura* (UA) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).

De acuerdo a la clasificación de dientes en la especie *Urotrygon aspidura*, los individuos inmaduros y hembras maduras presentan del tipo cúspide redonda (R) (Figs. 53, 55 y 57) y machos maduros cúspide punteada (P) (Fig. 59), en cada sección y dentario superior e inferior. La morfología de los dientes se observa en las figuras 54, 56, 58 y 60.

En la tabla XII se observan los promedios de ancho y altura de los dientes por sexo, estadio de madurez y la sección en el dentario. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los dientes: i) las hembras tienen los dientes más anchos que los machos pero menos altos, $F(2,249)=39.301$, $p<0.00001$; ii) los organismos inmaduros tienen dientes menos anchos y altos que los organismos maduros, no obstante, las hembras maduras tienen los dientes más anchos que los machos maduros pero menos altos, los organismos inmaduros presentan tamaños similares, $F(6, 514)=501.07$, $p<0.00001$.

Se obtuvieron correlaciones de $r= 0.92$; 0.66 ; 0.81 ; para hembra inmadura, hembra madura y macho inmaduro y una correlación débil para macho maduro ($r= 0.08$).

Tabla XII. Promedio de ancho y altura en mm de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de *Urotrygon aspidura*, considerando sexo y estadio de madurez. (M= macho, H= hembra, INM= inmaduro, MAD= maduro, n= número de dientes medidos, promedio±desviación estándar).

Sexo/ Estadio madurez	Superior comisurales derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
MINM	0.43±0.03	0.21±0.04	18	0.55±0.02	0.29±0.01	11	0.42±0.04	0.20±0.01	12
HINM	0.53±0.05	0.17±0.02	15	0.45±0.02	0.23±0.31	17	0.37±0.09	0.20±0.05	10
MMAD	0.66±0.06	0.50±0.06	7	0.70±0.02	0.74±0.07	8	0.69±0.06	0.54±0.07	8
HMAD	0.88±0.06	0.46±0.08	10	0.98±0.03	0.56±0.06	10	0.84±0.03	0.45±0.07	10
Sexo/ Estadio madurez	Inferior comisurales derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
MINM	0.41±0.04	0.18±0.02	7	0.46±0.2	0.22±0.02	12	0.42±0.04	0.20±0.02	11
HINM	0.33±0.02	0.20±0.01	10	0.39±0.04	0.23±0.04	10	0.34±0.03	0.18±0.01	10
MMAD	0.59±0.05	0.54±0.07	10	0.55±0.03	0.63±0.05	13	0.61±0.02	0.60±0.05	13
HMAD	0.83±0.02	0.43±0.04	10	0.75±0.03	0.57±0.05	10	0.80±0.02	0.45±0.03	10

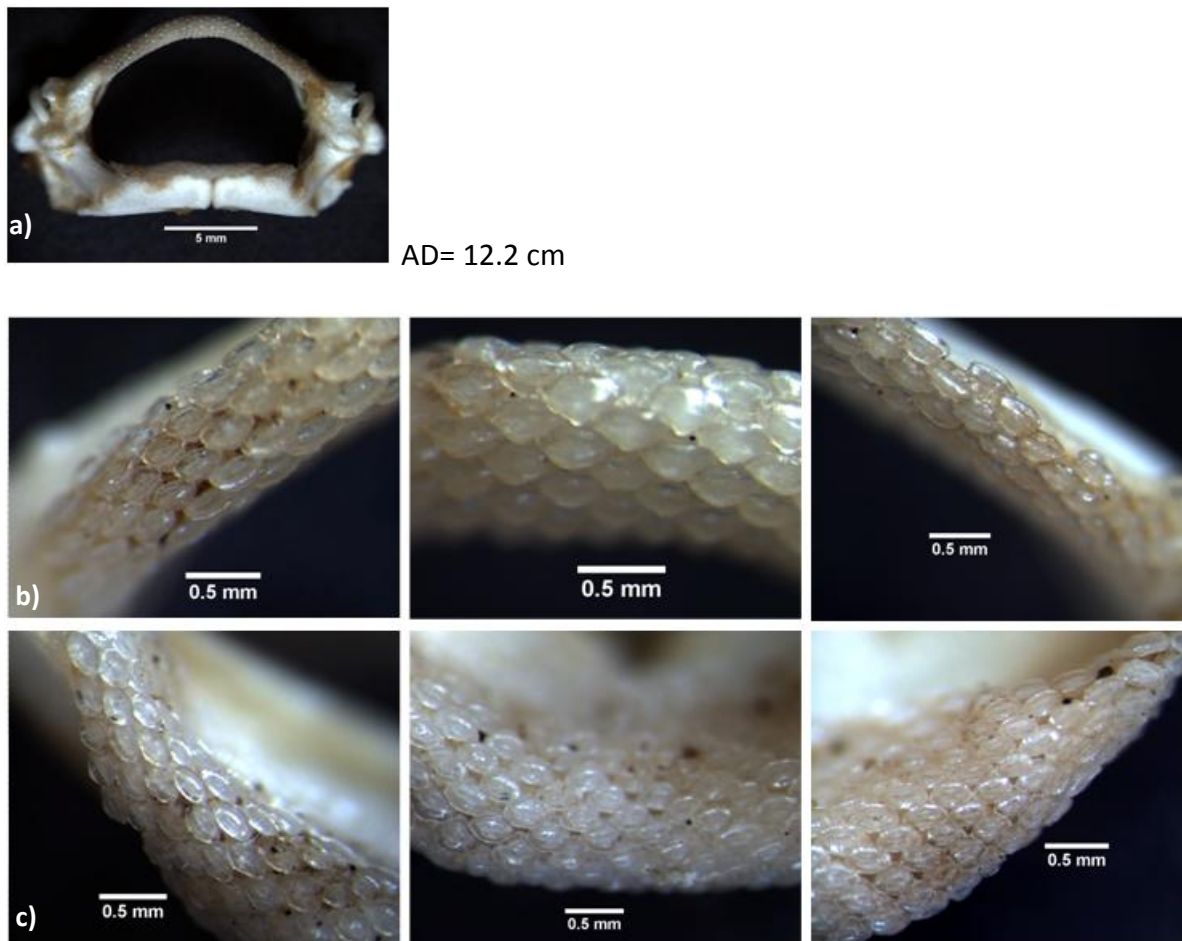
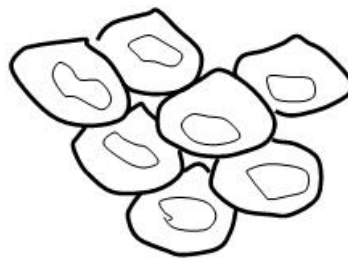


Figura 53. Dientes de una hembra inmadura de *Urotrygon aspidura* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 54. Tipo de dientes de una hembra inmadura de *Urotrygon aspidura* en el Dentario inferior.

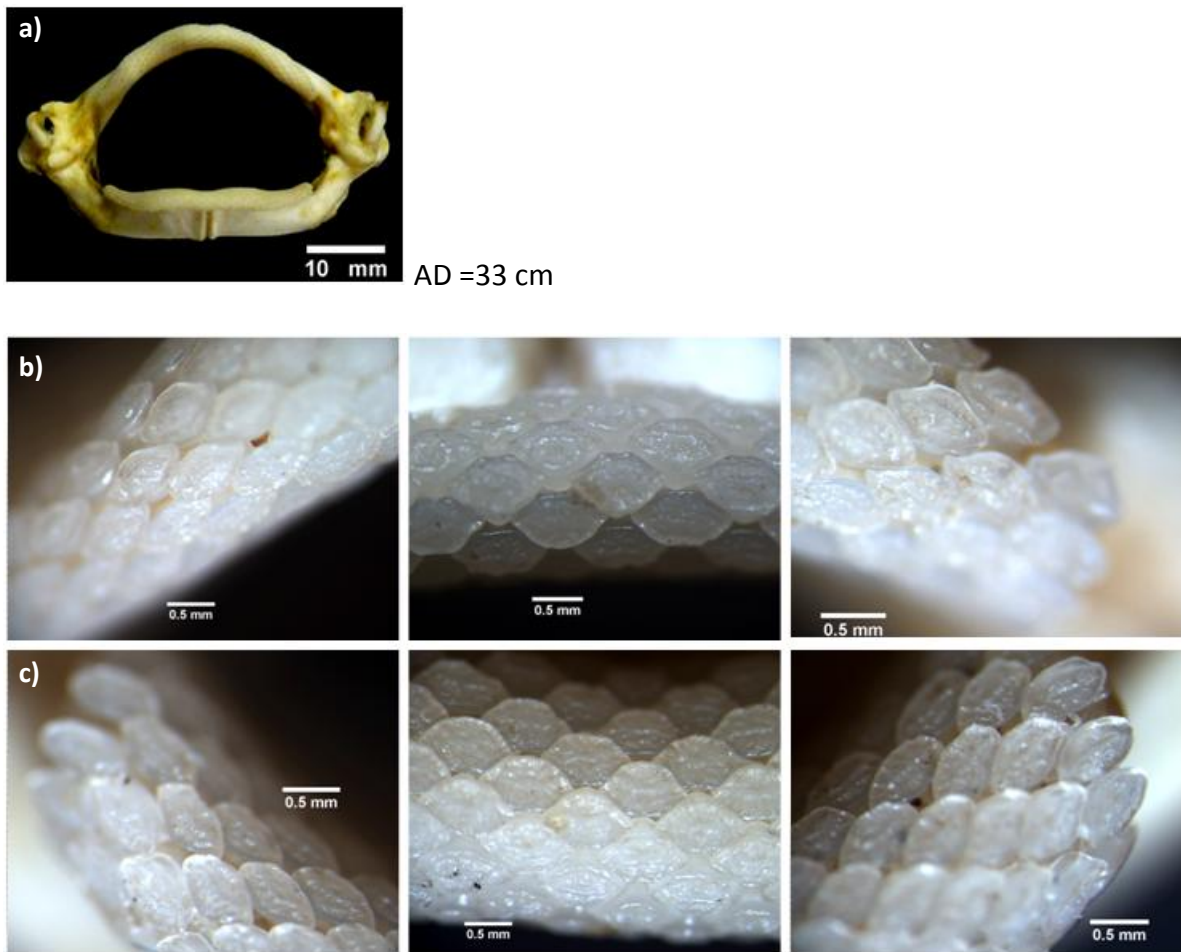
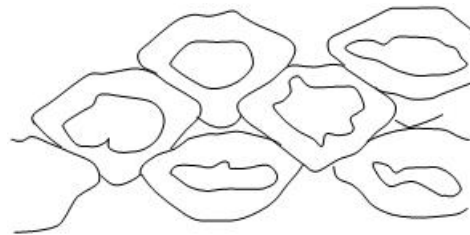


Figura 55. Dientes de una hembra madura de *U. aspidura* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 56. Tipo de dientes de una hembra madura de *Urotrygon aspidura* en el Dentario superior.



AD= 14.4 cm

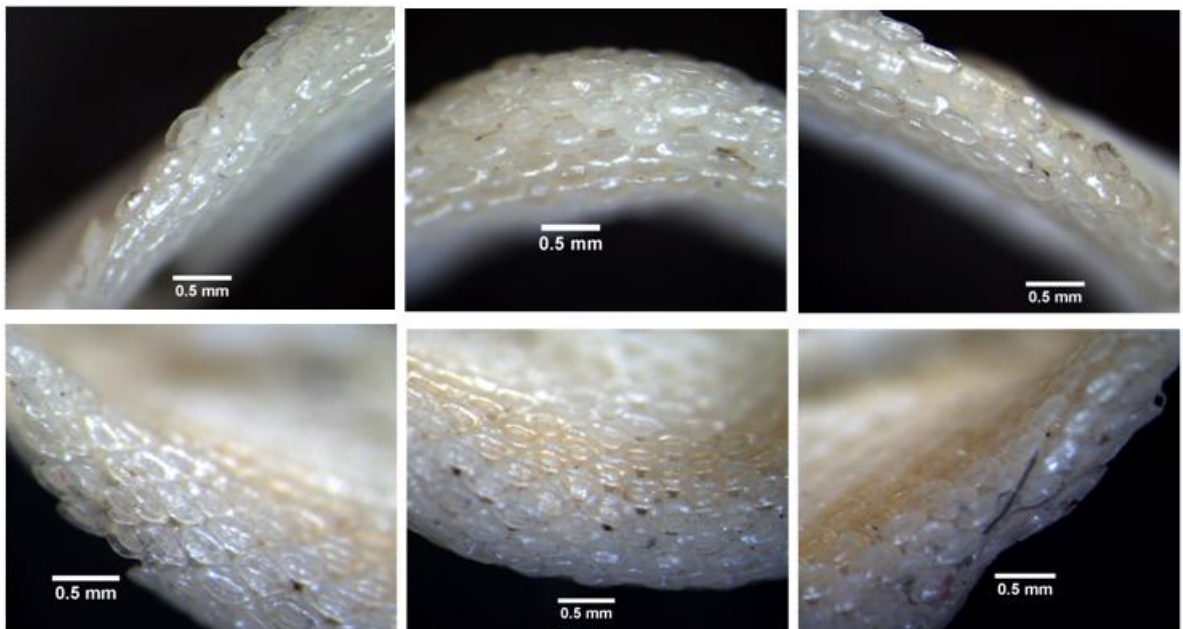


Figura 57. Dientes de un macho inmaduro de *Urotrygon aspidura* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 58. Tipo de dientes de un macho inmaduro de *Urotrygon aspidura* en el Dentario inferior.

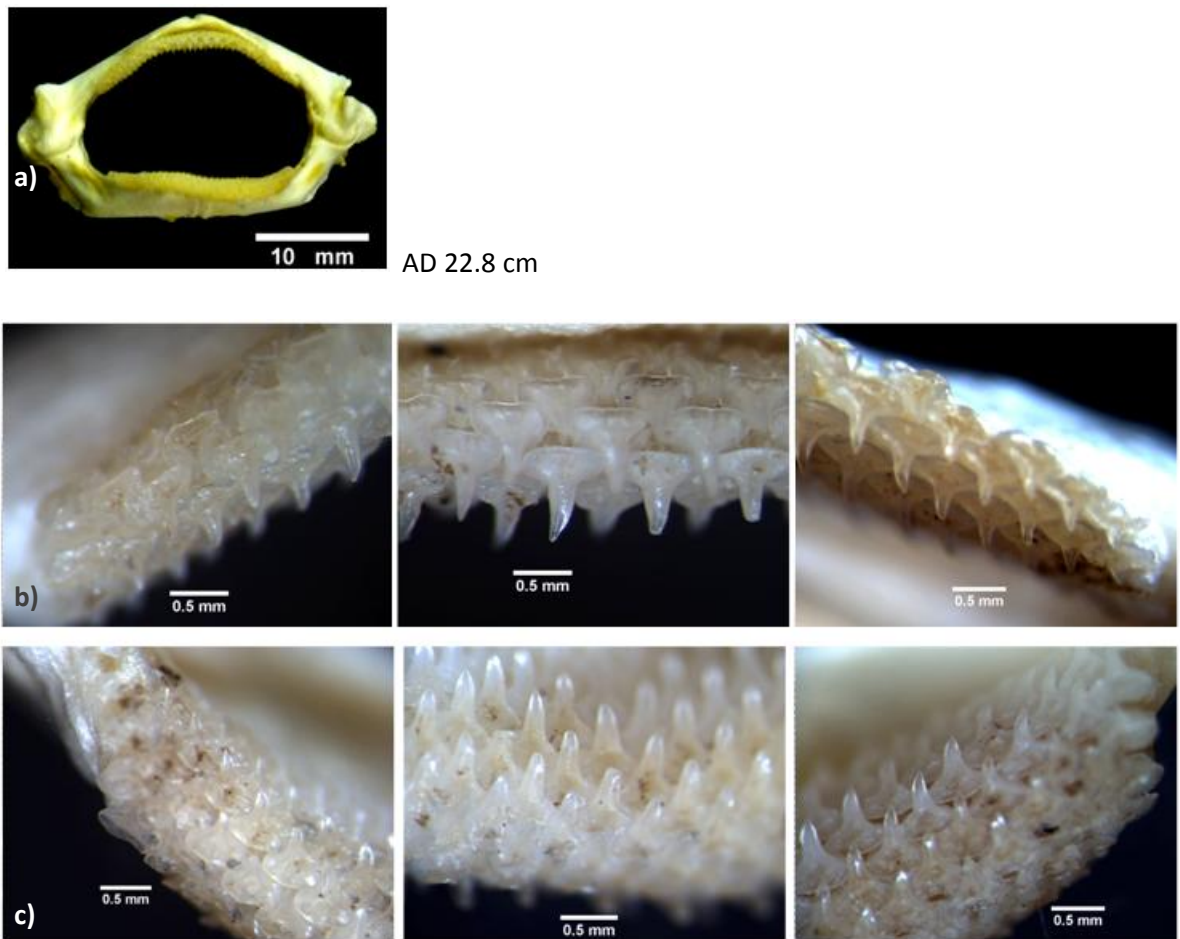


Figura 59. Dientes de un macho inmaduro de *Urotrygon aspidura* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

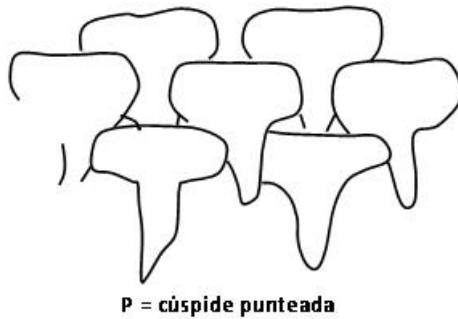


Figura 60. Tipo de dientes de un macho maduro de *Urotrygon aspidura* en el Dentario superior.

II.5.6. DESCRIPCIÓN DE LA DENTICIÓN DE *Urotrygon chilensis*

Las mandíbulas analizadas en la cuantificación de de filas y series corresponden a organismos de 12-21 cm AD. En el dentario superior se observaron 29-41 filas y 12-22 series, 348-902 dientes en las hembras y 490-738 en los machos. En el dentario inferior 20-44 filas y 16-24 series; 608-1056 dientes en las hembras y 320-546 en los machos. No se detectaron diferencias estadísticamente significativas en el número de dientes entre sexos, $F(1,36)=1.6017$, $p=0.21379$. Sin embargo, si se observaron diferencias entre dentarios, $F(1,36)=20.677$, $p=0.00006$; hay mayor cantidad de dientes en el dentario inferior que en el superior.

En la tabla XIII, se detalla el número por cada sección en dentario superior e inferior considerando sexo y estadio de madurez, se observan diferencias entre estadios de madurez. El MDS muestra dos grupos, los organismos maduros y los organismos inmaduros. Dentro de cada grupo se separan machos y hembras (Fig. 61a), lo cual concuerda con el ANOSIM (Fig. 61b).

Tabla XIII. Número de filas y series en dentario superior e inferior de *Urotrygon chilensis* separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez. (C-der= Comisural derecha, Sinf= sinfisiales, C-izq = comisural izquierda, M= machos; H= hembras, INM= inmaduro, MAD= maduro, AD= ancho de disco en cm).

Sexo/ Estadio madurez	Intervalo de talla (AD)	Dentario superior					Dentario inferior				
		C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series	C-der	Sinf	C-Izq	Total Filas	Total Series
MINM	13-16	17-19	1	17-19	35-39	14-16	14-18	1	15-19	20-38	16-21
HINM	12-16	14-16	1	14-17	29-34	12-18	16-19	1	15-19	32-38	19-24
MMAD	17-19	17-20	1	17-20	35-41	14-18	18	1	19-20	38-39	19-24
HMAD	18-21	17-20	1	17-20	35-41	16-22	18-22	1	36-44	36-44	21-24

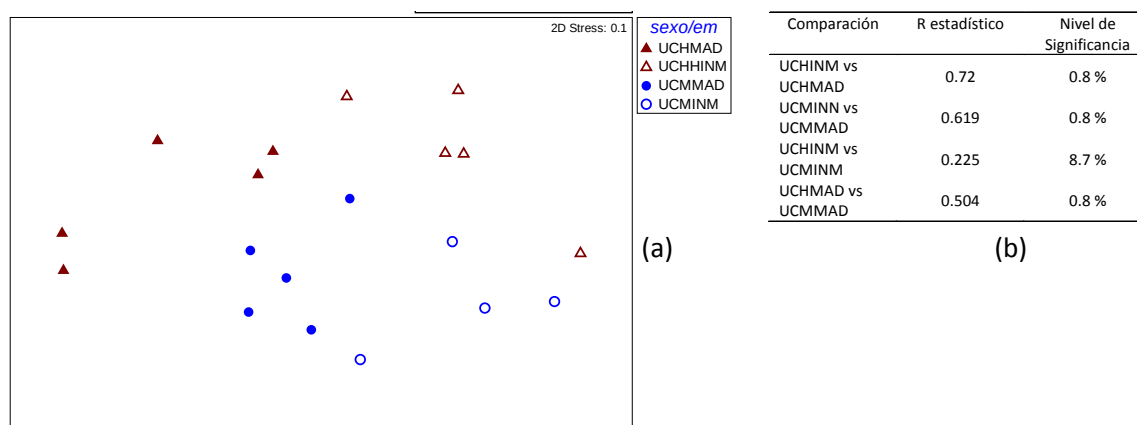


Figura 61. (a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de *Urotrygon chilensis* (UC) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).

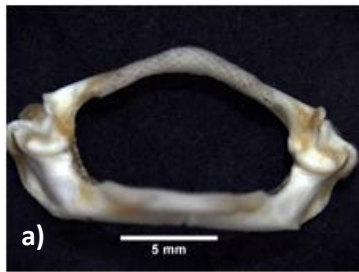
De acuerdo a la clasificación de dientes en la especie *Urotrygon chilensis*, los individuos inmaduros y hembras maduras presentan del tipo cúspide redonda (R) (Figs. 62, 64 y 66) y los individuos maduros cúspide punteada (P) (Fig. 68) en cada sección y dentarios. Sin embargo, se observó un macho inmaduro que se podría considerar que se encuentra en la etapa de transición entre inmaduro y maduro (Fig. 70), presenta ambos tipos de dientes R y P, por lo que se consideraron como Rtr, es decir, cúspides redondas en transición. La morfología de los dientes se observa en las figuras 63, 65, 67, 69 y 71.

En la tabla XIV se observan los promedios de ancho y altura de los dientes por sexo, estadio de madurez y la sección en el dentario. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los dientes: i) los machos tienen los dientes más altos que las hembras $F(2,281)=47.564$, $p<0.00001$; ii) los organismos inmaduros tienen dientes menos anchos y altos que los organismos maduros, $F(6,558)=300.58$, $p<0.00001$, las hembras maduras tienen los dientes más anchos en la mandíbula inferior en las secciones comisurales, los machos en la mandíbula inferior tienen los dientes más anchos que las hembras en la sección sinfisial, $F(30,518)=10.076$, $p<0.00001$; iii) las machos tienen los dientes más altos que las hembras maduras e inmaduras y machos inmaduros, $F(30,518)=10.076$, $p<0.00001$.

Se obtuvieron correlaciones por sexo y estadio de madurez $r = 0.69; 0.79; 0.66; 0.64; 0.87$, hembra inmadura, hembra madura, macho inmaduro, macho maduro en transición y macho maduro, respectivamente, a excepción de los organismos maduros, las correlaciones son bajas.

Tabla XIV. Promedio de ancho y altura en mm, de dientes en el dentario superior e inferior por secciones de *Urotrygon chilensis*, considerando sexo y estadio de madurez. (M= macho, H= hembra, INM= inmaduro, MAD= maduro, tr= transición, n= número de dientes medidos, promedio $\pm$ desviación estándar).

Sexo/ Estadio madurez	Superior comisurales derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
M INM	0.40 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.02	15	0.48 $\pm$ 0.01	0.24 $\pm$ 0.03	12	0.40 $\pm$ 0.05	0.20 $\pm$ 0.02	13
MINMtr	0.47 $\pm$ 0.04	0.23 $\pm$ 0.04	18	0.56 $\pm$ 0.03	0.40 $\pm$ 0.02	5	0.47 $\pm$ 0.07	0.25 $\pm$ 0.04	11
H INM	0.38 $\pm$ 0.05	0.19 $\pm$ 0.03	8	0.49 $\pm$ 0.02	0.28 $\pm$ 0.03	17	0.39 $\pm$ 0.06	0.21 $\pm$ 0.05	17
M MAD	0.61 $\pm$ 0.05	0.57 $\pm$ 0.08	7	0.71 $\pm$ 0.03	0.74 $\pm$ 0.06	13	0.64 $\pm$ 0.06	0.58 $\pm$ 0.09	12
H MAD	0.63 $\pm$ 0.03	0.28 $\pm$ 0.04	10	0.69 $\pm$ 0.03	0.41 $\pm$ 0.03	10	0.60 $\pm$ 0.05	0.27 $\pm$ 0.04	10
Sexo/ Estadio madurez	Inferior comisurales derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
			11						
M INM	0.44 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.01	2	0.5 $\pm$ 0.04	0.27 $\pm$ 0.02	22	0.44 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.01	10
MINMtr	0.45 $\pm$ 0.03	0.24 $\pm$ 0.02	10	0.53 $\pm$ 0.03	0.38 $\pm$ 0.04	15	0.47 $\pm$ 0.03	0.26 $\pm$ 0.03	10
H INM	0.42 $\pm$ 0.04	0.23 $\pm$ 0.03	10	0.48 $\pm$ 0.02	0.27 $\pm$ 0.02	14	0.41 $\pm$ 0.04	0.21 $\pm$ 0.02	13
M MAD	0.50 $\pm$ 0.02	0.52 $\pm$ 0.04	9	0.73 $\pm$ 0.05	0.77 $\pm$ 0.05	9	0.51 $\pm$ 0.02	0.48 $\pm$ 0.06	9
H MAD	0.60 $\pm$ 0.05	0.03 $\pm$ 0.04	10	0.68 $\pm$ 0.02	0.39 $\pm$ 0.04	14	0.60 $\pm$ 0.03	0.27 $\pm$ 0.02	10



AD = 12.0 cm

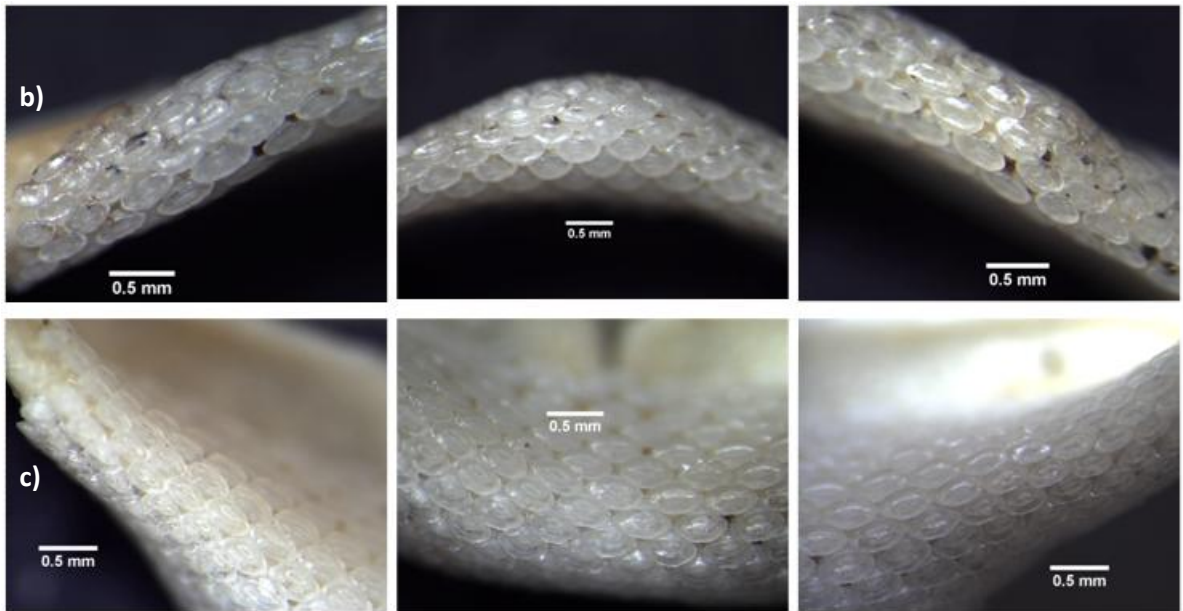


Figura 62. Dientes de una hembra inmadura *Urotrygon chilensis* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

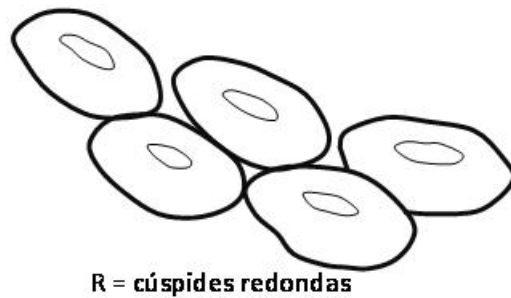


Figura 63. Tipo de dientes de una hembra inmadura de *Urotrygon chilensis* en el dentario inferior.

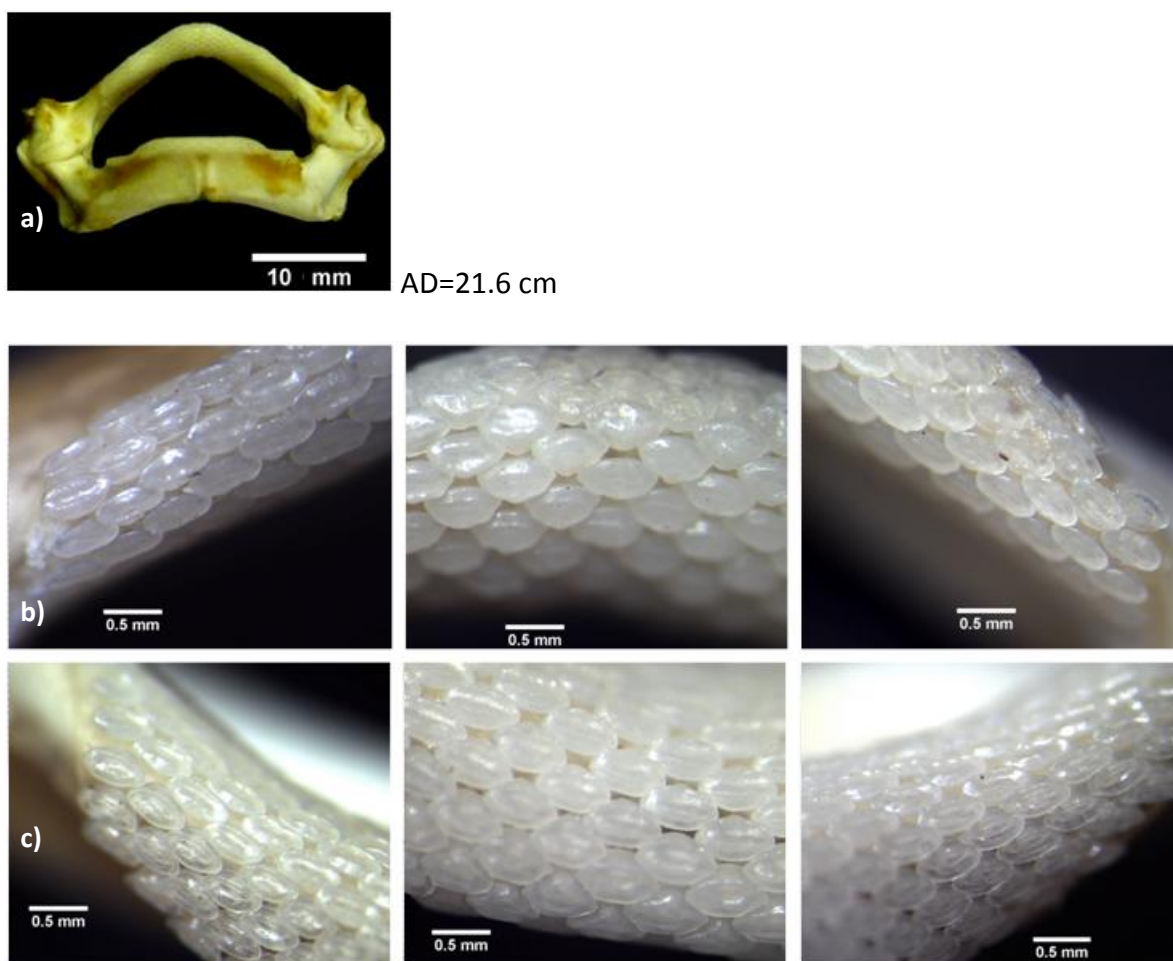
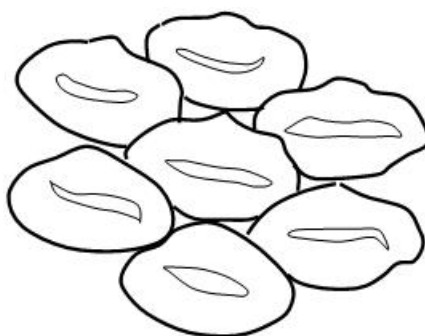


Figura 64. Dientes de una hembra madura de *Urotrygon chilensis* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 65. Tipo de dientes de una hembra madura de *Urotrygon chilensis* en el Dentario inferior.

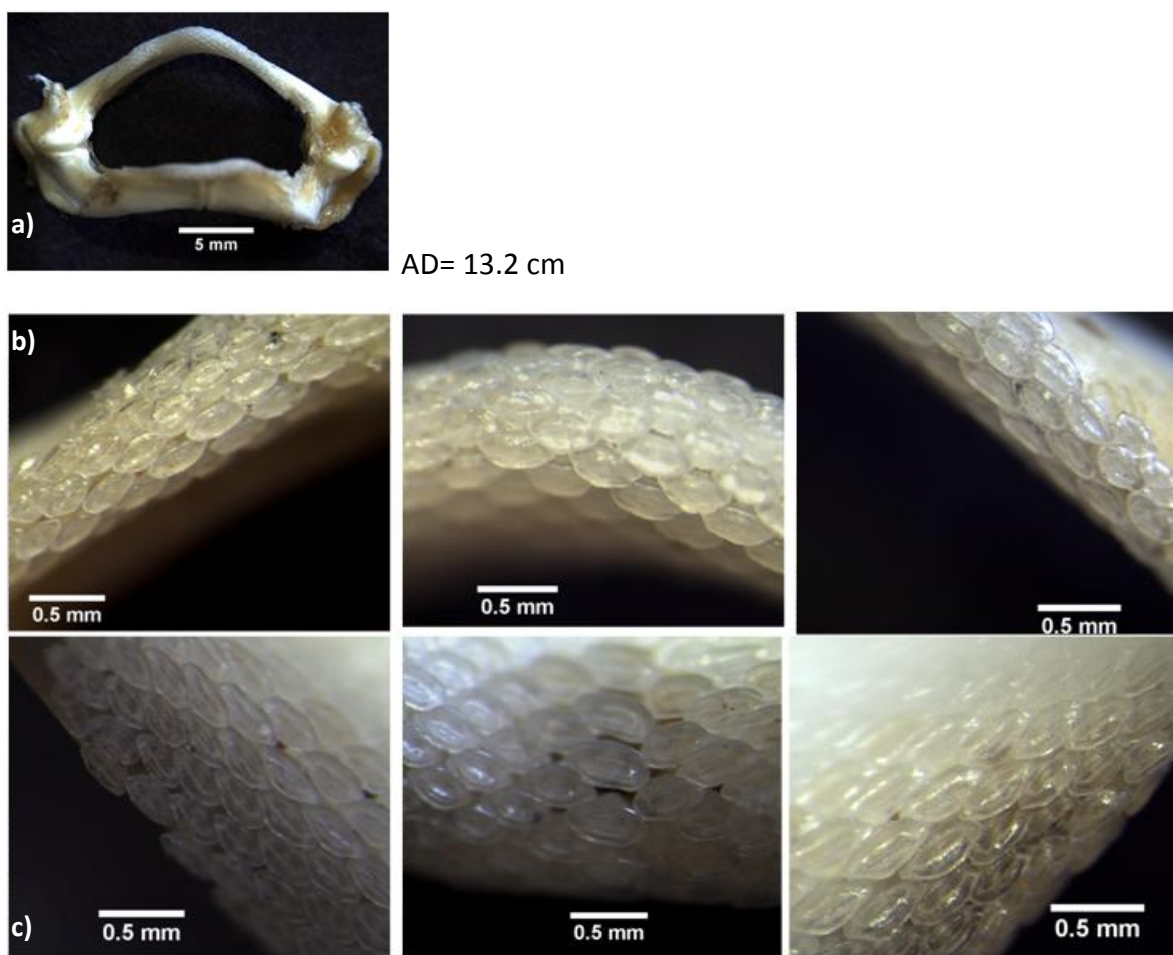


Figura 66. Dientes de un macho inmaduro de *Urotrygon chilensis* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

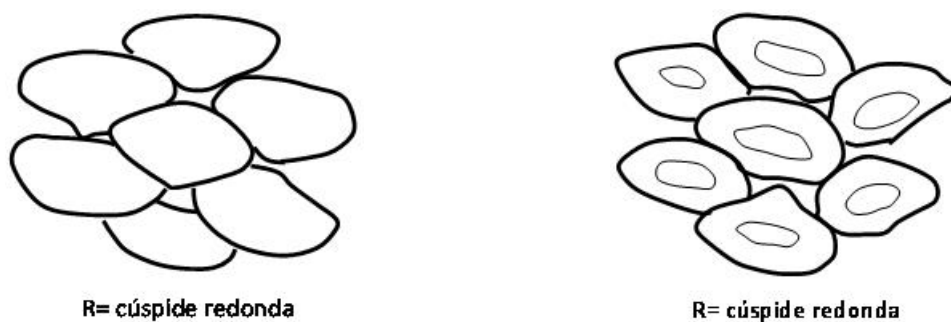


Figura 67. Tipo de dientes de un macho inmaduro de *Urotrygon chilensis*.

a) Dentario superior; b) Dentario inferior

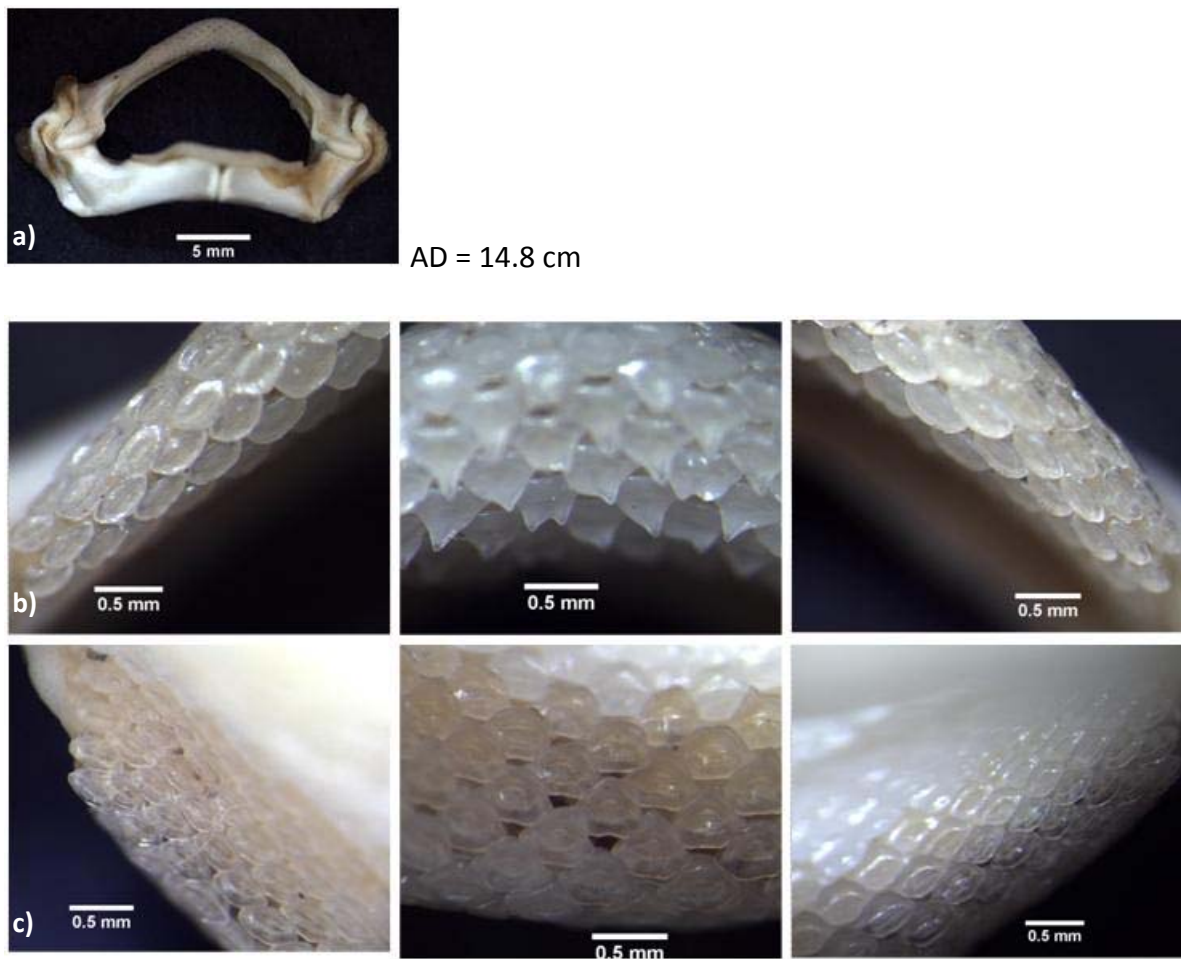


Figura 68. Dientes de un macho inmaduro en transición *Urotrygon chilensis* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.

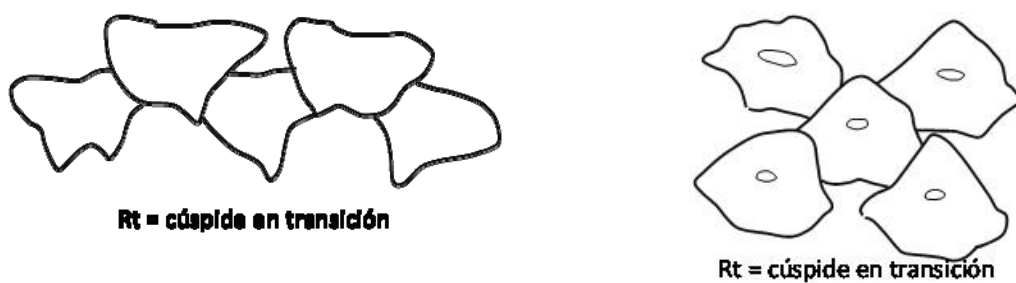


Figura 69. Tipo de dientes de un macho inmaduro en transición hacia maduro de *Urotrygon chilensis*. a) dentario superior, b) dentario inferior



AD= 19.2 cm

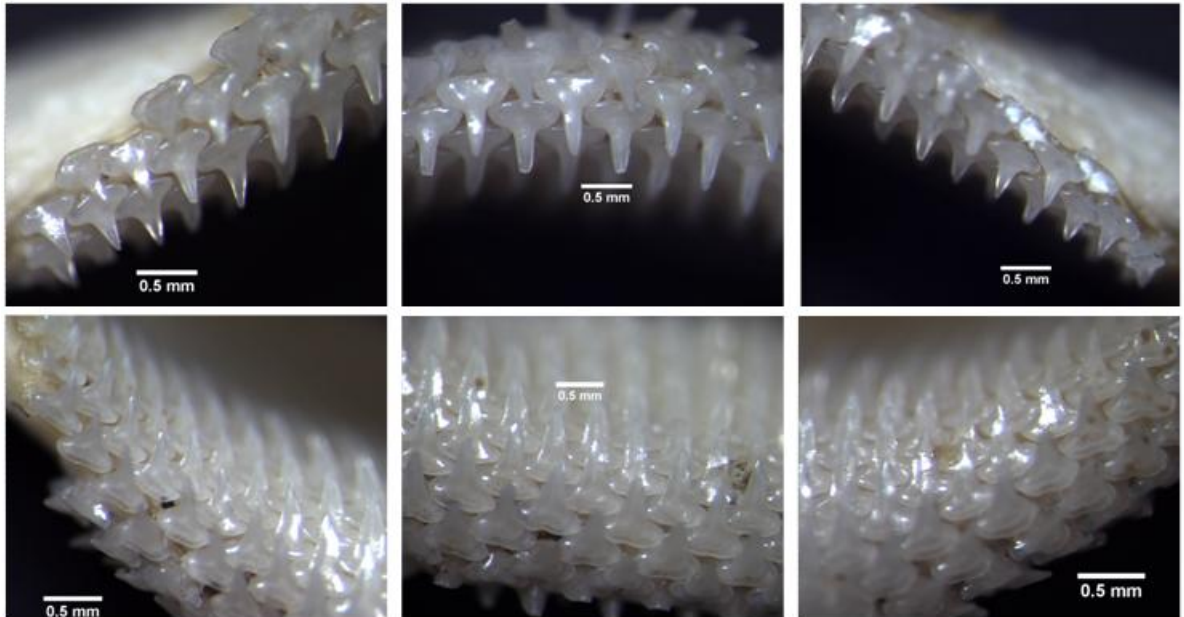


Figura 70. Dientes de un macho maduro de *Urotrygon chilensis* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



P = cúspide punteada

Figura 71. Tipo de dientes de un macho maduro de *Urotrygon chilensis* en el Dentario superior.

II.5.7. DESCRIPCIÓN DE LA DENTICIÓN DE *Urotrygon rogersi*

Las mandíbulas analizadas para la cuantificación de filas y series corresponden a organismos de 13-22 cm AD. En el dentario superior se observaron 29-41 filas y 10-22 series; 464-819 dientes en las hembras y 476-738 en los machos. En el dentario inferior 32-44 filas y 19-24 series; 608-966 dientes en las hembras y 608-1056 en los machos. No se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre sexos, $F(1,36)=0.705$, $p=0.406$, sin embargo, se observaron diferencias entre dentarios $F(1,36)=16.634$, $p=0.00024$; el dentario superior tiene menor número de dientes que el dentario inferior.

En la tabla XV, se detalla el número de filas y series por cada sección en dentario superior e inferior considerando sexo y estadio de madurez. El MDS muestra dos grupos, los organismos maduros y los organismos inmaduros. Dentro de cada grupo se separan entre machos y hembras (Fig. 72a), lo cual concuerda con el ANOSIM (Fig. 72b).

Tabla XV. Número de filas y series en dentario superior e inferior de *Urotrygon rogersi* separado por las tres secciones considerando sexo y estadio de madurez. (C-der= Comisural derecha, Sinf= sinfisiales, C-izq = comisural izquierda, M= machos, H= hembras, INM= inmaduro, MAD= maduro, AD= ancho de disco en cm).

Sexo/ Estadio madurez	Intervalo de talla (AD)	Dentario superior					Dentario inferior				
		C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series	C-der	Sinf	C-izq	Total Filas	Total Series
MINM	13-17	15-20	1	18-20	34-41	14-18	17-20	1	16-20	34-42	19-21
HINM	14-15	14-18	1	14-18	29-37	16-37	15-18	1	16-18	32-37	19-21
MMAD	18-20	16-21	1	15-21	32-41	15-18	10-20	1	16-20	32-41	19-23
HMAD	18-22	17-19	1	17-19	35-39	18-21	18-22	1	18-21	37-44	22-24

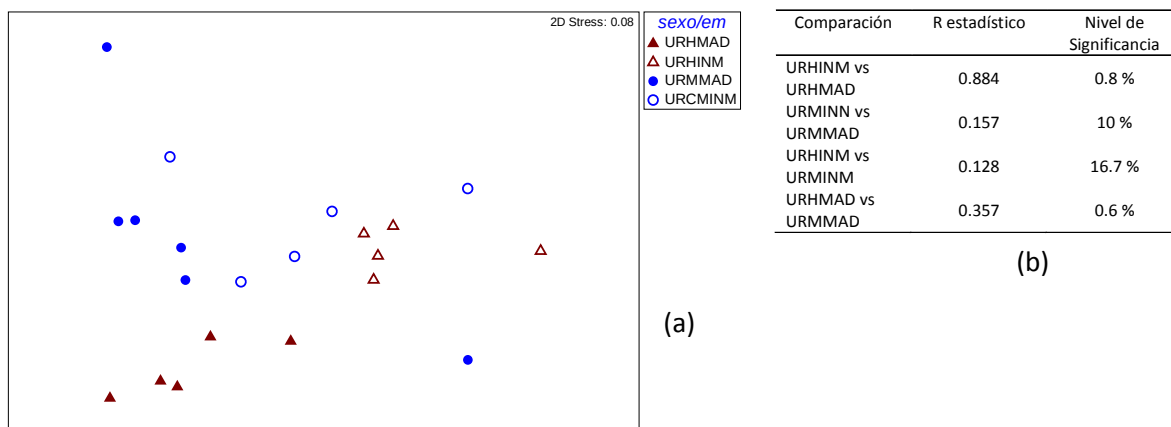


Figura 72. (a) Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) por estadio de madurez de *Urotrygon rogersi* (UR) en función del número de filas y series de dientes utilizando MDS y (b) análisis de similitud (ANOSIM). (INM=inmaduro; MAD= maduro).

De acuerdo a la clasificación de dientes en la especie *Urotrygon rogersi* los individuos inmaduros y hembras maduras presentan del tipo cúspide redonda (R) (Figs. 73, 75 y 77) y los machos maduros cúspide punteada (P) (Fig. 79), en cada sección y dentario. La morfología de los dientes se observa en las figuras 74, 76, 78 y 80.

En la tabla XVI se observan los promedios de ancho y altura de los dientes por sexo, estadio de madurez y la sección en el dentario. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los dientes: i) las hembras tienen los dientes más anchos que los machos y los machos tienen los dientes más altos que las hembras, lambda de Wilks=0.68528, $F(2,279)=64.067$, $p<0.00001$; ii) los organismos inmaduros tienen dientes menos anchos y altos que los organismos maduros; las hembras maduras tienen los dientes más anchos que el resto; y los machos maduros más altos, lambda de Wilks=0.06847, $F(6,554)=260.53$, $p<0.00001$; iii) los machos tienen los dientes más altos que las hembras (maduras e inmaduras) y machos inmaduros, lambda de Wilks=0.476, $F(30,514)=7.6888$, $p<0.00001$; y iv) en la mandíbula inferior en la sección sinfisial, los machos maduros tienen los dientes más anchos que las hembras y menos anchos en las secciones comisurales, en cambio las hembras en ambas mandíbulas presentan tamaños similares y los machos maduros en ambas mandíbulas en las tres secciones tienen dientes más altos que los organismos inmaduros y

hembras maduras, mismos que presentan un patrón similar (más altos en la sección sinfisial que en las comisurales), lambda de Wilks=0.47644, $F(30,514)=7.688$, $p<0.00001$.

Se obtuvieron correlaciones por sexo y estadio de madurez entre ancho y altura para hembra inmadura, hembras madura, macho inmaduro y macho maduro: $r= 0.61$; 0.65 ; 0.73 ; 0.81 , respectivamente.

Tabla XVI. Promedio de ancho y altura en mm de los dientes en el dentario superior e inferior por secciones de *Urotrygon rogersi*, considerando sexo y estadio de madurez. (M= macho, H= hembra, INM= inmaduro, MAD= maduro, n= número de dientes medidos, promedio±desviación estándar, medida en mm).

Sexo/ Estadio madurez	Superior comisurales derecha			Superior sinfisiales			Superior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
MINM	0.56±0.42	0.31±0.03	11	0.62±0.04	0.35±0.04	10	0.51±0.02	0.33±0.03	13
HINM	0.44±0.05	0.22±0.04	12	0.48±0.02	0.25±0.02	10	0.43±0.06	0.22±0.02	18
MMAD	0.50±0.06	0.50±0.05	13	0.70±0.03	0.76±0.07	6	0.56±0.05	0.54±0.07	14
HMAD	0.66±0.09	0.31±0.06	14	0.71±0.17	0.40±0.04	16	0.62±0.06	0.30±0.04	12
Sexo/ Estadio madurez	Inferior comisurales derecha			Inferior sinfisiales			Inferior comisurales izquierda		
	ancho	altura	n	ancho	altura	n	ancho	altura	n
MINM	0.47±0.05	0.30±0.07	9	0.62±0.03	0.41±0.02	10	0.54±0.05	0.32±0.04	14
HINM	0.41±0.02	0.21±0.03	14	0.50±0.02	0.27±0.02	13	0.39±0.02	0.21±0.01	11
MMAD	0.49±0.03	0.46±0.05	8	0.80±0.03	0.69±0.06	5	0.51±0.01	0.50±0.04	6
HMAD	0.61±0.05	0.30±0.03	15	0.72±0.04	0.38±0.02	17	0.61±0.02	0.30±0.01	13

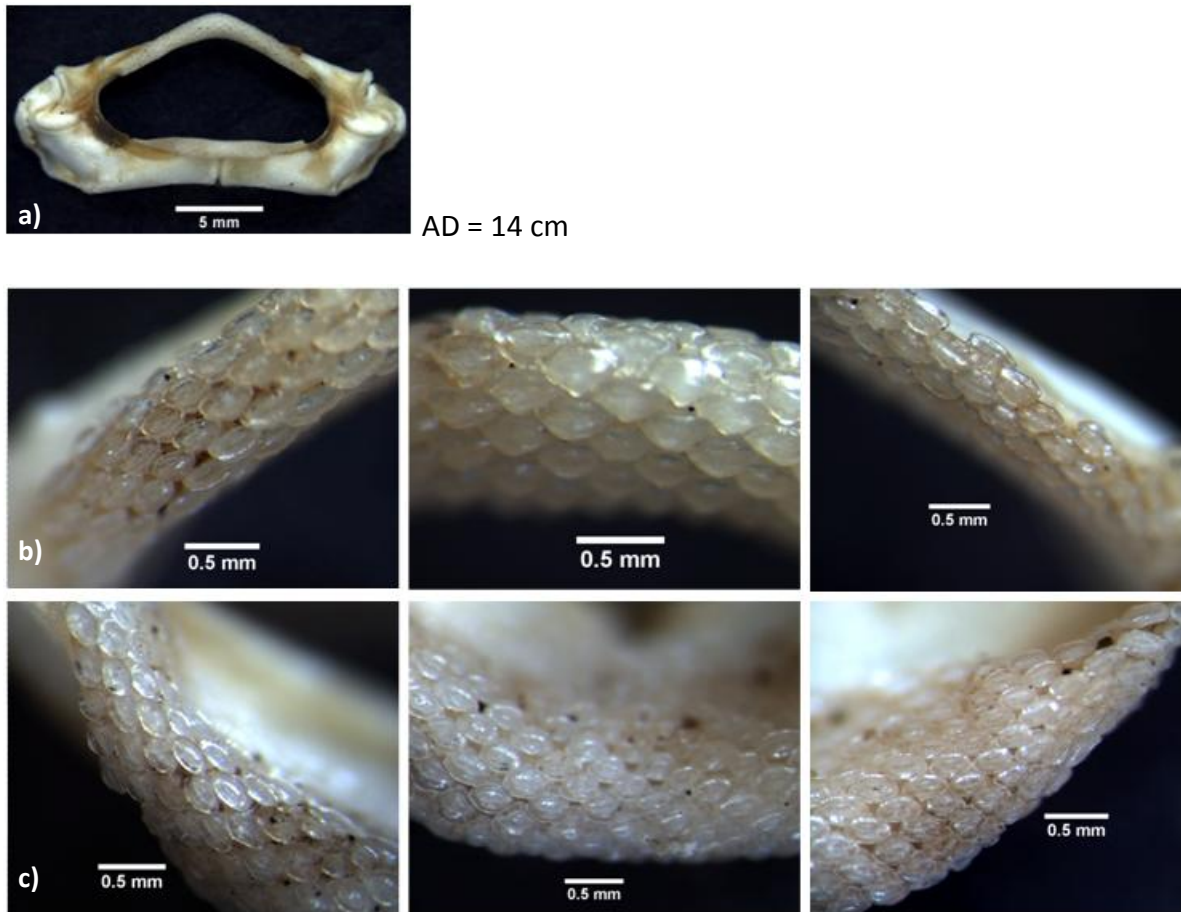
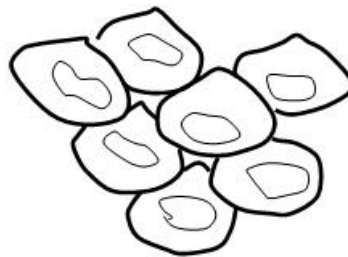


Figura 73. Dientes de una hembra inmadura de *Urotrygon rogersi* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 74. Tipo de dientes de una hembra inmadura de *Urotrygon rogersi* del Dentario inferior.

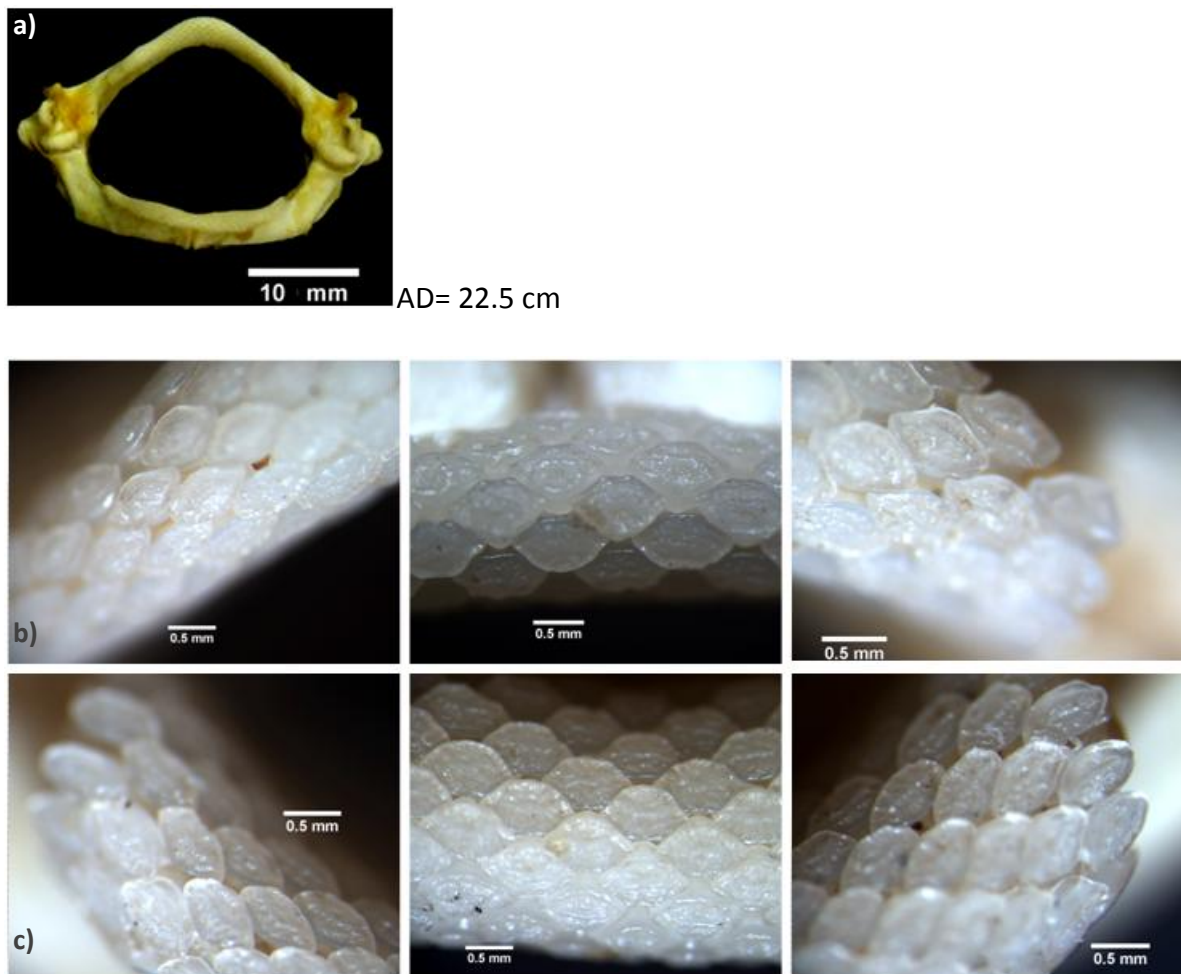
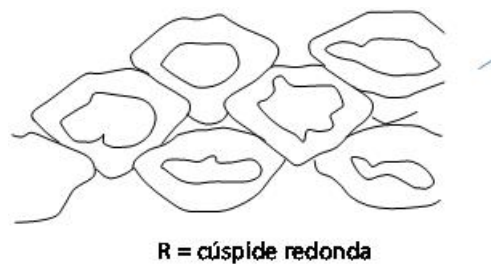


Figura 75. Dientes de una hembra inmadura de *Urotrygon rogersi* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 76. Tipo de dientes de una hembra madura de *Urotrygon rogersi* en el Dentario superior.

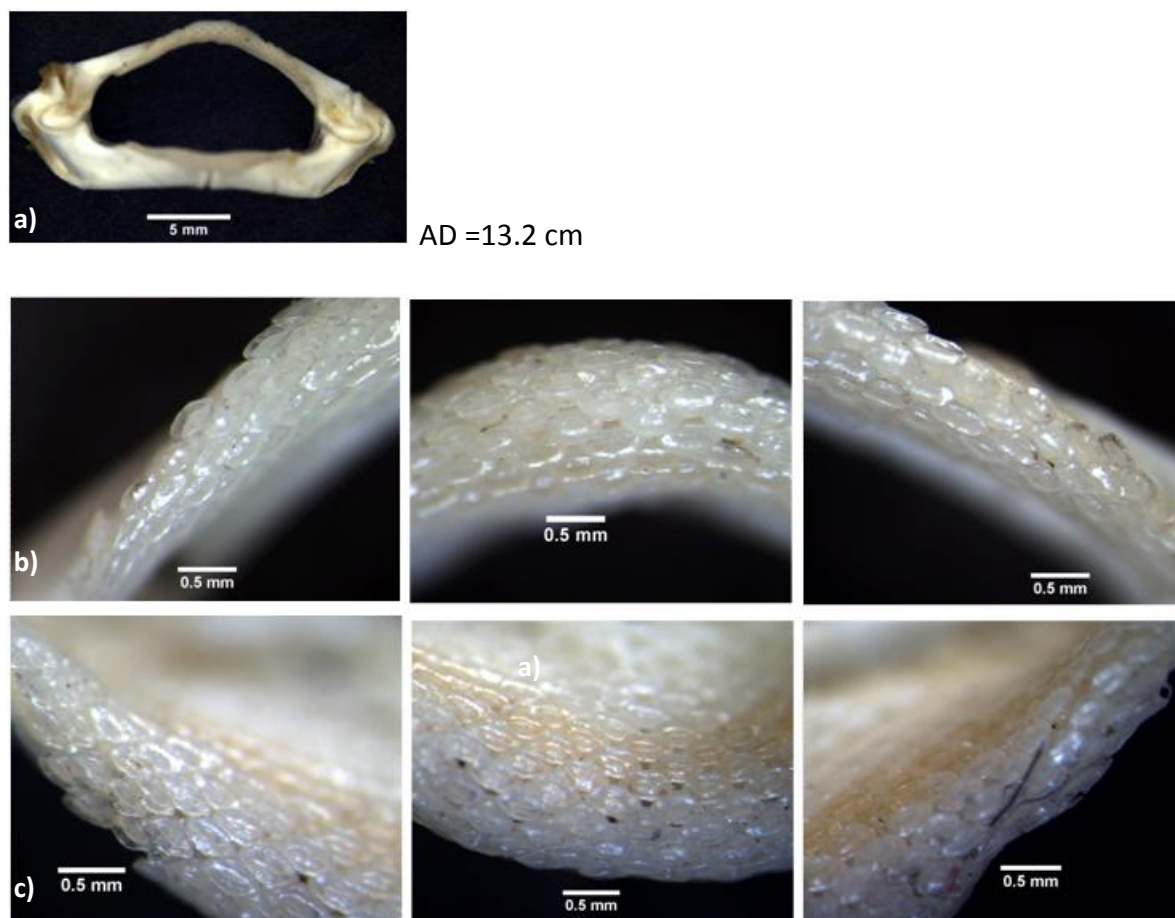
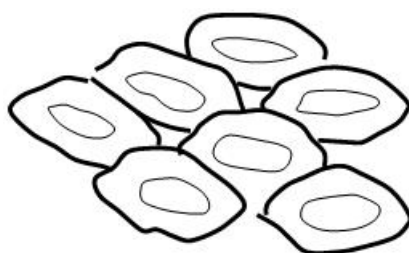


Figura 77. Dientes de un macho inmaduro de *Urotrygon rogersi* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



R = cúspide redonda

Figura 78. Tipo de dientes de un macho inmaduro de *Urotrygon rogersi* en el Dentario inferior.

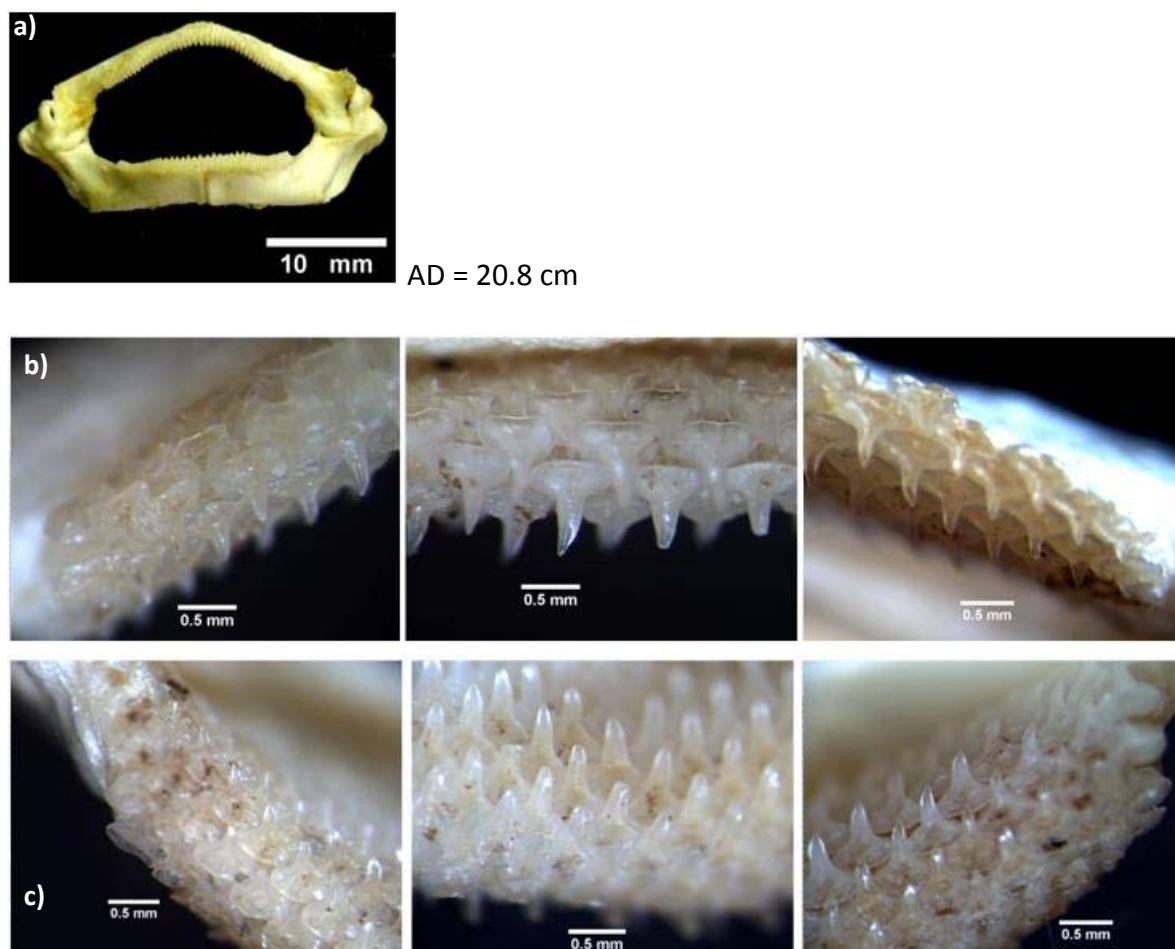


Figura 79. Dientes de un macho maduro de *Urotrygon rogersi* en las tres secciones de los dentarios. a) Mandíbula completa, b) Dentario superior, c) Dentario inferior.



Figura 80. Tipo de dientes de un macho maduro de *Urotrygon rogersi* en el Dentario superior.

II.5.8. COMPARACIÓN INTERESPECÍFICA

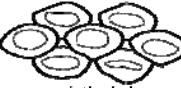
En la figura 81, se observa la comparación del tipo de dientes de las especies entre hembras y machos maduros. Se aprecia que el dimorfismo sexual dental es más evidente dentro de los urotrygonidos. Respecto al número de filas y series de dientes en el dentario superior y dentario inferior entre las especies, se encontraron diferencias estadísticamente significativas, lambda de Wilks=0.7647, $F(12,490)=5.8610$; $p < 0.00001$ (Fig. 82).

Sólo se observaron diferencias en el número de filas entre los dentarios en las especies *Rhinobatos glaucostigma*, *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata*; *Rhinobatos glaucostigma* y *Rhinobatos productus* presentan más filas de dientes en dentario inferior que en el dentario superior, contrario a *Gymnura marmorata* que tiene más filas de dientes en el dentario superior. Los urotrygones presentan un número similar de filas de dientes, menores en cantidad comparado con *Rhinobatos glaucostigma*, *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* (Fig. 82a).

Respecto al número de series de dientes, se observaron diferencias entre ambos dentarios en todas las especies, siendo el dentario inferior donde se aprecia un mayor número de series de dientes, con excepción de *Gymnura marmorata* que presenta un número similar. El género *Urotrygon* tiene un menor número de series con respecto al resto de las especies en los dentario superior e inferior (Fig. 82b).

Por el número de filas y series que se presentan en los dentarios de cada especie, se podría decir que los dentarios de las especies de la familia Urotrygonidae se caracterizan por ser angostos pero profundos; los de Rhinobatidae largos y profundos y Gymnuridae largos y delgados, diferenciándose en tres grupos discretos.

Figura 81. Comparación de la forma de dientes de las especies de batoideos entre hembras y machos maduros sexualmente.

Familia	Especie	Hembras	Machos
Gymnuridae	<i>Gymnura marmorata</i>		
Rhinobatidae	<i>Rhinobatos glaucostigma</i>		
	<i>Rhinobatos productus</i>		
Urotrygonidae	<i>Urobatis halleri</i>		
	<i>Urotrygon aspidura</i>		
	<i>Urotrygon chilensis</i>		
	<i>Urotrygon rogersi</i>		

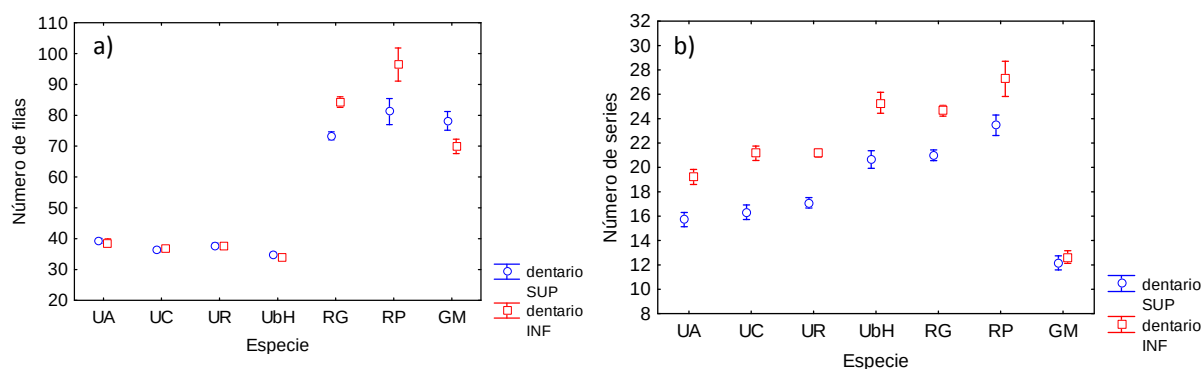


Figura 82. Comparación entre el número de filas y series de dientes en el Dentario superior (SUP) y Dentario inferior (INF) para las especies analizadas. a) Número de filas de dientes, b) Número de series de dientes. (UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*, UbH= *Urobatis halleri*, RG= *Rhinobatos glaucostigma*, GM= *Gymnura marmorata*).

II.5.13. COMPARACIÓN INTERESPECÍFICA POR GÉNERO

Rhinobatos

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en altura y ancho de los dientes entre sexo y estadio de madurez de las especies del género *Rhinobatos*, lambda de Wilks=0.391, $F(12,1264)=63.07$, $p<0.00001$; donde *Rhinobatos glaucostigma* exhibe los dientes más anchos y altos que *Rhinobatos productus* en todas las categorías: hembras y machos, inmaduros y maduros.

Urotrygon

Al comparar el tamaño de los dientes entre las especies del género *Urotrygon*, considerando sexo y estadio de madurez, se encontraron diferencias estadísticas significativas (lambda Wilks=0.63099; $p<0.000001$). De acuerdo a la prueba de Tukey, se observaron dos patrones respecto al tamaño de los dientes por especie; 1) la diferenciación de *Urobatis halleri* respecto a las especies del género *Urotrygon* y 2) diferencias entre *Urotrygon aspidura* con respecto a *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi*. Teniendo así mayor similitud entre las especies más cercanas UC y UR (Tabla XVII).

Tabla XVII. Diferencias entre ancho y altura de los dientes de la familia Urotrygonidae por sexo y estadio de madurez. UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*, UbH= *Urobatis halleri*, H= hembra, M= macho, INM = inmaduro, MAD= maduro.

Sexo/ Estadio madurez	Especie/Medida							
	UA		UC		UR		UbH	
	Ancho	Altura	Ancho	Altura	Ancho	Altura	Ancho	Altura
H-INM	UbH	UC	UbH		UbH	UbH	UA, UC, UR	UA, UR
H-MAD	UC, UR, UbH	UC, UR, UbH	UA, UbH	UA	UA	UA	UA, UC	UA, UR
M-INM	UbH	UC, UbH	UbH	UA	UbH	UbH	UA, UR, UC	UA, UR
M-MAD	UC	UC	UA, UR, UbH	UA, UR, UbH	UC, UbH	UC, UbH	UC, UR	UC, UR

II.5.9. MANDÍBULAS

Se analizaron 129 mandíbulas de las siete especies estudiadas. Se identificaron tres formas típicas mandibulares entre las especies, las cuales pertenecían a dos órdenes taxonómicos y tres familias (Fig. 83). En el orden Rajiformes se encuentran las especies *Rhinobatos productus* y *Rhinobatos glaucostigma* de la familia Rhinobatidae. En el orden Myliobatiformes se encuentran las especies *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi* de la familia Urotrygonidae y *Gymnura marmorata* de la familia Gymnuridae.

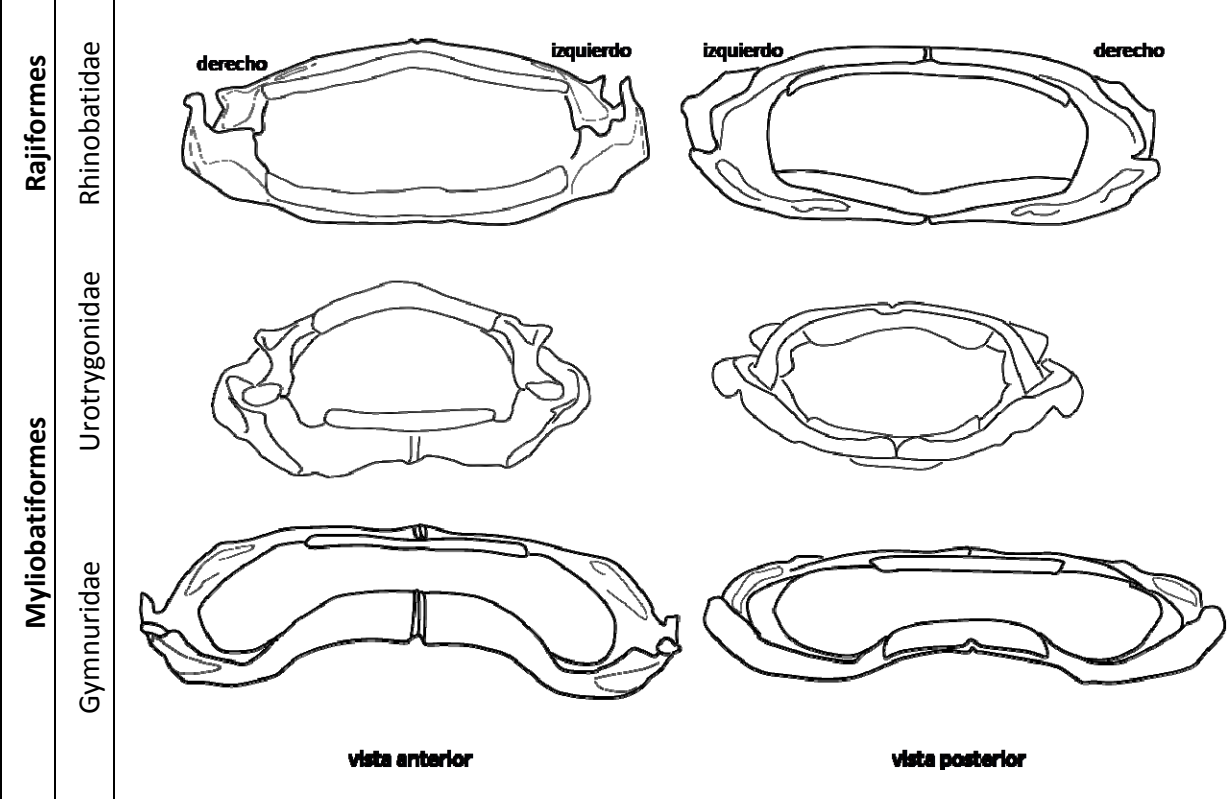


Figura 83. Formas típica mandibulares de las especies estudiadas de acuerdo a su ubicación taxonómica (orden y familia). Vista anterior y posterior.

II. 5.10. ANÁLISIS DISCRIMINANTE RELACIONADO AL TAMAÑO DE LA MANDÍBULA

Se utilizaron las proporciones normalizadas a partir de las 24 medidas morfométricas (enlistadas en la Fig. 14) para determinar diferencias morfológicas respecto al tamaño de la mandíbula entre las siete especies. Se eliminaron 15 variables del análisis discriminante por mostrar una alta correlación pareada ($r \geq 0.7$). Por lo que, para el análisis discriminante se utilizaron las nueve medidas morfométricas restantes, mismas que se observan en la Fig. 84.

Las medidas morfométricas de la mandíbula relacionadas con el tamaño que mejor discriminan entre las especies fueron: LMS, DIMSDER, DIMSIZQ, ALMSIZQ, CCDER, CCIZQ y LIM (Fig. 84 señaladas con asterisco), en su mayoría están asociadas a la mandíbula superior. El modelo que se generó en el análisis discriminante fue estáticamente significativo (Lambda de Wilks = 0.017; $F = 15.061$; g.l. 42,453; $P < 0.001$). En la tabla XVIII se observa que cada variable morfométrica es estadísticamente significativa de acuerdo a los criterios de evaluación del modelo: los valores cercanos a cero obtenidos en el estadístico lambda de Wilks indican que hay una separación de grupos bien definida, la prueba de significancia F-to-remove muestra que existen diferencias significativas, así como la prueba de tolerancia donde se observan que no hay redundancia entre las medidas morfométricas.

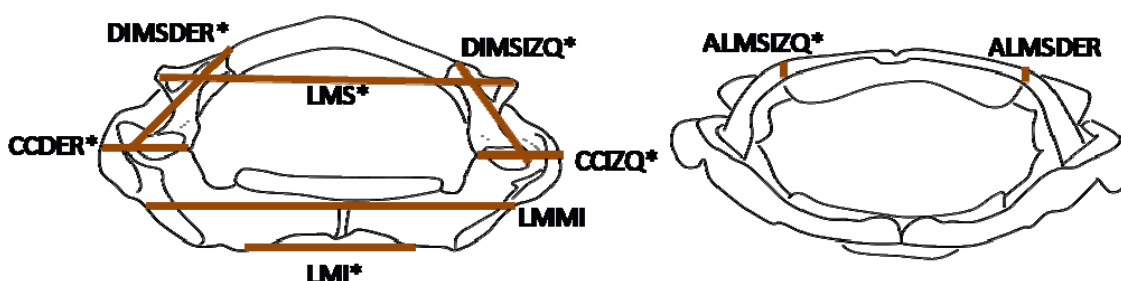


Figura 84. Medidas morfométricas utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre las especies. Se señalan con un asterisco (*) las medidas morfométricas que fueron incluidas en el modelo y que mejor discriminan entre especies. LMS= Longitud mandibular superior, LIM= Longitud inferior mandibular, LMMI= Longitud mandibular media inferior, DIMSDER= Longitud entre mandíbula superior y distancia media de la mandíbula derecha, DIMSIZQ= Longitud entre mandíbula superior y distancia media de la mandíbula izquierda, ALMSIZQ= Alto de la mandíbula superior izquierda, ALMSDER= Alto de la mandíbula superior derecha, CCDER= Longitud de comisura derecha, CCIZQ= Longitud comisura izquierda.

Tabla XVIII. Medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula que se incluyeron en el modelo para discriminar entre las siete especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis. LMS= Longitud mandibular superior, LIM= Longitud inferior mandibular, DIMSDER= Longitud entre mandíbula superior y distancia media de la mandíbula derecha, DIMSIZQ= Longitud entre mandíbula superior y distancia media de la mandíbula izquierda, ALMSIZQ= Alto de la mandíbula superior izquierda, CCDER = Longitud de comisura derecha, CCIZQ= Longitud comisura izquierda.

Medida morfométrica	Lambda de Wilks	F- to remove	P	Tolerancia
LMS	0.178	4.539	< 0.001	0.956
DISMSIZQ	0.053	4.390	<0.001	0.788
DIMSDER	0.039	2.916	<0.001	0.790
ALMSIZQ	0.029	4.084	<0.001	0.887
CCIZQ	0.023	10.426	<0.001	0.783
CCDER	0.020	3.037	<0.001	0.653
LIM	0.017	16.227	<0.001	0.953

Se obtuvieron seis funciones canónicas discriminantes con las siete medidas morfométricas y sus respectivos coeficientes no estandarizados y estandarizados. Las funciones 1 presenta un poder discriminatorio alto (eigenvalor =7.9). La función 1 y 2 presentan valores de correlación canónica altos (>0.8) y la proporción de varianza acumulada fue 94% (Tabla XIX), por lo que fueron utilizadas para la interpretación del análisis. El coeficiente de correlación canónica (R_{Ci}) fue de 0.942 y 0.813 para la primera y segunda funciones, respectivamente.

Tabla XIX. Valores obtenidos de eigenvalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula.

Función discriminante	Eigenvalores	Correlación canónica	Varianza acumulada %
1	7.925	0.942	69
2	2.874	0.816	94
3	0.546	0.594	99
4	0.064	0.246	99.5
5	0.045	0.208	99.9
6	0.009	0.095	100

Se observaron diferencias en la clasificación de las mandíbulas por especies de acuerdo a las medidas morfométricas relacionadas con el tamaño, teniendo que el porcentaje total de clasificación correcto fue casi 70% en la matriz de clasificación y 56% en la matriz de validación cruzada Jackknife (predictiva). Sin embargo, al examinar en que especies se encontraron los mayores porcentajes de error en la clasificación, en ambas matrices se observó que existe concordancia entre las especies del género *Urotrygon* y *Urobatis halleri* (Tabla XX).

Tabla XX. Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para cada especie. Dentro de la matriz se muestra en número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcto (%C). GM= *Gymnura marmorata*, RG= *Rhinobatos glaucostigma*, RP= *Rhinobatos productus*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*, UbH= *Urobatis halleri*.

Matriz de clasificación									Matriz de clasificación de validación cruzada Jackknife								
	GM	RG	RP	UA	UC	UR	UbH	% C		GM	RG	RP	UA	UC	UR	UbH	% C
GM	8	0	0	0	0	0	0	100	GM	8	0	0	0	0	0	0	100
RG	0	14	6	0	0	0	0	70	RG	0	13	6	0	0	1	0	65
RP	0	0	4	0	0	0	0	100	RP	0	3	1	0	0	0	0	25
UA	0	1	0	13	3	0	1	72	UA	0	2	0	10	4	2	0	56
UC	0	0	0	2	12	5	0	63	UC	0	0	0	3	10	0	6	53
UR	0	0	0	0	7	12	2	63	UR	0	0	2	0	10	2	7	63
UbH	0	0	0	1	4	2	12	57	UbH	0	0	0	1	4	12	2	33

Tabla XXI. Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo a la medida morfométrica. Las cifras resaltadas corresponden a los valores extremos. LMS= Longitud mandibular superior, DIMSDER= Longitud entre mandíbula superior y distancia media de la mandíbula derecha, DIMSIZQ= Longitud entre mandíbula superior y distancia media de la mandíbula izquierda, ALMSIZQ= Alto de la mandíbula superior izquierda, CCDER= Longitud de comisura derecha, CCIZQ= Longitud comisura izquierda; LIM= Longitud inferior mandibular.

Medida morfométrica	Funciones canónicas discriminantes estandarizados					
	1	2	3	4	5	6
LMS	0.370	0.159	0.428	0.585	0.270	0.532
DIMSIZQ	-0.447	-0.136	0.372	-0.479	0.664	0.065
DIMSDER	0.079	-0.422	0.368	-0.160	-0.403	0.326
ALMSIZQ	-0.110	-0.247	0.682	0.073	-0.341	-0.618
CCIZQ	0.674	-0.289	-0.292	-0.188	-0.315	0.397
CCDER	0.472	-0.215	-0.069	0.054	0.455	-0.426
LIM	0.437	0.650	0.270	-0.573	0.028	-0.027

Los valores de los coeficientes estandarizados de la primera función indican que DIMSIZQ Y CCIQZ son las medidas morfométricas relacionadas al tamaño que están discriminando entre las especies. Para la segunda función es DIMSDER (Tabla XXI).

La primera función canónica separa a *Gymnura marmorata* del resto de las especies. La segunda función canónica separa a *Rhinobatos productus* y *Rhinobatos glaucostigma*. No es clara la separación entre las especies del genero *Urotrygon* y *Urobatis halleri* (Fig. 85). Los valores promedio de la puntuación canónica de los grupos para la primera función fueron *Gymnura marmorata*=9.609, *Rhinobatos glaucostigma*= -0.521, *Rhinobatos productus*= -0.254, *Urotrygon aspidura*= -0.997, *Urotrygon chilensis*= -1.007, *Urotrygon rogersi*= -0.279, *Urobatis halleri*= -0.279. Para la segunda función canónica fue *Gymnura marmorata*= 0.108, *Rhinobatos glaucostigma*= -2.922, *Rhinobatos productus*= -2.653, *Urotrygon aspidura*= 0.778, *Urotrygon chilensis*= 0.565, *Urotrygon rogersi*= 0.261, *Urobatis halleri*= 1.998.

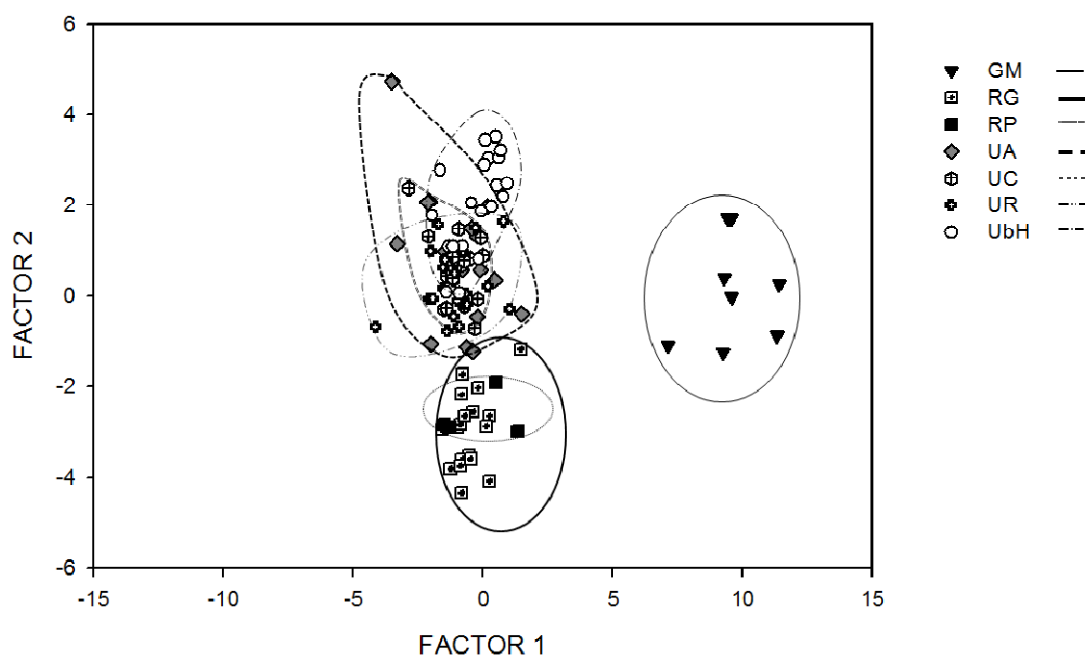


Figura 85. Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando las proporciones morfométricas relacionadas al tamaño de la mandíbula entre las especies *Gymnura marmorata* (GM), *Rhinobatos glaucostigma* (RG), *Rhinobatos productus* (RP), *Urobatis halleri* (UbH), *Urotrygon aspidura* (UA), *Urotrygon chilensis* (UC) y *Urotrygon rogersi* (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie.

II.5.11. ANÁLISIS DISCRIMINANTE RELACIONADO ÁREAS DE INSERCIÓN MUSCULAR

Para tratar de diferenciar morfológicamente a las especies se utilizaron las proporciones normalizadas a partir de las áreas de inserción muscular de las mandíbulas calculadas (Fig. 15). Las áreas de inserción muscular que mejor discriminan entre las especies fueron: IM1, IM2, IM3, IM5, IM6, con excepción de IM4, todas las medidas resultaron estar en el modelo obtenido, el cual fue estadísticamente significativo (Lambda de Wilks = 0.023; $F=12.933$; g.l. 30,246; $P<0.001$). Las áreas de inserción muscular que se incluyen en el modelo se observan en la figura 86 señaladas con un asterisco.

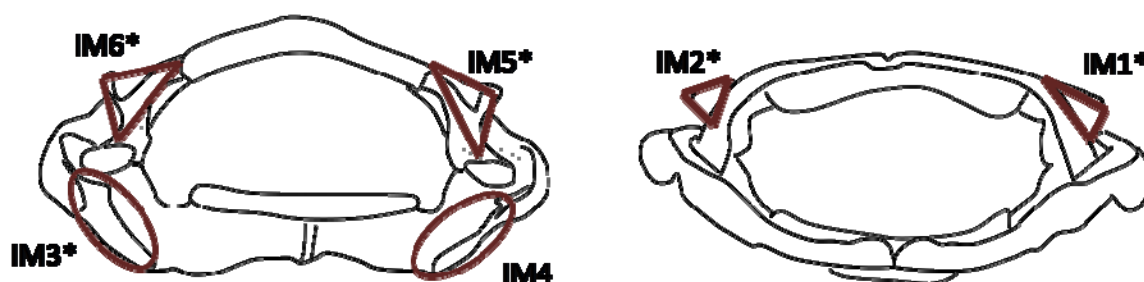


Figura 86. Áreas de inserción muscular utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre las especies. Se señalan con un asterisco (*) las áreas de inserción muscular que se incluyeron en el modelo y que mejor discriminan entre especies. IM1= Inserción muscular mandíbula superior derecha, IM2= Inserción muscular mandíbula superior izquierda, IM3= Inserción muscular mandíbula inferior derecha, IM4= inserción muscular mandíbula inferior izquierda, IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda, IM6= Inserción muscular mandíbula superior izquierda.

En la tabla XXII se observa que cada área de inserción muscular es estadísticamente significativa de acuerdo a los criterios de evaluación del modelo. Los valores cercanos a cero obtenidos por el estadístico lambda de Wilks indican que hay una separación de grupos bien definida, aunque para IM5 es 0.226. De acuerdo a la prueba de significancia F-to-remove todas las áreas de inserción mostraron $P < 0.0001$. La prueba de tolerancia solo IM1 presenta

cercanos a 0.80, el resto de las áreas de inserción presentaron valores entre 0.50-0.30, lo cual indica que existe cierta redundancia dentro del modelo.

Tabla XXII. Áreas de inserción muscular (IM) de la mandíbula que se incluyeron en el modelo para discriminar entre las siete especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis. IM1= Inserción muscular mandíbula superior derecha, IM2= Inserción muscular mandíbula superior izquierda, IM3= Inserción muscular mandíbula inferior derecha, IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda, IM6= Inserción muscular mandíbula superior izquierda.

IM	lambda de Wilks	F- to remove	P	Tolerancia
IM5	0.226	16.513	< 0.001	0.321
IM6	0.088	7.533	<0.001	0.332
IM3	0.053	17.047	<0.001	0.533
IM1	0.038	22.766	<0.001	0.784
IM2	0.023	6.772	<0.001	0.449

Se obtuvieron cinco funciones canónicas discriminantes con las siete medidas morfométricas y sus respectivos coeficientes no estandarizados y estandarizados. Las funciones 1 y 2 presentan valores de correlación canónica altos (>0.8) y la proporción de varianza acumulada fue 96% (Tabla XXIII), por lo que fueron utilizadas para la interpretación del análisis. El coeficiente de correlación canónica (R_{Ci}) fue de 0.951 y 0.808 para la primera y segunda funciones, respectivamente.

Tabla XXIII. Valores obtenidos de eigenvalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando áreas de inserción muscular de la mandíbula.

Función discriminante	Eigenvalor	Correlación canónica	Varianza acumulada %
1	9.485	0.951	80
2	1.882	0.808	96.3
3	0.366	0.518	99.4
4	0.068	0.252	100
5	0.001	0.033	100

Se observaron diferencias en la clasificación de las mandíbulas por especies de acuerdo a las áreas de inserción muscular, en donde el porcentaje total de clasificación correcta fue de 75% en la matriz de correlación y casi 65% en la matriz de validación cruzada Jackknife (predictiva). Al comparar los errores en la clasificación de las mandíbulas por especie, en ambas matrices se observaron coincidencias entre las especies *Urotrygon rogersi* y *Urotrygon chilensis*, siendo estas las que mayor error en la clasificación presentaron (Tabla XXIV).

Tabla XXIV. Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para cada especie. Dentro de la matriz se muestra el número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcto (%C) GM= *Gymnura marmorata*, RG= *Rhinobatos glaucostigma*, RP= *Rhinobatos productus*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*, UbH= *Urobatris halleri*.

Matriz de clasificación									Matriz de clasificación de validación cruzada Jackknife								
	GM	RG	RP	UA	UC	UR	UbH	% C		GM	RG	RP	UA	UC	UR	UbH	% C
GM	8	0	0	0	0	0	0	100	GM	7	0	0	0	0	0	0	100
RG	1	17	2	0	0	0	0	85	RG	1	17	2	0	0	0	0	85
RP	0	0	4	0	0	0	0	100	RP	0	1	3	0	0	0	0	75
UA	0	1	0	9	1	0	0	90	UA	1	0	0	6	2	1	0	60
UC	0	0	0	0	4	4	0	50	UC	0	0	0	0	2	5	1	25
UR	0	0	0	3	4	4	0	36	UR	0	0	0	5	4	2	0	18
UbH	0	0	0	1	1	1	9	75	UbH	0	0	0	1	1	1	9	75

Los valores de los coeficientes estandarizados de la primera función indican que IM5 e IM1 son las áreas de inserción muscular que discriminan entre especies. Para la segunda función canónica se indican a IM5 e IM2 (Tabla XXV).

Tabla XXV. Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo al área de inserción mandibular (IM). Las cifras resaltadas indican los valores extremos. IM1= Inserción muscular mandíbula superior derecha; IM2= Inserción muscular mandíbula superior izquierda; IM3= Inserción muscular mandíbula inferior derecha; IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda; IM6= Inserción muscular mandíbula superior izquierda.

IM	Funciones canónicas discriminantes estandarizadas				
	1	2	3	4	5
IM5	1.163	0.941	0.675	0.271	0.591
IM6	1.107	0.465	-0.270	-0.436	1.145
IM3	0.941	0.755	-0.057	-0.022	-0.645
IM1	-0.635	0.885	0.079	0.283	0.068
IM2	-0.620	-0.823	-0.372	0.992	-0.201

La primera función canónica separa a *Gymnura marmorata*, *Rhinobatos glaucostigma* y *Rhinobatos productus* del resto de las especies. La segunda función canónica separa a *Urotrygon aspidura* y *Urotrygon rogersi*, sin embargo, no es clara la separación entre las especies del genero *Urotrygon* y *Urobatis halleri* (Fig. 87). Los valores promedio de la puntuación canónica de los grupos para la primera función fueron *Gymnura marmorata*= -2.864, *Rhinobatos glaucostigma*= -3.285, *Rhinobatos productus*= -3.998, *Urotrygon aspidura*= 1.240, *Urotrygon chilensis*= 2.958, *Urotrygon rogersi*= 2.298, *Urobatis halleri*= 3.366. Para la segunda función canónica fue *Gymnura marmorata*= -3.160, *Rhinobatos glaucostigma*= 0.507, *Rhinobatos productus*= 2.985, *Urotrygon aspidura*= -0.842, *Urotrygon chilensis*= 0.243, *Urotrygon rogersi*= -0.041, *Urobatis halleri*= 0.581.

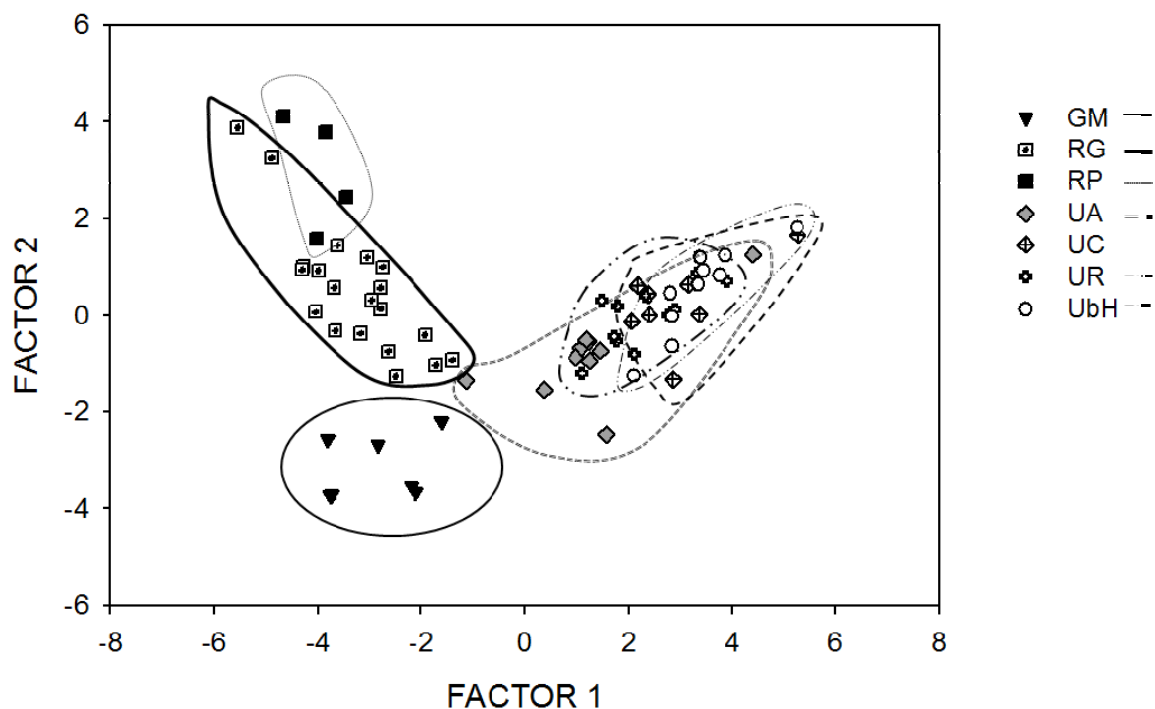


Figura 87. Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando proporciones de las áreas de inserción muscular de la mandíbula entre las especies *Gymnura marmorata* (GM), *Rhinobatos glaucostigma* (RG), *Rhinobatos productus* (RP), *Urobatis halleri* (UbH), *Urotrygon aspidura* (UA), *Urotrygon chilensis* (UC) y *Urotrygon rogersi* (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie.

A pesar de que la prueba de tolerancia sugiere redundancia entre las variables, fue mayor el porcentaje de clasificación de las mandíbulas por especies de acuerdo al área de inserción muscular comparado con las medidas morfométricas. Por lo que, en la siguiente sección se realizó el análisis discriminante considerando las medidas morfométricas relacionadas con el tamaño y las áreas de inserción muscular.

II.5.12. ANÁLISIS DISCRIMINANTE RELACIONADO AL TAMAÑO DE LA MANDÍBULA Y ÁREA DE INSERCIÓN MUSCULAR

De manera complementaria, se realizó un análisis discriminante utilizando las proporciones normalizadas de las medidas morfométricas relacionadas al tamaño (enlistadas en Fig. 14) y las proporciones normalizadas de las áreas de inserción muscular (enlistadas en Fig. 15) de la mandíbula entre las especies. Se emplearon las 24 medidas morfométricas relacionadas al tamaño y seis áreas de inserción muscular, de las cuales se eliminaron 18 variables por mostrar una alta correlación pareada ($r \geq 0.7$), por lo que, el análisis discriminante se realizó con las 12 restantes, las cuales se observan en la figura 88.

Las variables morfométricas y áreas de inserción que se incluyeron dentro del modelo discriminante fueron: LIM, LMMI, LMS, CCDER, CCIZQ, IM5, IM6, IM4, IM2 (Fig. 88 señaladas con un asterisco), tres de las cuatro áreas de inserción corresponden a la mandíbula superior (Cartílago Palatoc cuadrado). El modelo que se generó en el análisis discriminante fue estadísticamente significativo (Lambda de Wilks = 0.008; $F = 13.855$; g.l. 54,478; $P < 0.001$). En la tabla XXVI se observa que cada variable morfométrica es estadísticamente significativa de acuerdo a los criterios de evaluación del modelo: los valores cercanos a cero obtenidos en el estadístico lambda de Wilks indican que hay una separación definida entre los grupos y la prueba de significancia F-to-remove muestra que existen diferencias significativas. Respecto a la prueba de tolerancia indican que en las áreas de inserción existe redundancia entre las variables.

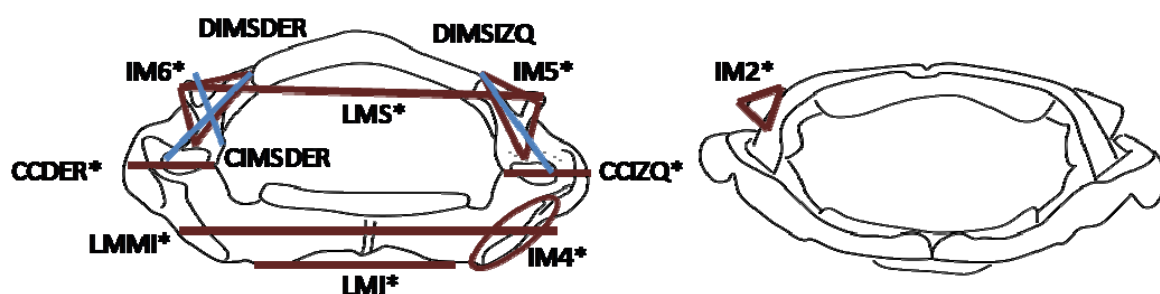


Figura 88. Medidas morfométricas y áreas de inserción utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre las especies. Se señalan con un asterisco (*) las variables morfométricas que fueron incluidas en el modelo y que mejor discriminan entre especies. LMS= Longitud mandibular superior, LIM= Longitud inferior mandibular, LMMI= Longitud mandibular media inferior, CCDER = Longitud de comisura derecha, CCIZQ= Longitud comisura izquierda; IM2= Inserción muscular mandíbula superior izquierda posterior, IM4= Inserción muscular mandíbula inferior izquierda, IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda, IM6= Inserción muscular mandíbula superior derecha, DIMSDER= Longitud entre la mandíbula superior y distancia media de la mandíbula inferior derecha, CIMSDER=Longitud entre comisura y línea media de la mandíbula superior derecha, DIMSIZQ= Longitud entre la mandíbula superior y distancia media de la mandíbula inferior izquierda.

Tabla XXVI. Medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y áreas de inserción muscular que se incluyeron en el modelo para discriminar entre las siete especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis. LMS= Longitud mandibular superior, LIM= Longitud inferior mandibular, LMMI= Longitud mandibular media inferior, CCDER = Longitud de comisura derecha, CCIZQ= Longitud comisura izquierda, IM2= Inserción muscular mandíbula superior izquierda posterior, IM4= Inserción muscular mandíbula inferior izquierda, IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda, IM6= Inserción muscular mandíbula superior derecha.

Medida morfométrica	lambda de Wilks	F- to remove	P	Tolerancia
LIM	0.043	12.752	< 0.001	0.709
LMMI	0.009	2.319	<0.001	0.798
LMS	0.013	4.228	<0.001	0.969
CCDER	0.008	2.169	<0.001	0.696
CCIZQ	0.169	13.465	<0.001	0.650
IM5	0.030	7.503	<0.001	0.451
IM6	0.017	5.721	<0.001	0.284
IM4	0.011	3.584	<0.001	0.389
IM2	0.022	5.435	<0.001	0.400

Se obtuvieron seis funciones canónicas discriminantes con las nueve medidas morfométricas y cuatro áreas de inserción muscular, con sus respectivos coeficientes no estandarizados y estandarizados. La función 1 obtuvo el mayor eigenvalor, la funciones 1 y 2 mostraron valores de correlación canónica altos (>0.9) y la proporción de varianza acumulada fue 92% (Tabla XXVII), por lo que fueron utilizadas para la interpretación del análisis. El coeficiente de correlación canónica (R_{Ci}) fue de 0.943 y 0.904 para la primer y segunda funciones, respectivamente.

Tabla XXVII. Valores obtenidos de eigenvalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y área de inserción muscular.

Función discriminante	Eigenvalor	Correlación canónica	Varianza acumulada %
1	8.106	0.943	59.3
2	4.472	0.904	92.1
3	0.637	0.624	96.8
4	0.319	0.492	99.1
5	0.095	0.295	99.8
6	0.029	0.168	100

Se observaron diferencias en la clasificación de las mandíbulas por especies de acuerdo a las medidas morfométricas relacionadas al tamaño y áreas de inserción, mostrando que el porcentaje total de clasificación correcto fue de casi 75% en la matriz de clasificación y 60% en la matriz de validación cruzada Jackknife (predictiva). No obstante, comparando las especies donde se presentaron mayor cantidad de errores en la clasificación de mandíbulas en ambas matrices, *Urotrygon rogersi* y *Urotrygon chilensis* fueron las especies con menor número de mandíbulas clasificadas correctamente (Tabla XXVIII).

Tabla XXVIII. Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para cada especie. Dentro de la matriz se muestra en número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcta (%C). GM= *Gymnura marmorata*, RG= *Rhinobatos glaucostigma*, RP= *Rhinobatos productus*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*, UbH= *Urobatis halleri*.

Matriz de clasificación									Matriz de clasificación de validación cruzada Jackknife								
	GM	RG	RP	UA	UC	UR	UbH	% C		GM	RG	RP	UA	UC	UR	UbH	% C
GM	7	0	0	0	0	0	0	100	GM	7	0	0	0	0	0	0	100
RG	0	19	1	0	0	0	0	95	RG	0	16	3	0	0	0	1	80
RP	0	0	4	0	0	0	0	100	RP	0	1	3	0	0	0	1	75
UA	0	1	0	14	1	1	0	82	UA	0	1	0	7	5	3	1	41
UC	0	0	0	1	4	8	1	47	UC	0	0	0	3	27	8	1	37
UR	0	0	0	3	4	11	0	52	UR	0	0	1	4	6	9	16	43
UbH	0	0	0	1	0	3	16	80	UbH	0	0	0	0	1	3	9	80

Los valores de los coeficientes estandarizados entre las dos primeras funciones, indican que las áreas de inserción muscular y el lado izquierdo de la mandíbula están discriminando entre las especies. La primera función canónica CCIZQ y IM6. Para la segunda función canónica se indican a IM5 e IM4 (Tabla XXIX).

Tabla XXIX. Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo a la medida morfométrica. Las cifras resaltadas corresponden a los valores extremos. LMS= Longitud mandibular superior, LIM= Longitud inferior mandibular, LMMI= Longitud mandibular media inferior, CCDER = Longitud de comisura derecha, CCIZQ= Longitud comisura izquierda, IM2= Inserción muscular mandíbula superior izquierda posterior, IM4= Inserción muscular mandíbula inferior izquierda, IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda, IM6= Inserción muscular mandíbula superior derecha.

Medida morfométrica/IM	Funciones canónicas discriminantes estandarizados					
	1	2	3	4	5	6
LIM	0.504	0.617	0.470	0.149	0.247	0.277
LMMI	-0.055	0.284	-0.358	-0.381	0.328	-0.007
LMS	0.296	0.060	0.311	0.602	-0.401	0.154
CCDER	0.319	0.152	0.007	-0.446	-0.445	0.240
CCIZQ	0.803	-0.254	-0.437	0.133	0.204	-0.485
IM5	-0.110	0.879	0.159	-2.81	-0.661	-0.711
IM6	-0.282	0.875	-0.532	0.634	-0.334	-1.139
IM4	0.059	-0.473	0.840	0.144	0.305	0.556
IM2	0.402	-0.161	-1.045	-0.376	-0.410	0.616

La primera función canónica separa a *Gymnura marmorata*, *Rhinobatos glaucostigma* y *Rhinobatos productus* del resto de las especies. La segunda función canónica separa a las especies del género *Urotrygon* y *Urobatis halleri* (Fig. 89). Sin embargo, su separación no es muy evidente. Los valores promedio de la puntuación canónica de los grupos para la primera función fueron *Gymnura marmorata*= 10.291, *Rhinobatos glaucostigma*= 0.071, *Rhinobatos productus*= 0.154, *Urotrygon aspidura*= -1.153, *Urotrygon chilensis*= -1.065, *Urotrygon rogersi*= -1.154, *Urobatis halleri*= -0.500. Para la segunda función canónica los valores fueron para *Gymnura marmorata*= 0.842, *Rhinobatos glaucostigma*= -3.418, *Rhinobatos productus*= -3.739, *Urotrygon aspidura*= 0.551, *Urotrygon chilensis*= 0.277, *Urotrygon rogersi*= 0.409, *Urobatis halleri*= 2.711.

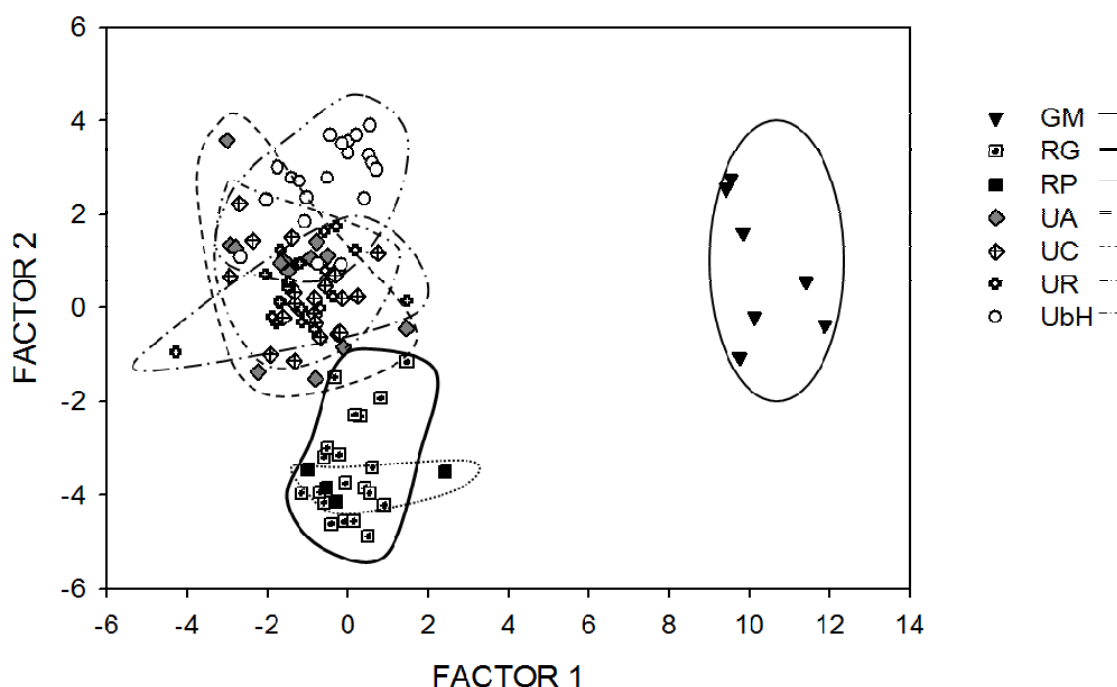


Figura 89. Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando las proporciones morfométricas y de áreas de inserción muscular entre las especies *Gymnura marmorata* (GM), *Rhinobatos glaucostigma* (RG), *Rhinobatos productus* (RP), *Urobatis halleri* (UbH), *Urotrygon aspidura* (UA), *Urotrygon chilensis* (UC) y *Urotrygon rogersi* (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie.

II.5.13. ANÁLISIS DISCRIMINANTE RELACIONADO AL TAMAÑO DE LA MANDÍBULA Y ÁREA DE INSERCIÓN MUSCULAR DE ORGANISMOS MADUROS

Para evidenciar si existen diferencias morfológicas en la mandíbula entre hembras y machos de cada especie, se realizó este análisis discriminante utilizando 54 mandíbulas de organismos maduros sexualmente. El análisis se hizo con las proporciones normalizadas de las medidas morfométricas relacionadas al tamaño (enlistadas en la Fig. 14) y las proporciones normalizadas de las áreas de inserción muscular (enlistadas en Fig. 15). De un total de 30 variables morfométricas fueron eliminadas 14 por mostrar una alta correlación pareada ($r \geq 0.7$), teniendo 16 variables morfométricas que se utilizaron en el análisis discriminante, las cuales se observan en la figura 90.

Las variables morfométricas y áreas de inserción que se incluyeron dentro del modelo discriminante fueron: LIM, CCIZQ, CIMSIZQ, ALMISIZQ, IM5, IM6, IM3, IM1 (Fig. 90 señaladas con un asterisco). La mayoría de las medidas morfométricas corresponden al Cartílago Palatoc cuadrado (mandíbula superior) por lo que se podría decir que las características morfológicas de la mandíbula superior son diferentes entre hembras y machos maduros sexualmente. El modelo que se generó en el análisis discriminante fue estadísticamente significativo (λ de Wilks = <0.001 ; $F = 7.332$; g.l. 88,238; $P < 0.001$).

En la tabla XXX se observa cada variable morfométrica las cuales son estadísticamente significativas de acuerdo a los criterios de evaluación del modelo: los valores cercanos a cero obtenidos en el estadístico λ de Wilks indican que hay una separación definida entre los grupos, así como la prueba de significancia F-to-remove. Respecto a la prueba de tolerancia se indica que existe redundancia entre las variables.

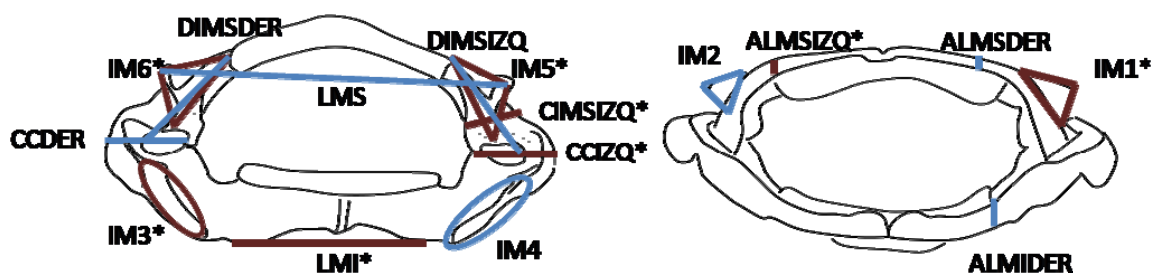


Figura 90. Medidas morfométricas y áreas de inserción utilizadas en el análisis discriminante para diferenciar entre hembras y machos sexualmente maduros de las especies de batoideos. Se señalan con un asterisco (*) las variables morfométricas que fueron incluidas en el modelo y que mejor discriminan entre sexos. LIM= Longitud inferior mandibular, LMS= Longitud mandibular superior, CCIDER= Longitud de la comisura derecha, DIMSDER= Longitud entre mandíbula superior y distancia media de la mandíbula inferior derecha, DIMSIZQ= Longitud entre comisura y línea media de la mandíbula inferior izquierda, CIMSIZQ= Longitud media de comisura superior izquierda; CCIZQ= Longitud comisura izquierda; ALMSIZQ= Alto de la mandíbula superior izquierda posterior, ALMSDER= Alto de la mandíbula superior derecha posterior, ALMIDER= Alto de la mandíbula inferior derecha posterior, IM1= Inserción muscular mandíbula superior derecha posterior; IM2= Inserción muscular de la mandíbula superior izquierda posterior, IM3= Inserción muscular mandíbula inferior derecha; IM4= Inserción muscular de la mandíbula inferior izquierda, IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda; IM6= Inserción muscular mandíbula superior derecha.

Tabla XXX. Medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y áreas de inserción muscular que se incluyeron en el modelo para discriminar entre hembras y machos sexualmente maduros especies con los valores de los estadísticos utilizados como criterios de evaluación del análisis. LIM= Longitud inferior mandibular, CIMSIZQ= Longitud media de comisura superior izquierda; CCIZQ= Longitud comisura izquierda; ALMSIZQ= Alto de la mandíbula superior izquierda posterior, IM1= Inserción muscular mandíbula superior derecha posterior; IM3= Inserción muscular mandíbula inferior derecha; IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda; IM6= Inserción muscular mandíbula superior derecha.

Medida morfométrica	lambda de Wilks	F- to remove	P	Tolerancia
CCIZQ	0.137	6.371	< 0.001	0.481
LIM	0.033	11.199	<0.001	0.680
IM5	0.010	7.744	<0.001	0.775
IM6	0.003	7.453	<0.001	0.711
ALMSIZQ	0.001	4.727	<0.001	0.253
IM3	0.001	3.948	<0.001	0.392
CIMSIZQ	<0.001	3.471	<0.001	0.553
IM1	<0.001	2.604	<0.001	0.851

Se obtuvieron ocho funciones canónicas discriminantes con las ocho medidas morfométricas y áreas de inserción muscular, con sus respectivos coeficientes no estandarizados y estandarizados. Las funciones 1 y 2 presentan valores de correlación canónica altos (>0.95) y la proporción de varianza acumulada fue 80% (Tabla XXXI), por lo que fueron utilizadas para la interpretación del análisis. Los coeficientes de correlación canónica (R_{Ci}) fueron de 0.701 y 0.698 para la primer y segunda funciones, respectivamente.

Tabla XXXI. Valores obtenidos de eigenvalores, correlación canónica y varianza acumulada expresada en porcentaje para cada una de las funciones discriminantes en el análisis discriminante utilizando medidas morfométricas relacionadas con el tamaño de la mandíbula y área de inserción muscular.

Función discriminante	Eigenvalor	Correlación canónica	Varianza acumulada %
1	15.855	0.970	0.507
2	9.404	0.951	0.808
3	3.327	0.877	0.914
4	1.231	0.743	0.953
5	0.863	0.681	0.981
6	0.358	0.514	0.993
7	0.180	0.390	0.99
8	0.053	0.225	1.000

Se observaron diferencias en la clasificación de las mandíbulas de hembras y machos sexualmente maduros por especies de acuerdo a las medidas morfométricas y áreas de inserción muscular. Se muestra que el porcentaje total de la clasificación correcta fue de 81% en la matriz de clasificación y 50% en la matriz de validación cruzada Jackknife (predictiva) (Tabla XVI). Sin embargo, al comparar a las mandíbulas que fueron clasificadas incorrectamente en ambas matrices, el mayor número de errores se observa en las especies en hembras y machos de las especies *Urotrygon rogersi* y *Urotrygon chilensis* (Tabla XXXII).

Tabla XXXII. Comparación de las matrices de clasificación y de validación cruzada Jackknife para hembras y machos de cada especie. Dentro de la matriz se muestra en número de mandíbulas que fueron clasificadas correctamente y su correspondiente porcentaje de clasificación correcto (%C). H=hembras, M=machos, GM= *Gymnura marmorata*, RG= *Rhinobatos glaucostigma*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogeri*, UbH= *Urobatis halleri*.

Matriz de clasificación													
	GMH	GMM	RGH	RGM	UAH	UAM	UCH	UCM	UbHH	UbHM	URH	URM	% C
GMH	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
GMM	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
RGH	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	80
RGM	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	100
UAH	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	100
UAM	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	100
UCH	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	0	80
UCM	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	80
UbHH	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	50
UbHM	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	80
URH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	100
URM	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	33

Matriz de clasificación de validación cruzada Jackknife													
	GMH	GMM	RGH	RGM	UAH	UAM	UCH	UCM	UbHH	UbHM	URH	URM	% C
GMH	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GMM	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
RGH	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	60
RGM	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	80
UAH	0	0	0	1	3	0	0	0	1	0	0	0	60
UAM	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	1	0	40
UCH	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	1	40
UCM	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	60
UbHH	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	25
UbHM	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	60
URH	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	2	40
URM	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	2	1	17

Los valores de los coeficientes estandarizados indican que ALMIZQ e IM5 está discriminando en la primera función canónica y CCIQZ e IM5 en la segunda función canónica, sugiriendo que el lado izquierdo de la mandíbula está discriminando entre hembras y machos maduros de las especies analizadas (Tabla XXXIII).

Tabla XXXIII. Funciones canónicas discriminantes estandarizadas de acuerdo a la medida morfométrica relacionada con el tamaño y área de inserción muscular. Las cifras resaltadas corresponden a los valores extremos. LIM= Longitud inferior mandibular, CIMSIZQ= Longitud media de comisura superior izquierda; CCIZQ= Longitud comisura izquierda; IM1= Inserción muscular mandíbula superior derecha posterior; IM3= Inserción muscular mandíbula inferior derecha; IM5= Inserción muscular mandíbula superior izquierda; IM6= Inserción muscular mandíbula superior derecha.

Medida morfométrica	Funciones canónicas discriminantes estandarizadas							
	1	2	3	4	5	6	7	8
LIM	1.135	0.259	0.536	0.326	0.268	0.100	0.443	0.232
CIMSIZQ	0.697	-0.077	-0.436	-0.117	0.395	-0.104	-0.665	0.406
CCIZQ	0.692	-0.488	-0.463	-0.100	-0.102	-0.011	0.134	-0.565
ALMIZQ	-0.418	-0.449	0.353	-0.781	-0.226	0.345	-0.038	0.352
IM5	1.321	0.910	0.211	-0.025	0.696	0.649	-0.438	-0.486
IM6	0.917	0.610	-0.751	0.238	-0.194	0.814	-0.109	-0.057
IM3	0.261	0.427	-0.423	-0.796	0.724	-0.380	-0.045	-0.273
IM1	-0.094	-0.346	0.126	0.063	0.823	0.541	0.211	0.116

La primera función canónica separa a hembras y machos de *Rhinobatos glaucostigma* y *Urotrygon rogersi*, y a hembras de *Urotrygon aspidura* y *Urotrygon chilensis*. No se observa un patrón claro relacionado con las características de las especies analizadas. La segunda función canónica separa en dos grupos, en uno se incluyen las hembras y machos de *Gymnura marmorata* y *Rhinobatos glaucostigma* y en el segundo grupo están *Urobatis halleri* y las especies de urotrygones, excepto las hembras del *Urotrygon aspidura* que se encuentran dentro del primer grupo (Fig. 91). Los valores promedio de la puntuación canónica de los grupos para la primera función fueron *Gymnura marmorata*-hembra= 8.563, *Gymnura marmorata*-macho= 10.685, *Rhinobatos glaucostigma*-hembra= -4.011, *Rhinobatos glaucostigma*-macho= -4.215, *Urotrygon aspidura*-hembra= -1.052, *Urotrygon aspidura*-macho= 1.761, *Urotrygon chilensis*-hembra= -1.303, *Urotrygon chilensis*-macho= 0.341, *Urotrygon rogersi*-hembra= -1.480, *Urotrygon rogersi*-macho= -1.238, *Urobatis halleri*-hembra= 2.035, *Urobatis halleri*-macho= 1.699. Para la segunda función canónica *Gymnura marmorata*-hembra= -7.629, *Gymnura marmorata*-macho= -4.363, *Rhinobatos glaucostigma*-hembra= -3.807, *Rhinobatos glaucostigma*-macho= -4.013, *Urotrygon aspidura*-hembra= -0.400, *Urotrygon aspidura*-macho= 2.177, *Urotrygon chilensis*-hembra= 0.726, *Urotrygon*

chilensis-macho= 2.287, *Urotrygon rogersi*-hembra= 1.271, *Urotrygon rogersi*-macho= 1.146, *Urobatis halleri*-hembra= 2.265, *Urobatis halleri*-macho= 2.717.

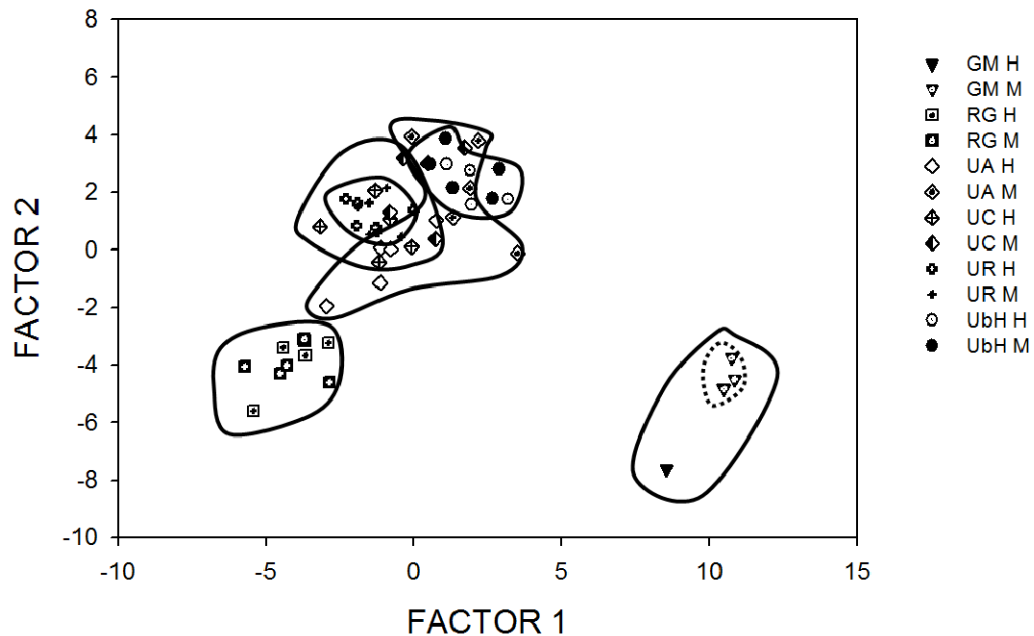


Figura 91. Representación bidimensional de los valores canónicos de los Factores 1 y 2 de acuerdo al análisis discriminante utilizando las proporciones morfométricas y de áreas de inserción muscular entre hembras (H) y machos (M) sexualmente maduros por las especies: *Gymnura marmorata* (GM), *Rhinobatos glaucostigma* (RG), *Urobatis halleri* (UbH), *Urotrygon aspidura* (UA), *Urotrygon chilensis* (UC) y *Urotrygon rogersi* (UR). Los polígonos agrupan a las mandíbulas por especie

A partir de los resultados obtenidos en los cuatro análisis discriminantes, se observó que ya sea por el tamaño mandibular, las áreas de inserción muscular, la combinación de estas dos y considerando solo a organismos sexualmente maduro existe: 1) una separación entre las especies como grupo, donde los gymuridos presentan las mayores diferencias morfológicas respecto a los rhinobatidos y urotrygonidos, 2) dentro de los rhinobatidos y urotrygonidos no es clara la separación de las especies. Teniendo entonces, que especies con menor cercanía filogenéticamente presentan mayores diferencias morfológicas en la mandíbula y especies con mayor cercanía filogenética presentan mayores similitudes morfológicas mandibulares las cuales los análisis discriminantes no detectaron.

II.6 DISCUSIÓN

En la descripción del aparato bucal de las especies de batoideos analizadas en este capítulo, se observó que algunas especies se presenta dimorfismo dental sexual entre las especies. Nishida (1990) señaló que existe un dimorfismo sexual dental en la mayoría de las especies incluidas en el suborden Myliobatidoidei y que tanto el número como la forma de los dientes varían dentro de las especies. Como una generalidad, dientes sin cúspide se observan en hembras y dientes con cúspide en los machos (McCourt y Kerstich, 1980; Nishida, 1990). Sin embargo, estos autores no hacen referencia a las posibles diferencias respecto al estadio de madurez sexual.

El dimorfismo sexual dental ha sido reportado en muchas especies de rayas y rajadas, lo han relacionado con aspectos reproductivos, ya que se ha observado que durante la copula los machos muerden a las hembras durante la copula; la función de los dientes punteados es sujetar a la hembra (McCourt y Kerstich, 1980) por lo que, el dimorfismo sexual dental es evidente en organismos maduros sexualmente (Taniuchi y Shimizu, 1993), este comportamiento ha sido observado en especies como *Dasyatis americana* (Kajiura y Tricas, 1996), *D. akajei* (Taniuchi y Shimizu, 1993), *Raja eglanteria* (McCourt y Kerstich, 1980), *R. clavata*, *Breviraja cubensi* (Feduccia y Slaughter, 1974), *Psammobatis extenta* (Braccini y Chiaramonte, 2002) *Urolophus concentricus* (McCourt y Kerstich, 1980) y *Ub. halleri* (Nordell, 1994). Sin embargo, no se ha observado dimorfismo sexual en especies de los géneros *Myliobatis*, *Aetobatus* y *Rhinoptera*, cuya dentición presenta cúspide redonda tipo pavimento en forma de placa (Nishida, 1990).

Para *Gymnura marmorata* los organismos de ambos sexos, inmaduros y maduros, presentan dientes con forma de cúspide punteada, tal como lo reportan González-Isáis y Montes-Domínguez (2004), no obstante, no mencionan diferencias entre estadios de madurez o entre sexos. En la descripción de la dentición en este estudio, se observó que los machos maduros presentaban dientes tricúspides, para *Gymnura altavela* (que se distribuye en el Atlántico) también se ha reportado que ambos sexos presentan dientes con una cúspide punteada, sin

embargo, los machos los tienen más robustos que las hembras (Bourdon, 1996). En cuanto al número de dientes, filas y series, en *G. altavela* se han observado cerca de 2800 dientes, +100 filas y 12 o + series (Bourdon, 1996), cantidad menor a la examinada en *G. marmorata*; en hembras 1400 dientes y machos 1150; +65 filas y 16 series de dientes.

En los rhinobatidos, se observó que en *Rhinobatos glaucostigma* presenta dimorfismo sexual dental entre estadios de madurez, organismos inmaduros exhiben dientes de cúspide redonda y los maduros dientes de cúspide punteada, aunque es más conspicua en los machos. No siendo así para *Rhinobatos productus*, tanto individuos inmaduros como maduros presentan dientes de cúspide redonda aunque los machos entre la sínfisis y comisura tienen dientes con cúspide punteada. Se cuantificaron +4800 dientes en hembras y +3100 en machos; 127 filas y 38 series. Bourdon (1996) reporta para esta especie +4000 dientes; 104 filas en el dentario superior y 117 en el dentario inferior, y +20 dientes por serie. En *R. glaucostigma* se cuantificaron 2700 dientes en hembras y 2100 en machos, 100 filas y 30 series, no sé encontró referencia de comparación en la literatura.

En los urotrygonidos, se observó el mismo patrón en todas las especies; organismos inmaduros y hembras maduras presentaron dientes de cúspide punteada y los machos en cúspide punteada, a excepción de *Urobatis halleri* que exhibió la combinación de ambos tipos de cúspides en los machos maduros. *Ub. halleri* presentó 1320 dientes en las hembras, 1170 dientes machos; +44 filas y 30 series de dientes; *Urotrygon aspidura* 1352 dientes en las hembras, 820 dientes machos; 52 filas y 26 series de dientes; *Urotrygon chilensis* 1052 dientes en las hembras, 740 dientes los machos; 44 filas y 24 series de dientes; *Urotrygon rogersi* 966 dientes en las hembras, 1050 dientes en los machos; 44 filas y 24 series de dientes.

Silva-Nicólas y Torres-Huerta (2008) hacen referencia que se ha reportado para *U. chilensis* 35 hileras de dientes en hembras y machos, sin embargo en su análisis señalan 25-42 hileras de dientes en la mandíbula superior y 26-39 hileras en la mandíbula inferior en hembras; 29-50 hileras de dientes en la mandíbula superior y 29-46 hileras en los machos, no indican análisis estadístico entre el número de hileras y dentarios (Silva-Nicólas and Torres-Huerta, 2008). Sin embargo, en la revisión de los dentarios en este trabajo, no se encontraron diferencias

estadísticamente significativas entre sexos pero si entre dentario superior e inferior, siendo en el superior donde más dientes hay. Para el resto de las especies, no se encontró literatura para realizar comparaciones.

Como generalidad, las hembras presentan un mayor número de dientes comparado con los machos, lo cual, los machos al presentar dientes más grandes ocupan más espacio y por ende, menor cantidad de dientes que ocupen una misma área. Respecto al tamaño de los dientes, Nishida (1990) menciona que algunas especies de dasyatidos tienen los dientes más grandes en el centro de la mandíbula (en la sínfisis) y que patrón no es conocido para otros myliobatidos. Saez y Laminilla (2004), mencionan que en especies de rajas el tamaño de los dientes disminuye de la sínfisis hacia la comisura y solo reportan que los dientes de los machos son más grandes y atribuyen a esta diferencia de tamaños a que los dientes más pequeños en la comisura facilitan cerrar la mandíbula. Este patrón fue observado en todas las especies analizadas, disminución de tamaño de dientes sinfisiales a dientes comisurales.

Kajiura y Tricas (1996) plantean la hipótesis de que existe un reemplazo de dientes (polifiodontia) en los machos durante la temporada reproductiva, lo cual permite la variación periódica de la forma de los dientes. Demostraron que la morfología de los dientes en organismos adultos de *Dasyatis sabina* es dinámica y periódica, es decir, existe cambio en la morfología dental de los machos en temporada reproductiva (cúspide conspicua) y en temporada no reproductiva (cúspide no conspicua). En un organismo inmaduro de *U. chilensis* se observaron diferencias morfológicas en los dientes, sin embargo, solo se observó en un organismo y aunque es un individuo macho no era maduro sexualmente y tampoco se pudo determinar si estaban en época de apareamiento. De acuerdo a la forma de los dientes, se ha señalado que los dientes molariformes (cúspide redonda) promueven cierta ventaja en la alimentación que los dientes de cúspide punteada (Kajiura y Tricas 1996).

Se encontraron tres tipos de mandíbulas o mandíbulas típicas que corresponden a los grupos de familias (Rhinobatidae, Urotrygonidae y Gymnuridae) de dos órdenes taxonómicos analizados (Rajiformes y Myliobatiformes) (McEarchran y Aschliman, 2004)

Por su aparición en el registro fósil, los rhinobatidos se evidencian en el Jurásico Tardío durante la edad Titoniana; los gymnuridos en el inicio del Cretácico Tardío durante en la edad Cenomaniana; y los myliobatidos en el Cretácico Tardío en Maastrichtiano. En este grupo se incluyen a los géneros *Urobatis* y *Urotrygon*. Se ha sugerido que los rhinobatidos presentan el plan corporal primitivo (Underwood, 2006), por lo que se podría considerar también que la mandíbula primitiva corresponde a este grupo, siendo la mandíbula de los urotrygones la más reciente evolutivamente.

Los resultados obtenidos en los análisis discriminantes que se realizaron por separado, es decir, el análisis discriminante con las medidas morfométricas relacionadas al tamaño de la mandíbula y el análisis discriminante con las áreas de inserción muscular, indicaron que las especies pueden ser distinguidas usando variables morfométricas de la mandíbula superior (Fig. 16 y 18), lo cual podría estar vinculado con la anatomía de la mandíbula de los batoideos, que más adelante se discutirá.

La clasificación de las mandíbulas por especies de acuerdo a las matrices de clasificación y validación cruzada o predictiva Jackknife, mostraron una mayor cantidad de errores en el grupo de los urotrygonidos tanto en el análisis discriminante con las medidas morfométricas relacionadas con el tamaño como en el de áreas de inserción muscular. Esto puede estar asociado a la similitud en las proporciones de tamaño y áreas de inserción mandibular que presentan las especies incluidas en esta familia y aparentemente son difíciles de detectar al menos en este tipo de análisis estadístico. Sin embargo, a pesar de que las especies *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi* exhibieron el mayor porcentaje de error en la clasificación de las mandíbulas, *Urotrygon aspidura* se diferenció de *Urotrygon rogersi*. Esto sugiere que las especies más cercanas filogenéticamente presentan características morfológicas similares (*Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi*), pero pueden diferenciarse dentro de otros congéneres (*Urotrygon aspidura*).

Por otro lado, especies que presentaron morfologías mandibulares diferentes respecto al tamaño, se discriminaron fácilmente como: *Gymnura marmorata*, *Rhinobatos glaucostigma* y *Rhinobatos productus*. Aunque, considerando el área de inserción muscular estas mismas tres

especies presentaron proporciones similares en las áreas de inserción, lo que las diferenció de los urotrygonidos. Esto sugiere que aunque estas especies se encuentran en órdenes taxonómicos diferentes, los Gymnuridos y Rhinobatidos poseen características morfológicas mandibulares diferentes pero presentan proporcionalmente áreas de inserción muscular similares lo que podría verse reflejado en la dieta, suponiendo que el área de inserción muscular sea análoga a la fuerza de mordida, entonces si ambas familias presentan “fuerza similar en la mordida” por lo tanto la dieta podría ser similar también

En el análisis discriminante de los organismos maduros considerando especie y sexo, se distinguieron las hembras de los machos por medidas morfométricas relacionadas con el lado izquierdo de la mandíbula y por la mandíbula superior. Sin embargo, no se observó algún patrón que discriminara entre las especies de batoideos. En este análisis, se excluyeron a los organismos inmaduros ya que se ha observado que existe un traslape de características morfológicas con especies del mismo género en las clases de tallas pequeñas (Smith et al., 2009) y para evitar este posible sesgo, solo se analizó a las mandíbulas que correspondían a organismos maduros. Aunado a que si existe dimorfismo sexual en las especies, entonces en la etapa de madurez sexual sería más probable observar una diferenciación entre sexos.

Respecto al tipo de análisis estadístico utilizado, se puede sugerir que el análisis discriminante no puede detectar diferencias sutiles entre las medidas morfométricas propuestas para analizar a las especies de batoideos que están cercanamente emparentadas, pues se encontró un alto porcentaje de error en la clasificación de las mandíbulas. Esto también se puede deber al error en las de las mediciones realizadas, a la exclusión de otro tipo de medidas morfométricas o medidas que involucren más comportamientos comunes; entendiéndose como comportamiento a la habilidad de un organismo para llevar a cabo cierta actividad como capturar a la presa, escapar del depredador o encontrar pareja sexual (Wainwright, 1994a).

No obstante, los resultados de los análisis discriminantes concuerdan en que las características morfológicas de la mandíbula superior o Cartílago Palatoc cuadrado diferencian entre especies y sexos. Como se mencionó anteriormente, la anatomía craneal de los batoideos podría explicar este patrón. Los batoideos poseen una suspensión mandibular

euhiostilica que funciona como único soporte de ambas mandíbulas, el palatoc cuadrado no está articulado con el cráneo y el complejo cerotohial-basihial esta desconectado de la hiomandibula y adherido al primer arco branquial, lo que permite que el palatoc cuadrado este dislocado o “libre” (Wilga y Motta, 1998).

Aunado a que la sínfisis en el palatoc cuadrado y el cartílago de Meckel son relativamente flexibles (Summers, 2000; Dean et al., 2005b), por lo que cada arco mandibular está dividido en mitades pues no existe una unión calcificada (Dean y Motta, 2004a). La perdida de sínfisis aumenta la flexibilidad lo que permite movimientos independientes entre el lado izquierdo y derecho (Summers, 2000; Dean et al., 2005b). Se ha descrito para *Rhinobatos lentiginosus* que debido a esta flexibilidad (por la sínfisis) permite que cada lado de la mandíbula pueda moverse en un ángulo de 180° entre sí en la posición de reposo y aproximadamente 90° durante la proyección mandibular máxima (casi perpendicular entre sí) (Wilga y Motta, 1998). Se ha observado que en *Gymnura* no existe fusión en la sínfisis (González-Isáis y Montes-Domínguez, 2004), al igual que en *G. japonica*, *Urotrygon daviesi*, *U. munda* (sinónima *asterias*), *Urolophus testaceus*, *Potamotrygon yepzezi*, *Taeniura meyeni*, *Humanura bleckeri*, *Aetoplatea zonura* (Nishida, 1990). Sin embargo, en los myliobatidos dasyatidos (Liem y Summers, 1999) y en los géneros *Aetomylaeus*, *Rhinoptera*, *Mobula* y *Manta* la sínfisis mandibular esta fusionada (Nishida, 1990; Liem y Summers, 1999), lo cual limita la movilidad del palatoc cuadrado y el cartílago de Meckel (Liem y Summers, 1999).

Respecto a la musculatura, los batoideos poseen varios músculos craneales que controlan el hiodeo y la mandíbula inferior (Motta, 1995). En el control de abrir y cerrar la boca intervienen los músculos depresores y abductores (elevadores) , respectivamente (Motta, 1995; Dean et al., 2005b). Los músculos depresores y abductores presentan una mayor subdivisión de músculos comparado con los tiburones, esta duplicación muscular incrementa la funcionalidad del control motor. Al no existir articulaciones o ligamentos en la mandíbula superior con el cráneo esto ayuda en la proyección mandibular (Dean et al., 2005b).

Wilga y Motta (1998) dividen en cuatro grupos los músculos craneales al hacer la descripción de los músculos craneales de *Rhinobatos lentiginosus*: a) axial (epiaxialis); b) mandibulares

(quadratomandibularis, preorbitalis, elevador del palatocuadrado); c) hiodeo (depressor mandibularis, elevador hiomandibularis, depressor hiomandibularis, elevador rostri y depressor rostri); y d) hipobranquiales (coracomandibularis, coracohioideus, coracoracialis, coracohiomandibularis). Por otro lado, Nishida (1990) hace la descripción completa de músculos en el grupo de los Myliobatidodei, no obstante, debido a que Wilga y Motta (1998) tienen una descripción más detallada se consideró su terminología. Aunado a que se ha descrito que el arreglo muscular en los gymnuridos es similar a lo que reportan Wilga y Motta en su descripción para *R. lentiginosus* (González-Isáis y Montes-Domínguez, 2004), se supone que las especies analizadas presentan el mismo patrón.

En este trabajo, por su origen e inserción se calculó el área de inserción muscular aproximada de los músculos: preorbitalis medio (POM), preorbitalis lateralis (POL) cuadratomandibularis medialis (QMM), cuadratomandibularis profundo (QMD) y cuadratomandibularis posterior (QMP). POM y POL se extienden desde la región nasal (superficie ventral y dorsal, respectivamente) y se insertan dentro de la mandíbula. El cuadratomandibularis se divide en anterior, QMM, QMP y QMD, los cuales se extienden desde la superficie lateral del palatocuadrado hacia la superficie lateral de la mandíbula inferior (Wilga y Motta, 1998).

Se ha descrito para *R. lentiginosus* que los músculos que intervienen en la proyección mandibular son los cuadratomandibularis y preorbitales (Wilga y Motta, 1998). Por lo que, las áreas de inserción medidas corresponden a estos músculos. De acuerdo al análisis discriminante relacionado con las áreas de inserción muscular, el palatocuadrado ayuda a discriminar entre las especies, lo que se podría relacionar al hecho de que al no existir una unión entre el cráneo y la mandíbula superior, la inserción muscular en esta debe ser mayor o más fuerte para poder abrir y cerrar la boca. Dean et al., (2005) mencionan que ha sido documentado el movimiento asimétrico de las mandíbulas en especies de batoideos, sin embargo, ellos sugieren que existe un mayor control de la mandíbula inferior por la mayor cantidad de inserciones musculares.

En las especies que se analizaron en este capítulo, se observaron dos patrones en los dentarios: 1) algunas especies presentan dimorfismo sexual dental entre estadios de madurez,

y 2) algunas especies no presentan un dimorfismo sexual evidente, observándose la misma forma de en los dientes. Se distinguieron tres formas mandibulares con diferencias entre ellas respecto a las áreas de inserción muscular. Suponiendo que las áreas de inserción muscular reflejan la fuerza de la mordida y que la forma de los dientes promueve ventaja en la alimentación (punteados vs redonda), entonces se esperaría que la composición de dietas de las especies de batoideos analizadas presentaran un patrón similar. Es decir, tres tipos de dietas con diferencias entre estadios de madurez y similitud entre las dietas en las especies que presentan una forma típica mandibular. Por tanto, las especies con mayor cercanía filogénica presentarían dietas similares y las más alejadas por ende, exhibirían dietas diferentes.

Por lo cual, se desarrollo el siguiente capítulo, donde se describen y compara la composición de las dietas de las siete especies de batoideos y se discute sobre la repartición de recursos como mecanismo que permite la coexistencia entre estas.

CAPÍTULO III.

HÁBITOS ALIMENTARIOS DE BATOIDEOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

III.1 INTRODUCCIÓN

La repartición de recursos es un mecanismo que permite que un gran número de especies interactúen o coexistan (Magraña y Gilberto, 2007; Allesina y Pascual, 2008), y determina la diversidad de especies coexistentes. Así, una comunidad con más recursos compartidos o un traslape amplio de nicho va a soportar más especies que una comunidad con un menor traslape. Por lo que, para poder coexistir las especies deberán tener diferencias en sus requerimientos ecológicos, para evitar la exclusión competitiva (Pianka, 1974).

La competencia por un recurso dentro de una misma comunidad será mayor entre especies que están relacionadas cercanamente, pues hay una menor especialización entre estas (Hlohowskyji y White, 1983). Teniendo en cuenta que la competencia intraespecífica e interespecífica actúan en direcciones opuestas, es decir, el incremento de la competencia intraespecífica obliga a la especie a expandir su nicho mientras que la competencia interespecífica obliga a reducirlo (Piet et al., 1999).

La reducción de la competencia a través de la repartición de recursos entre especies simpátricas ha sido documentada para varios grupos taxonómicos por ejemplo aves, mamíferos, anfibios, reptiles, elasmobranquios (Emerson, 1991; Losos, 1991; Calmaestra y Moreno, 2000; Sacco y Van Valjenburgh, 2004; Davies et al., 2007; Papastamatiou et al 2006). En donde la variación en los patrones espacio-temporales del uso de hábitat y la diferencia de dietas o estrategias de forrajeo han sido usadas para explicarlas (Hyndes et al., 1997; Platell et al., 1998; Piet et al., 1999; Xie et al., 2001; Wennhage y Pihl, 2002; Pouilly et al., 2003; King, 2004; Wetherbee y Cortés, 2004; Ward Campbell et al., 2005; Marshall et al., 2008).

Existen diversos estudios sobre historias de vida y el papel del ecosistema de algunas especies de elasmobranquios (Hansson, 1998; Wetherbee y Cortés, 2004), basándose en la información

generada a través de los hábitos alimentarios considerando el contenido estomacal, cuantificación de la dieta, periodicidad de alimentación y frecuencia (Belleggia et al., 2008; Bethea et al., 2004; Braccini and Perez, 2005; Ellis et al., 1996; Marshall et al., 2008; Orlov, 1998; San Martin et al., 2007; Simpfendorfer et al., 2001; Snelson et al., 1984; Stevens, 1993; Talent, 1982; Yamaguchi and Taniuchi, 2000).

Dentro del ecosistema, los elasmobranquios transfieren energía entre niveles tróficos altos (Bethea et al., 2007; Bizzarro, 2005; Wetherbee and Cortés, 2004) y regulan los niveles tróficos bajos (Bethea et al., 2004; Bizzarro et al., 2007; White et al., 2004). Por lo que, la descripción de los hábitos alimentarios son necesarios para distinguir las relaciones tróficas en los sistemas (Rinewalt et al., 2007; White et al., 2004) y determinar el nivel trófico de estos depredadores (Braccini and Perez, 2005).

Los estudios sobre composición de dietas, hábitos alimentarios y ecología trófica dentro de los elasmobranquios están mejor representados por los tiburones relacionando cambios en las dietas con la ontogenia, segregación de hábitat, patrones de movimiento y velocidad de nado (Wetherbee y Cortés, 2004). Se ha encontrado que especies de tiburones de talla similar dentro de los mismos estadios de vida, presentan un traslapo moderado de dietas (Bethea et al., 2004), aunque, también se ha observado que los cambios en la dieta pueden depender de la estaciona y hábitat, pero la ontogenia no influencia estos cambios (Bethea et al., 2007).

En batoideos se ha presentado un mayor interés sobre el grupo de las rajas (de hábitos bentónicos) e.g. McEachran et al., 1976; Braccini and Perez, 2005; Bizzarro et al., 2007; Mabragaña and Gilberto, 2007; Rinewalt et al., 2007; San Martin et al., 2007; Treolar et al., 2007; Belleggia et al., 2008. En este grupo, se ha reportado que entre especies simpátricas hay diferentes niveles de traslapo de dietas. La competencia interespecífica está limitada por el desarrollo de estrategias de alimentación diferente y por la repartición de recursos entre especies coexistes (Marshall et al., 2008; Wetherbee and Cortés, 2004).

Las diferencias en las dietas también están asociadas a las proporciones de consumo de las presas entre las especies (Marshall et al., 2008; Platell et al., 1998) y a diferencias entre sexos

debido al dimorfismo sexual y a las capacidades de captura entre hembras y machos (San Martin et al., 2007). Platell et al. (1998) mencionan que la segregación parcial del hábitat, las diferencias en la composición de dieta y las estrategias de alimentación facilitan la coexistencia en los batoideos. Para ejemplificar lo anterior, hay estudios que comparan entre especies McEachran et al., 1976; Bizzarro et al., 2007; Mabragaña and Gilberto, 2007; Treolar et al., 2007) y dentro de la misma especie (Belleggia et al., 2008; Braccini and Perez, 2005; Rinewalt et al., 2007; Robinson et al., 2007; San Martin et al., 2007) y se describen algunos de ellos a continuación:

Mabragaña y Gilberto (2007) analizaron la ecología alimentaria de dos rajas simpátricas (*Psammobatis normani* y *P. rudis*) en las costas de Argentina, comparando dos áreas geográficas (norte y sur) para determinar si existía una segregación por hábitat o por preferencias en las dietas. Se encontró que ambas especies son principalmente bentófagas y observaron dos factores que reducen la competencia entre las especies, facilitando la coexistencia: la alta disponibilidad de presas en el área norte y el uso de diferentes proporciones de las presas en el área sur. Un patrón similar encontraron Treolar et al. (2007), quienes analizan a seis especies de rajas en costas de Australia y comparan entre las que se encuentran en el talud continental (*Diapturus* sp B y *D. gudgeri*) y en la plataforma continental (*Diapturus* sp. A, *D. cerva*, *D. lemprieri* y *D. whitleyi*). Encontraron diferencias en las estrategias de alimentación entre ambas zonas y diferente explotación de los recursos alimentarios.

Ahora bien, analizando la dieta de una especie (intraespecíficamente), Braccini y Perez (2005) determinaron los hábitos alimentarios de la raja *Psammobatis extenta* en Argentina. No encontraron diferencias en las dietas entre sexos pero si cambios de acuerdo a la ontogenia y patrones temporales. De igual forma, en las costas argentinas, Belleggia et al. (2008) encontraron este mismo patrón en la raja *Bathyraja brachyurops* y Robinson et al. (2007) en las costa central y norte de California, EUA en la especie de *Raja rhina*. Sin embargo, Rinewalt et al. (2007) encontraron diferencias significativas en las dietas entre sexos, de acuerdo al estadio de madurez sexual (inmaduro y maduro) y por temporada oceanográfica, en la raja *Bathyraja kincaidii* en la costa central de California, EUA.

Por otro lado, Platell et al. (1998) y Marshall et al. (2008) realizaron estudios con especies simpátricas de urolofidos en las costas de Australia. Los primeros autores compararon las dietas de cuatro especies pertenecientes a dos géneros (*Urolophus lobatus*, *U. paucimaculatus*, *Trygonoptera personata* y *T. mucosa*). Reportaron diferencias significativas en la composición de las dietas entre géneros y cambios ontogénicos para las cuatro especies. Las proporciones de consumo de presas variaron de especies bentónicas a epibentónicas entre los géneros, sugiriendo una segregación parcial de hábitat, lo que probablemente permite la coexistencia de las cuatro especies (Platell et al., 1998). Marshall et al (2008) compararon la dieta de dos especies (*Trygonoptera testacea* y *Urolophus kapalensis*). Encontraron que aunque compartían algunas presas dentro de su dieta, hubo diferencias significativas entre las especies. Sugiriendo que la repartición de recursos evita la competencia interespecífica. Sin embargo, observaron que hubo un cambio ontogénico en la dieta en *T. testacea*, no siendo así para *U. kapalensis* (Marshall et al., 2008).

El Golfo de California alberga a más de 34 especies que coexisten y que de acuerdo a los estudios citados se ha tratado de explicar que la coexistencia se lleva a cabo mediante mecanismos como la repartición de recursos, estrategias de alimentación y segregación parcial del hábitat. Surgen las preguntas ¿Cómo se realiza la repartición de recursos para que las especies coexistan? y se derivan ¿Se presentan diferencias marcadas de acuerdo a sus relaciones filogenéticas?, ¿Existen diferencias en la estrategia de alimentación entre las especies?, ¿Hay diferencias en la composición de dietas entre sexos?, ¿El estadio de madurez sexual también influye en los cambios de alimentación?.

Este capítulo trata de evaluar la hipótesis que existen diferencias en la composición de dietas entre las especies de batoideos lo que permite su coexistencia en el Golfo de California por medio de la repartición de recursos como principal mecanismo, sin embargo se considera tanto la estrategia de alimentación y la segregación parcial del hábitat. Para probarla, se propusieron dos casos de estudio que se desarrollaron en los dos subcapítulos. En el subcapítulo III.1 se describen los hábitos alimentarios de *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* que se encuentran dentro del misma región, no están estrechamente relacionadas filogenéticamente y están sujetas a explotación pesquera. En el subcapítulo III.2 se describen

los hábitos alimentarios de *Rhinobatos glaucostigma*, *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogeris* que se encuentran en el mismo hábitat, existen diferencias en sus relaciones filogenéticas y no están sujetas a una explotación pesquera. Cada subcapítulo se discute de manera independiente y después se hace una discusión general sobre los mecanismos que fueron detectados.

SUBCAPÍTULO II.1

HÁBITOS ALIMENTARIOS DE DOS RAYAS DEMERSALES DE IMPORTANCIA COMERCIAL EN EL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA

III.1.1 INTRODUCCIÓN

En el Golfo de California la pesquería artesanal de rayas es considerada como una actividad socioeconómica relevante en la región. Opera en ambas costas de la península de Baja California y el suroeste del Pacífico Mexicano. En la composición de capturas 90% es representada por las familias Rhinobatidae (52%), Dasyatidae (16%), Gymnuridae (13%) y Rhinopteridae (11%). Las especies con mayor importancia comercial en esta región son *Rhinobatos productus*, *Rhinoptera steindachneri*, *Gymnura marmorata*, *Narcine entemedor* entre otras (Márquez-Farías, 2002; Márquez-Farías and Blanco-Parra, 2006).

En el norte del Golfo de California tanto en Baja California como Sonora, las familias Rhinobatidae y Gymnuridae contribuyen en mayor proporción a la pesquería; 54% y 10% respectivamente. Siendo *R. productus* y *G. marmorata* las especies demersales principalmente explotadas (Márquez-Farías and Blanco-Parra, 2006), además de ser capturadas como parte de la fauna de acompañamiento de otras pesquerías, *e.g.* camarón, jaiba y sierra (Márquez-Farías, 2002).

Bizzarro (2005) caracterizó la dieta de 4 especies de rayas en la costa del Pacífico de Baja California Sur, en Bahía Almejas. Entre ellas, *G. marmorata* cuya dieta estuvo representada por peces demersales, *R. productus* por crustáceos epibentónicos, *Narcine entemedor* por poliquetos y gastrópodos (caracoles) y *Dasyatis dipterura* por cangrejos y moluscos. La comparación de las dietas mostró que diferencias significativas entre las especies, lo cual facilita la coexistencia de estas especies en la bahía por repartición de recursos (Bizzarro, 2005).

También en la costa del Pacífico de Baja California Sur, Downton-Hoffman (2007) describió y comparó la dieta de *R. productus* en Bahía Almejas y Laguna San Ignacio. Encontró que en

Bahía Almejas la dieta esta principalmente constituida por decápodos y cangrejos (crustáceos) y en Laguna San Ignacio por estomatópodos (crustáceos) como presas principales. No se encontraron diferencias en las dietas entre estadios ontogénicos, sólo se evidenció un patrón diferencial entre sexos respecto a la preferencia por las especies presas (Downton-Hoffman, 2007).

En el Alto Golfo de California las especies de rayas *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* coexisten en la misma área, son abundantes y figuran como las principales especies que se capturan en la pesquería artesanal de rayas. Algunos de los mecanismos que permiten esta coexistencia son la repartición de recursos, estrategias de alimentación y la segregación parcial del hábitat, surgiendo así las preguntas: ¿Existen diferencias en la composición de las dietas entre las dos especies de rayas en el Alto Golfo de California?, ¿Son similares las dietas entre sexos y estadios ontogénicos por especie de raya?, ¿presentan diferente estrategia de alimentación?..

III.1.2. HIPÓTESIS

Las rayas *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* que se encuentran en la región norte del golfo de California, presentan una composición de dietas diferentes, lo que permite su coexistencia a través de la repartición de recursos alimentarios.

III.1.3. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar si existe una repartición de recursos alimentarios entre *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* a través de la comparación de sus dietas.

Objetivos particulares

- Describir la dieta de *G. marmorata* y *R. productus* considerando el sexo y estadio de madurez.
- Comparar la composición de dietas interespecífica e intraespecíficamente.

III.1.4. MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de captura comprende la zona aledaña a los puertos de desembarque de Puerto de San Felipe, B. C. y en Puerto Peñasco, Son. (Fig. 92) que se ubican dentro del Alto Golfo de California (AGC), se localiza en el extremo norte del Golfo de California entre $31^{\circ}00'$ y $31^{\circ}36'$ N y los $114^{\circ}50'$ y $113^{\circ}48'$ W (Galindo-Bect, 2003).



Figura 92. Puertos de desembarco de la pesquería artesanal de rayas representativos de la región norte localizados en el Alto Golfo de California.

Recolecta de muestras

Las muestras de *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* se obtuvieron de la pesquería artesanal que se desembarca en Puerto San Felipe, Baja California y la pesca de mediana altura que se desembarca en Puerto Peñasco, Sonora durante 2003 al 2007 de acuerdo a la temporada de captura en cada área de pesca.

De manera preliminar, se analizó la base de datos generada a partir de dos proyectos (Historias de vida, pesca y conservación de los elasmobranquios que habitan la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, SEMARNAT 2002 CO1-1129 y Fisheries biology of elasmobranchs from the Upper Gulf of California, UC MEXUS-CONACYT-CICESE) por el laboratorio de Ecología Pesquera (CICESE, datos no publicados) durante 2002-2006. El análisis se realizó para determinar si ambas especies se encontraban en las áreas de captura en los mismos meses. Se consideró al área de captura análoga al tipo de pesquería y arte de pesca. Por lo tanto, las muestras obtenidas en San Felipe corresponden a la pesquería artesanal con red de enmalle y de Puerto Peñasco a la pesquería de mediana altura con red de arrastre. Se construyó un año tipo y se contrastó con el número de individuos capturados. Se distinguieron dos temporadas de captura: de julio a noviembre con redes de arrastre y de marzo a junio con redes agalleras; ambas especies se registraron en cada temporada. No se encontraron diferencias significativas al comparar el número de organismos capturados en cada mes por cada arte (ver apéndice I).

Debido a que las redes de arrastre son operadas en profundidades de 9-320 m, se determinó si los individuos capturados en los arrastres se registraron en un intervalo de profundidad similar para descartar diferencias entre su distribución en la columna de agua. Se encontró que no hay diferencias estadísticas significativas en los intervalos de captura entre especies, ni entre sexos (ver apéndice II). Por lo que fue posible agrupar a los organismos capturados en los arrastres y aumentar el tamaño de la muestra.

Obtención de estómagos

A cada organismo se le determinó el sexo a través de la presencia (machos) y ausencia (hembras) de gonopterigios. Se registró la Longitud Total (LT) en el caso de *R. productus* y el Ancho de Disco (AD) para *G. marmorata*. Se extrajo el estómago de la cavidad abdominal, se colocó en una bolsa de plástico, se etiquetó y se congeló para su posterior análisis en el Laboratorio de Ecología Pesquera del CICESE (LEP-CICESE).

Análisis de muestras

Para determinar el tamaño mínimo de muestra se construyeron **curvas acumulativas** para determinar si el número de estómagos analizados fue suficiente para describir las dietas de las especies, como lo sugieren (Ferry and Cailliet, 1996; Wetherbee and Cortés, 2004). Se realizaron los cálculos por especie, sexo y estadio de madurez (maduro e inmaduro). Para determinar el estadio de madurez de las especies, se consideró la talla promedio de primera madurez obtenidos a través de una búsqueda bibliográfica y por observaciones durante los muestreos realizados (ver apéndice III).

Para la construcción de las curvas acumulativas se utilizó el método propuesto por Jiménez-Valverde y Hortal (2003). Se obtuvo el promedio estadístico de adición de especies presa con el aumento de número de estómagos. Se varió 1000 veces el orden de entrada a través de un proceso aleatorio, los estómagos (n) y el número promedio de presas (S_n) calculado para los valores de n incluidos entre 1 y el número total de estómagos, mediante el programa EstimateS v 7.5.1. Para evaluar la calidad de muestreo respecto al número de especies encontradas, se utilizó la Ecuación de Clench. Su expresión matemática es:

$$S_n = \frac{(a[1 - \exp(-b \cdot n)])}{b}$$

Donde:

a = Es la tasa de incremento de nuevas especies

b = Parámetro relacionado con la forma de la curva

n = número de estómagos

Se calculó un ajuste para estas funciones por medio de una estimación no lineal. Se utilizó el algoritmo de Quasi-Newton en el programa StatSoft, 2005. El número total de especies (asíntota de la curva) se obtuvo dividiendo a/b . Se estimó la proporción de las presas del total de la fauna, dividiendo el número de especies presas observadas en cada momento por el predicho por la asíntota (Jiménez-Valverde and J. Hortal, 2003).

Se han sugerido dos criterios para determinar si el análisis es suficientemente fiable: 1) la proporción de presas; porcentajes mayores a 70% permiten que la estimación de la riqueza de especies (asíntota) se haga estable y 2) el valor de la pendiente de la curva; está determinada por el número de nuevas especies (presa) nuevas, por lo que valores <0.1 indican que son menos frecuentes las presas nuevas. Aun cuando la riqueza específica se considere incompleta, si se cumple con el segundo criterio se considera fiable. El valor de la pendiente se calculo (Jiménez-Valverde and J. Hortal, 2003):

$$\frac{a}{(1+bn^2)}$$

Dietas

La identificación de las presas del contenido estomacal se realizó con base en la literatura especializada de acuerdo al grupo taxonómico, como por ejemplo para peces: Fischer et al., 1995; Harvey et al., 2000; Garcia-Godos Naveda, 2001; Waessle et al., 2003; Díaz-Murillo, 2006. Para crustáceos: Hendrickx 1999, Fischer et al., 1995 (ver apéndice VI lista literatura). Además, se realizó una colección fotográfica de los otolitos para facilitar su identificación y se contó con la asesoría de Dr. Mark Lowry perteneciente al Southwest Fisheries Science Center del National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) en California, EUA.

Para facilitar las comparaciones entre las especies, una vez identificadas las presas se agruparon en **categorías taxonómicas de presas**. El criterio de agrupamiento estuvo en función de su ubicación taxonómica que se deriva de sus características morfológicas. Tendiendo así 13 categorías dentro de tres grandes grupos: *crustáceos*: Stomatopoda (STOM) Decapoda (DECA), Caridea (CARI), Anomura (ANOM), Brachyura (BRAC); *moluscos*:

Cephalopoda (CEPH); *peces*: Clupeiformes (CLUP), Myctophidiformes (MYCT), Ophidiiformes (OPHI), Batrachoidiformes (BATR), Gasterosteiformes (GAST), Perciformes (PERC), Pleuronectiformes (PLEU).

Para determinar cambios en las proporciones de consumo de las presas, se estimaron las tres **medidas relativas cuantitativas de presas** (RMPQ relative measures of prey quantity) (%N, %FO y %P):

Método numérico: número de presas encontradas en un estomago en un nivel taxonómico (clase, orden, familia o especie), expresada en porcentaje (Hyslop, 1980):

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

Donde:

n = Número total de presas de una determinada especie

NT = Número total de presas de todas las especies

Frecuencia de ocurrencia: número de estómagos con una presa específica (Lima-Junior and R. Goitein, 2003) expresada en porcentaje:

$$\%FO = \frac{ni}{n} * 100$$

Donde:

ni = Número de estómagos en el que apareció una presa específica

n = Número total de estómagos con alimento

Método Gravimétrico: Cada presa será pesada, el peso estará expresado en porcentaje en función del peso total estimado para el total de las presas dentro de los estómagos (Hyslop, 1980):

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

Donde:

P = Peso de un determinado tipo de presa

PT = Peso total de las presas de todas las especies

Se calculó el **Índice de Importancia Relativa** (IIR) modificado por Cortes 1998, el cual incluye los tres RMPQ y se transformo a porcentaje (Bizzarro et al., 2007) para realizar las comparaciones:

$$IIR = (\%N + \%P) * \%FO;$$

$$\%IIR_i = \frac{(IIR_i * 100)}{\sum_{i=1}^n IIR_i}$$

Además, se calculó el **Índice de Importancia Geométrico** (%IIG) utilizando el %N y %FO como RMPQ. Se uso el método gráfico para facilitar la presentación e interpretación de resultados (Assis, 1996). Se consideró que categorías taxonómicas de presas con valores menores al 5% de %IIG son *presas terciarias*; $\geq 5\% \leq 20\%$ *presas secundarias* y $\geq 20\%$ *presas principales*.

$$\%IIG_j = \frac{\left(\sum_{i=1}^n V_i \right)_j}{n}$$

Donde:

V_i = representa el valor de la i-esima RMPQ para la categoría de presa i

n = número de RMPQ utilizados en el análisis

Se calculó el **nivel trófico** (NT) de las dietas para cada especie con la ecuación propuesta por (Cortés, 1999). Se utilizó la información disponible para cada categoría de presas (Cortés, 1999; Ebert and Bizzarro, 2007).

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

Donde:

TL_k = nivel trófico de k especies

P_j = proporción de la categoría de presas j en la dieta de la especie k

n = número total de categorías de presas

TL_j = nivel trófico de la categoría de presas j

La **estrategia de alimentación** se determinó a través de la interpretación del método gráfico de Amundsen (Amundsen et al., 1996). Se calculó la frecuencia de abundancia específica (P_i) y %FO para la construcción del gráfico.

$$P_i = \left(\frac{\sum S_i}{\sum S_{ti}} \right) * 100$$

Donde:

P_i = abundancia específica de la presa i

S_i = abundancia de la presa i (número)

S_t = el total del contenido estomacal de solo aquellos depredadores que contienen a la presa i en su estómago

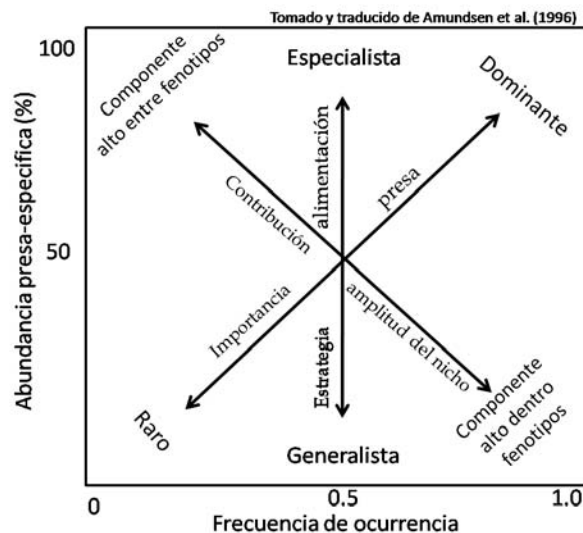


Figura 93. Método gráfico de Amundsen para interpretar la estrategia de alimentación.

La interpretación del análisis del **método gráfico de Amundsen** (Fig. 93) considera tres características importantes: la estrategia de alimentación, la contribución en la amplitud de nicho de los depredadores y la importancia de la presa.

De acuerdo a la estrategia de alimentación, se considera a un depredador *especialista* cuando pocos individuos consumen presas que presentan una alta abundancia específica (% P_i) y baja frecuencia de ocurrencia (%FO). Esto representa una alta contribución en la amplitud de nicho entre los fenotipos (individuos depredadores), es decir, en una población diferentes

individuos se especializan sobre varios tipos de presa. En el gráfico, la distribución de las categorías de presas (representado por puntos) estaría en la parte superior de la esquina izquierda ó un sobre la esquina superior derecha (e.g. si se especializaran una sola categoría) y el resto dispersos en la esquina inferior izquierda. Por otro lado, un depredador es *generalista* si la mayoría de los individuos consumen presas con baja abundancia específica y alta frecuencia de ocurrencia. Esto representa una alta contribución dentro de los fenotipos (individuos depredadores), es decir en una población la mayoría de los individuos utilizan varios tipos de presa simultáneamente. En el gráfico, la distribución de las categorías de presas (puntos) estaría en la parte inferior. Finalmente, se considera que el depredador presenta una estrategia de alimentación *mixta* o mezclada, cuando existe variación en el grado de especialización y generalización sobre diferentes varios tipos de presas. En el gráfico, la distribución de las categorías de presas estarían localizadas alrededor del centro del gráfico (Amundsen et al., 1996).

La interpretación del método gráfico de Amundsen se realizó para cada especie, sexo y ontogenia, este último, sólo cuando fue posible realizar las comparaciones.

Para complementar el análisis del método gráfico de Amundsen, se determinó la amplitud de dieta (B_i) por medio del **índice estandarizado de Levin** a partir de los valores de N absoluto (Ludwig and Reynolds, 1988; Randall and Myers, 2001). Se considera especialista cuando $B_i < 0.6$ y generalista $B_i \sim 1$ ($\hat{i}$) (NOTA para comité: en los artículos donde citan su uso ponen este criterio pero la fuente original no mencionada nada)

$$B_i = \frac{1}{n-1 \left\{ \left(\frac{1}{\sum P_{ij}^2} \right) - 1 \right\}}$$

Donde:

B_i = Índice de Levin para el depredador i

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

n = Número de categorías taxonómicas de presas.

Para determinar la distribución espacial entre especies, sexos y/o estadio de madurez en función de la composición de la dieta, se utilizó el **escalamiento multidimensional métrico** (MDS) (Platell et al., 1998; Rivas and Martínez-Arias, 1991). Se construyó una configuración de las muestras en dos dimensiones con rangos de una matriz de similitud dados por el coeficiente de similitud de Bray Curtis. Se calculó con el programa PRIMER v 6 (Clarke and Warwick, 2001) con los valores de IIG.

Se aplicó el **análisis de similitud** (ANOSIM) como prueba estadística para determinar las diferencias en la composición de dieta entre especies y entre sexos. Esta función opera directamente de una matriz de similitud. Si dos grupos de muestras son diferentes en la composición específica, entonces la composición de similitud entre los grupos será mayor que dentro de los grupos. El valor estadístico de R se basa en la diferencia de los rangos promedio entre los grupos y dentro de los grupos. Se considera que valores de $R > 0.75$ hay una separación definida; $R > 0.50$ existe un traslape claramente diferenciado; $R > 0.25$ existe una separación reducida; $R \sim 0$ implica una pequeña o ninguna separación (Clarke, 1993; Clarke and Warwick, 2001; Platell et al., 1998; White et al., 2004). Los cálculos se realizaron en el programa PRIMER v 6 (Clarke and Warwick, 2001) con los valores obtenidos con IIG.

El traslape de dietas dentro y entre las especies considerando el sexo, se calculó a partir del **índice de Piankas**: se considera dietas diferentes con valores de cercanos a 0; dietas idénticas valores cercanos a 1 (Gotelli and Entsminger, 2001).

$$P_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n P_{ik} P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^n P_{ik}^2 \sum_{k=1}^n P_{jk}^2}}$$

Donde:

P_{ik} = Proporción de la presa i del total de las muestras utilizadas por el depredador i

P_{jk} = Proporción de la presa j del total de las presas utilizadas por el depredador j

n = Número total de presas

Para este cálculo se utilizaron los valores obtenidos para IIG por categorías taxonómicas de presas (Cortés, 1999; Winemiller and E. Pianka, 1990). Se comparó la matriz con la distribución de valores obtenidos por un modelo nulo, el cual genera patrones en ausencia completa de competencia por recursos. El índice de Pianka y el **modelo nulo** fueron calculados con el programa EcoSim v 7.72. Se aplicó el algoritmo RA3, el cual retiene el grado de especialización de cada especie pero permite que estas puedan utilizar potencialmente otros recursos (Gotelli and Entsminger, 2001). Los valores observados del índice son considerados estadísticamente significativos desde la distribución del modelo nulo, teniendo dos criterios de decisión considerando si son $>$ o $<$ 95% del valor de los índices simulados ($P < 0.05$), esto es, cuando los valores observados son $>$ 95% de los índices simulados indican un traslape significativo entre las dietas ($P_{sim} < 0.05$). Cuando los valores observados son $<$ 95% de los índices simulados indican una separación trófica significativa ($P_{dif} < 0.05$). Valores intermedios menores al promedio correspondiente de los valores del índice simulados indican diferencias en la dieta no significativas, cuando los valores observados son más grandes que los simulados indican una similitud en la dieta insignificante (Bizzarro et al., 2007).

III.1.5. RESULTADOS

III.1.5.1. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA DE *Rhinobatos productus*

Se analizaron 240 estómagos de *Rhinobatos productus* de los cuales 77% presentaron alimento; 121 corresponden a hembras y 64 a machos, el resto de estómagos estaban vacíos (23%) por lo que no se incluyeron en los análisis posteriores.

Se construyeron curvas acumulativas del número de estómagos analizados y por categorías taxonómicas de presas, por sexo y estadio de madurez (Fig. 94). El porcentaje de la proporción de dieta descrita es mayor a 70% y los valores de la pendiente son cercanos a 0.1, lo cual indica que la información obtenida del contenido estomacal con ese tamaño de muestra, es suficientemente fiable para hacer las comparaciones de la composición de dietas entre sexo y estadio de madurez (Tabla XXXIV). Se realizaron los cálculos por sexo, localidad y estadio de madurez mostrando que las comparaciones no son recomendables pues no se alcanzó el tamaño mínimo de muestra, por lo que no se incluyó en la caracterización de las dietas.

Tabla XXXIV. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Rhinobatos productus* por sexo (H = hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM = inmaduro, MAD = maduro).

AMBAS LOCALIDADES	Estimados calculados	HEMBRAS		MACHOS	
	Número de estómagos analizados	121		64	
	Asíntota	14.12		11.24	
	Pendiente	0.006		0.015	
	Proporción de descripción	92%		88%	
ESTADIO DE MADUREZ	Estimados/sexo y madurez sexual	H INM	H MAD	M INM	M MAD
	Número de estómagos analizados	16	104	44	20
	Asíntota	11.86	14.19	11.29	11.91
	Pendiente	0.18	0.008	0.034	0.105
	Proporción de descripción	59%	92%	88%	76%

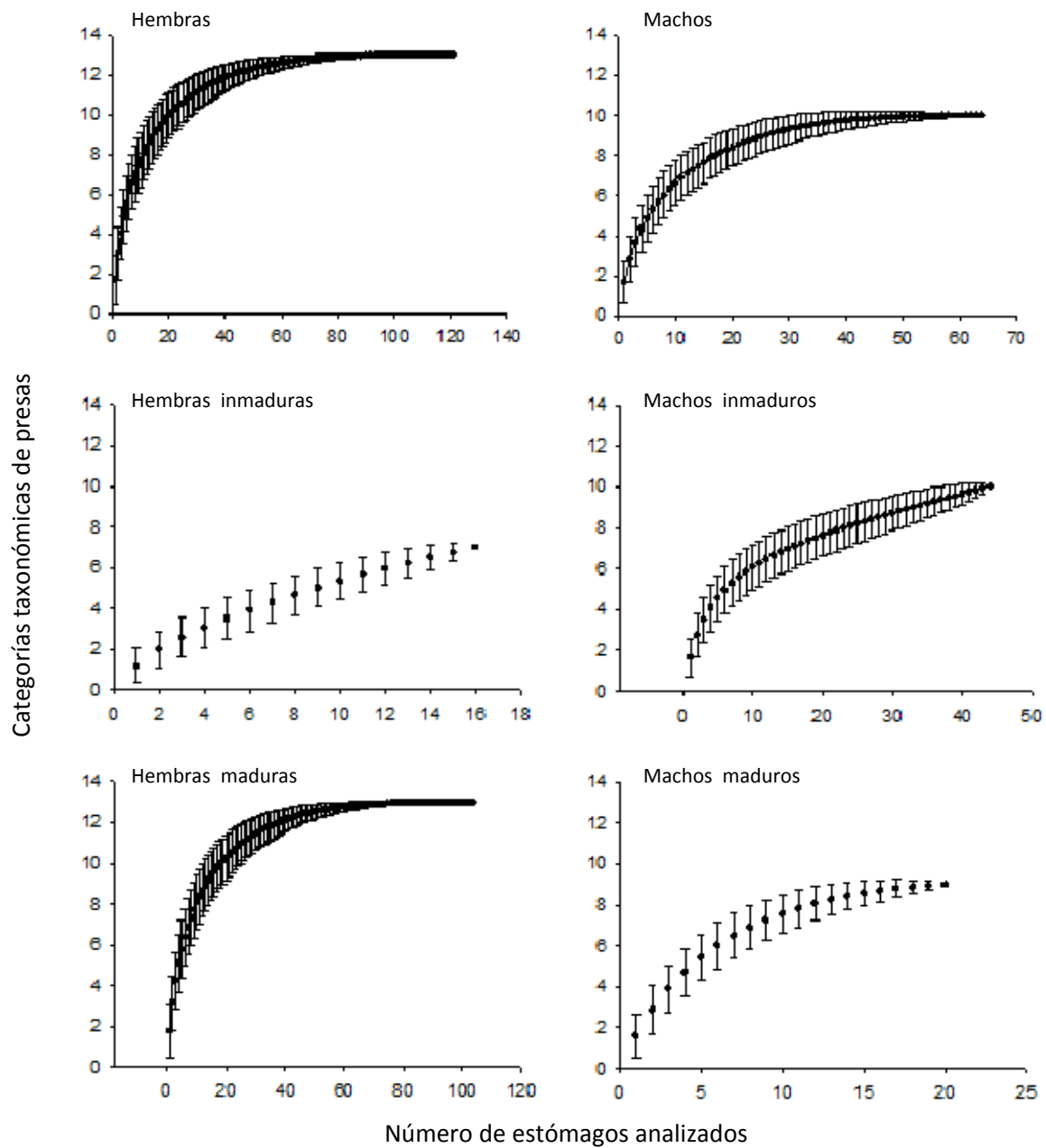


Figura 94. Evaluación del tamaño de muestra a través de curvas acumulativas del número de estómagos analizados de *Rhinobatos productus* por sexo y estadio de madurez

Composición de dieta por sexos

En la composición de dietas de *Rhinobatos productus* se identificaron 13 categorías taxonómicas de presas y 28 especies presa (Tabla XXXV). Las hembras se alimentaron de 28 especies presa dentro de 13 categorías taxonómicas y los machos de 22 especies presas en 10 categorías taxonómicas.

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) muestran que *R. productus* exhibe preferencia por el grupo de los crustáceos. Entre sexos se observan diferencias en los porcentajes. Las hembras presentaron porcentajes altos en número (%N) en las categorías: DECA (34), CARI (26.4) y BRAC (12.8); en peso (%P): DECA (22), BATR (22.6) y CLUP (26.7); en frecuencia de ocurrencia (%FO): DECA (37.5), BRAC (34.5) y BATR (25.6). Los machos en %N en las categorías: CARI (40.9), DECA (37.7) y BATR (6.1); en %P: DECA (22.6), BATR (16.5) y CLUP (15.9); en %FO: DECA (51.6), CARI (35.9) y BATR (21.9) (Tabla XXXV; ver apéndice III).

Las diferencias en las proporciones de consumo entre los sexos se observan con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), además, se muestran diferencias del error estándar (ES) entre estos índices. De acuerdo al %IIR hembras y machos presentan mayor consumo por las mismas categorías taxonómicas de presas (CARI, DECA, MYCT), las proporciones varían. Las hembras consumen CARI (%IIR±SE= 30.84±30.22), DECA (%IIR±SE= 19.02±11.03), MYCT (%IIR±SE= 9.98±30.13), sin embargo PERC presenta SE grande (%IIR±SE= 5.57±96.98). Los machos consumen CARI (%IIR±SE= 25.45±34.14), DECA (%IIR±SE= 21±19.95) y MYCT (%IIR±SE= 20.77±392.29). Por otro lado con %IIG, cambian las dos categorías taxonómicas de presas importantes, así como el ES. Las hembras exhiben mayor consumo por DECA (%IIG±SE= 14.65±0.44), CARI (%IIG±SE= 13.75±1.21 y BRAC (%IIG±SE= 8.97±0.29) y existe una disminución del ES en PERC (%IIG±SE= 5.81±5.04). Los machos presentan mayor consumo por DECA (%IIG±SE= 20.38±0.90), CARI (%IIG±SE= 18.89±0.97) y BRAC (%IIG±SE= 8.75±0.88) (Fig. 95; ver apéndice III).

Tabla XXXV. Composición de la dieta de *Rhinobatos productus* por sexo y categorías taxonómicas de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonómicas de presas	# de especies presa	Sexo/Medidas relativas cuantitativas (RMPQ)					
		Hembras			Machos		
		% N	% P	% FO	% N	% P	% FO
PECES							
Clupeiformes (CLUP)	1	3	26.7	12.4	0.9	15.9	4.7
Myctophiformes (MYCT)	3	6.1	0.9	9.1	4.3	0.1	6.3
Ophidiiformes (OPHI)	1	1	2	4.1	--	--	--
Batrachoidiformes (BATR)	2	8.3	22.6	25.6	6.1	16.5	21.9
Gasterosteiformes (GAST)	1	1.2	0.6	2.5	--	--	--
Perciformes (PERC)	3	1	5.1	2.5	1.7	2.6	7.8
Pleuronectiformes (PLEU)	1	1.2	2.4	4.1	--	--	--
CRUSTACEOS							
Stomatopoda (STOM)	1	2	3.4	9.9	0.6	0.8	3.1
Decapoda (DECA)	3	34	22.8	37.2	37.7	22.6	51.6
Caridea (CARI)	3	26.4	3	19.8	40.9	14.9	35.9
Anomura (ANOM)	1	2.4	0.4	5	0.9	0.7	4.7
Brachyura (BRACH)	7	12.8	9.5	34.7	5.2	12.1	20.3
MOLUSCOS							
Cephalopoda (CEPH)	1	0.7	0.5	3.3	1.7	13.9	7.8

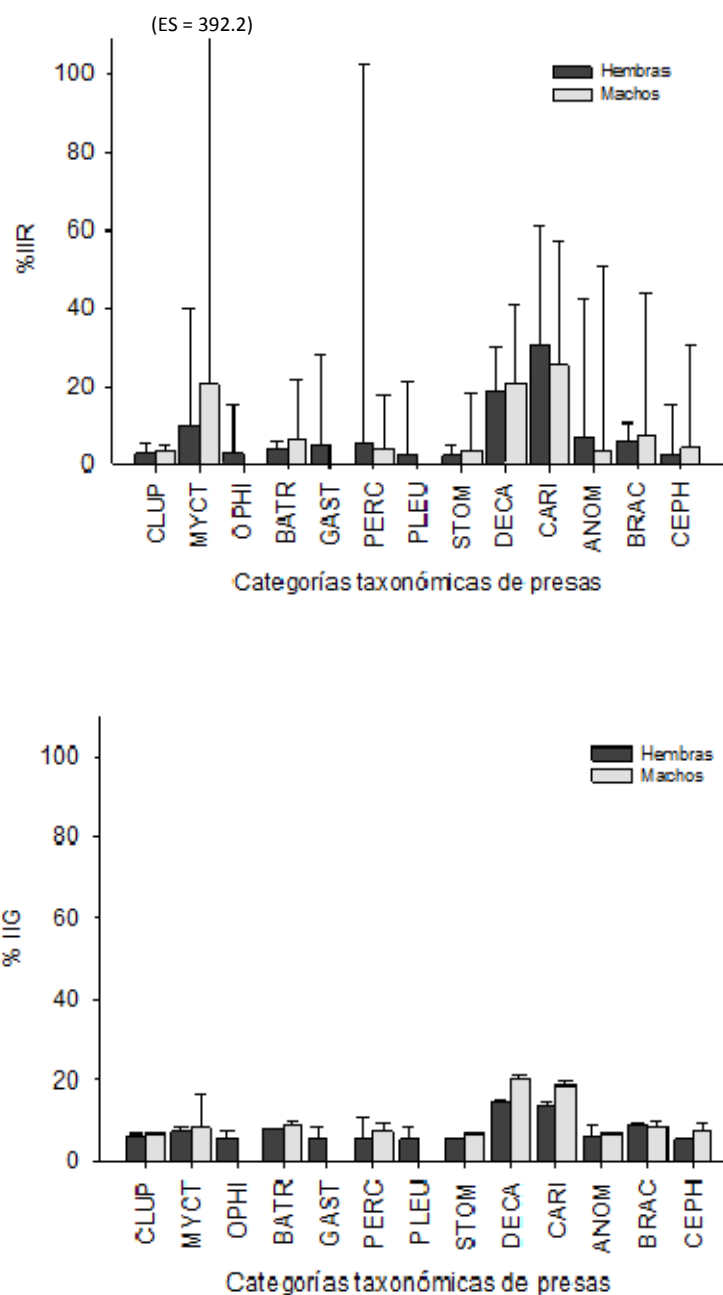


Figura 95. Comparación de la dieta de *Rhinobatos productus* entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresada en porcentaje. (CLUP= Clupeiformes, MYCT= Myctophidiformes, OPHI= Ophidiiformes, BATR= Batrachoidiformes, GAST= Gasterosteiformes, PERC= Perciformes, PLEU= Pleuronectiformes, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, CARI= Caridea, ANOM= Anomura, BRAC= Brachyura, CEPH= Cephalopoda).

De acuerdo al %IIG, se observan diferencias entre sexos en la preferencia de presas, así como en su orden de importancia (primaria, secundaria y terciaria). Las hembras no presentan preferencia principal por alguna categoría de presas, pero si exhiben preferencia secundaria por 8 categorías taxonómicas de presa; DECA, CARI y BRAC entre ellas, y 5 terciarias: GAST, PERC, OPHI, entre otras. A diferencia de los machos que muestran preferencia principal por una categoría taxonómica de presas: DECA; 9 secundarias: CARI, BATR, BRAC; ninguna en preferencia terciaria (Fig. 96). De manera específica, las especies presa representativas dentro de DECA son *Sicyona penicillata*, *Solenocera mutator* y *Sergestes similis*; CARI: *Procesa peruviana* y *Pashiphea pacifica*; BATR: *Porichthys myriaster*; BRAC: *Cancer amphioetus*; MYCT: *Benthosema panamense* y *Symbolophorus* sp.

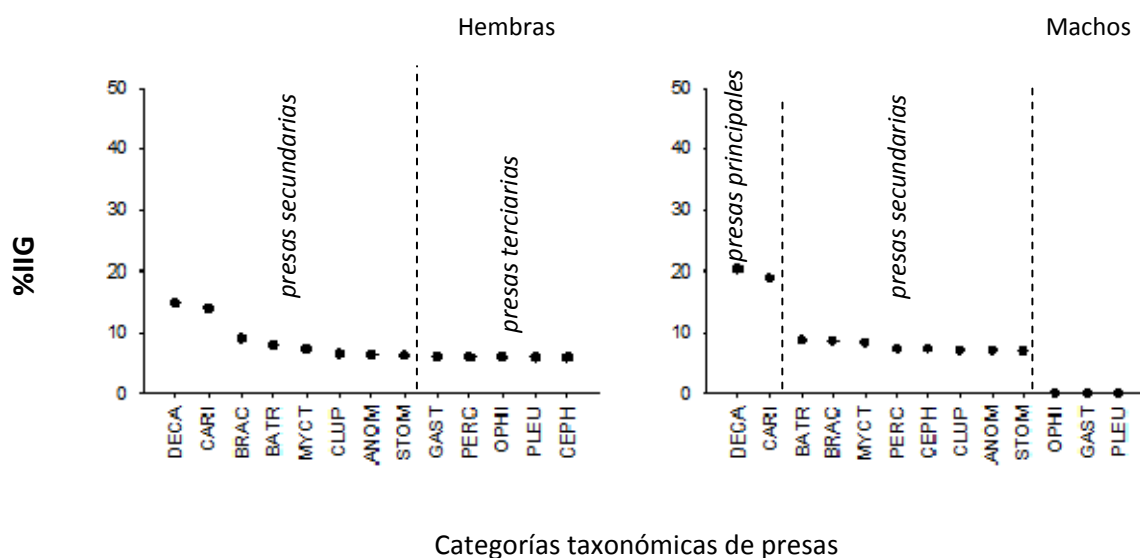


Figura 96. Preferencia de presas de *Rhinobatos productus* entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas. (CLUP= Clupeiformes, MYCT= Myctophidiformes, OPHI= Ophidiiformes, BATR= Batrachoidiformes, GAST= Gasterosteiformes, PERC= Perciformes, PLEU= Pleuronectiformes, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, CARI= Caridea, ANOM= Anomura, BRAC= Brachyura, CEPH= Cephalopoda).

En la figura 97 se observan las variaciones en las proporciones de consumo de las categorías taxonómicas de presas por sexo y estadio de madurez (ver apéndice VI). Se determinaron diferencias estadísticamente significativas entre sexos en el consumo de PERC Y PLEU; entre estadios de madurez en DECA y entre sexo y estadio de madurez en MYCT, BATR, DECA, CARI y BRAC.

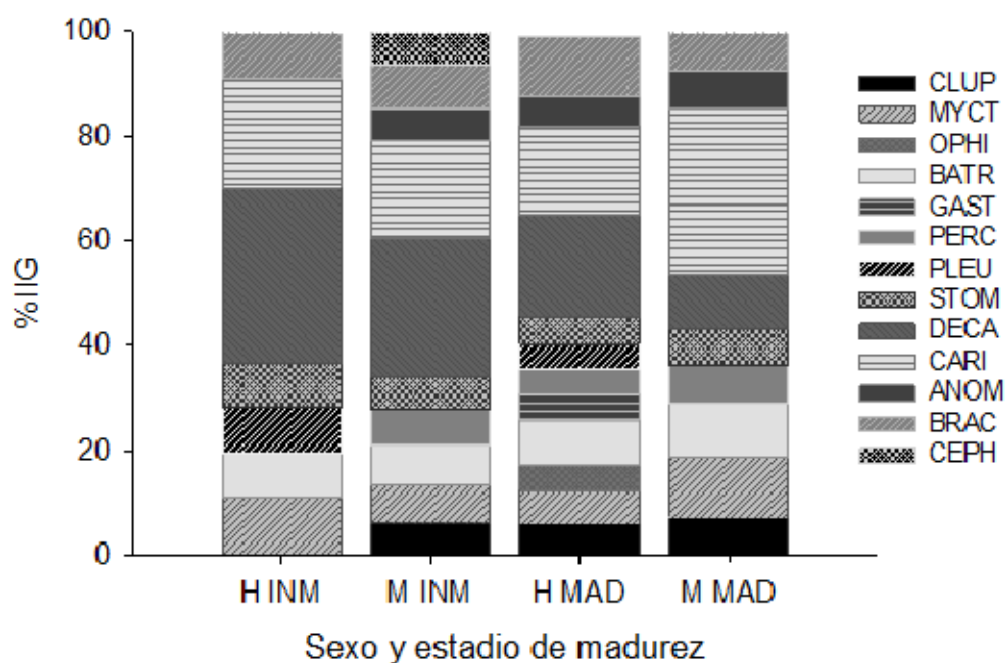


Figura 97. Variación en la proporción de consumo de *Rhinobatos productus* por sexos y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas principales (CLUP= Clupeiformes, MYCT= Myctophidiformes, OPHI= Ophidiiformes, BATR= Batrachoidiformes, GAST= Gasterosteiformes, PERC= Perciformes, PLEU= Pleuronectiformes STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, CARI= Caridea, ANOM= Anomura, BRAC= Brachyura, CEPH= Cephalopoda; H = hembras; M = machos; INM = inmaduro; MAD = maduro).

El análisis gráfico de la estrategia de alimentación de Amundsen demuestra que existe una alta contribución entre individuos depredadores hacia la amplitud del nicho, lo anterior, se observa por la distribución de las categorías de presas (puntos) que tiende hacia la esquina superior. Esto significa que diferentes individuos se especializan sobre diferentes tipos de presas (ver descripción del método II.1.4). Este patrón se ve reflejado en hembras y machos (Fig. 98). De acuerdo al índice de amplitud de dietas (Levin), se obtuvieron valores de $B_i = 0.29$ (hembras) y $B_i = 0.25$ (machos) indicando que son especialistas. Coincidiendo los resultados a partir de la interpretación del método gráfico y el índice de Levin.

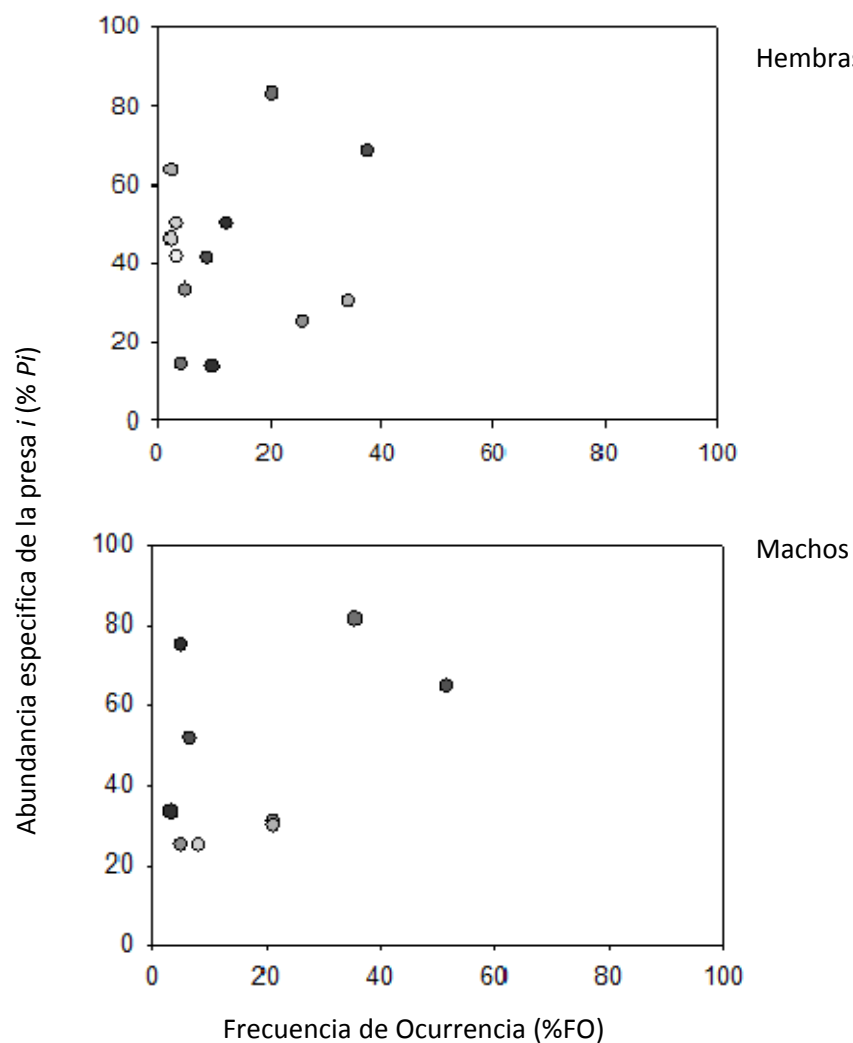


Figura 98. Gráfico del método de Amundsen de *Rhinobatos productus* por sexo para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa una categoría taxonómica de presas.

Al observar la distribución espacial (MDS) de los sexos por su composición de dietas, se aprecia una dispersión similar por lo que se infiere que las dietas entre hembras y machos son similares y que existe un traslape entre estas (Fig. 99). Con ANOSIM se muestra que no existen cambios en la dieta entre los sexos ($P > 0.2$, estadístico $R = 0.014$). El índice de Piankas (traslape de dietas) indica un alto traslape en la dieta entre sexos ($P_{ij} = 0.9611$). Por lo que, los resultados sugieren que las dietas entre sexos son similares.

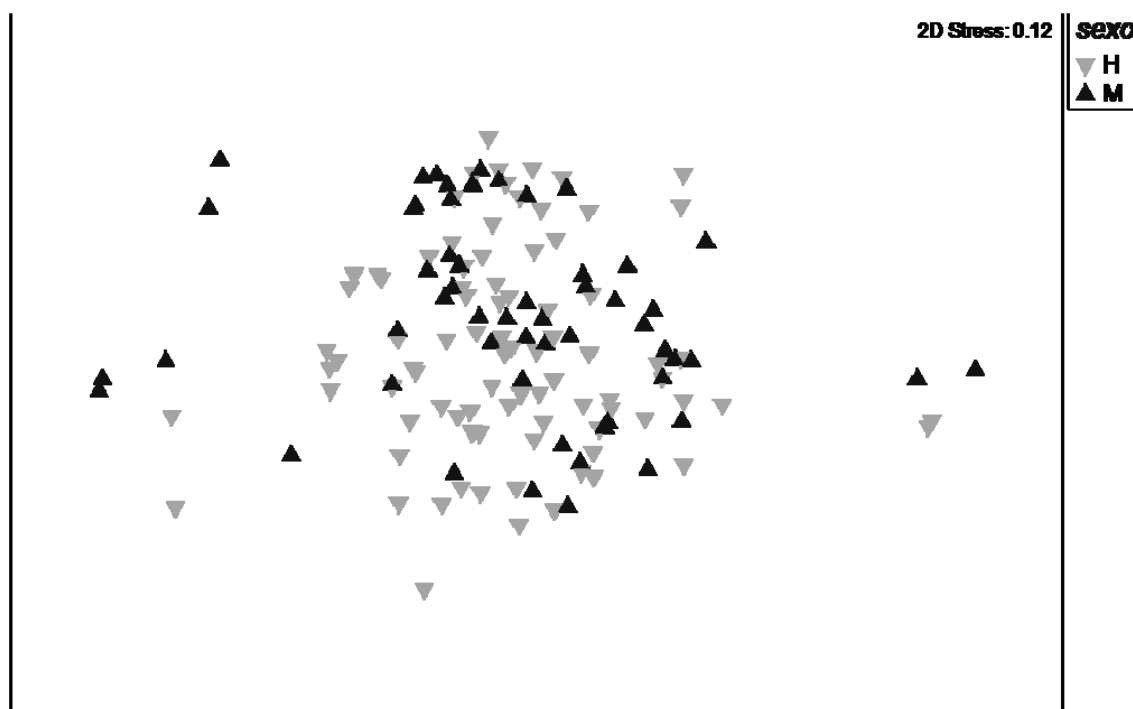


Figura 99. Distribución espacial de hembras y machos de *Rhinobatos productus* en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS) (H= hembras, M= machos).

III. 1.5.2. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA DE *Gymnura marmorata*

Se analizaron 148 estómagos de *Gymnura marmorata* de los cuales 42% presentaron alimento; 38 corresponden a hembras y 25 machos, el resto de estómagos no tenía alimento (58%) por lo que no se incluyeron en los análisis posteriores.

Se construyeron curvas acumulativas del número de estómagos analizados y por categorías taxonómicas de presas y por sexo (Fig. 100). El porcentaje de la proporción de dieta descrita es mayor a 82% y los valores de la pendiente son cercanos a 0.1, por lo que la información obtenida del contenido estomacal con este tamaño de muestra, es suficientemente fiable para hacer las comparaciones entre sexos (Tabla XXXVI). No se incluyeron las comparaciones entre sexo, localidad y estadio de madurez puesto que los estimados cálculos indican que el tamaño de muestra no es suficiente.

Tabla XXXVI. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Gymnura marmorata* por sexo.

AMBAS LOCALIDADES	Estimados calculados	HEMBRAS	MACHOS
	Número de estómagos analizados	38	25
	Asíntota	9.66	8.44
	Pendiente	0.033	0.048
	Proporción de descripción	83%	82%

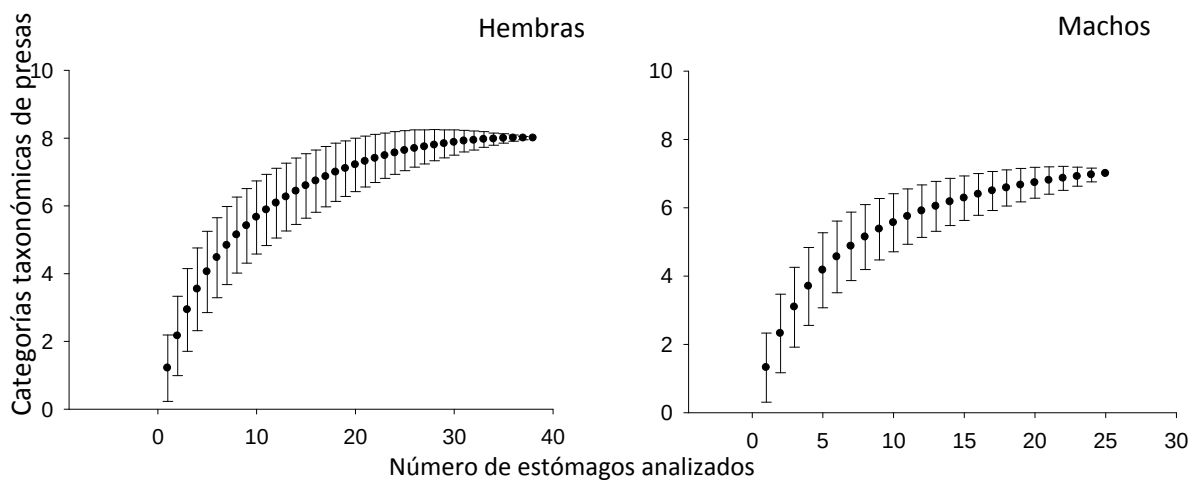


Figura 100. Evaluación del tamaño de muestra a través de curvas acumulativas del número de estómagos analizados de *Gymnura marmorata* por sexo.

Composición de la dieta entre sexos

En la composición de dietas de *Gymnura marmorata* se identificaron 8 categorías taxonómicas de presas y 14 especies presa (Tabla XXXVII). Las hembras se alimentaron de 14 especies presa dentro de 8 categorías taxonómicas de presas y los machos de 7 especies presas en 7 categorías taxonómicas presas (ver Apéndice V).

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) indican que *Gymnura marmorata* presente una preferencia por el grupo de los peces, no obstante existen diferencias entre sexos. Las hembras presentaron porcentajes altos en número (%N) en las categorías BATR (24.5), CLUP (22.6) y PERC (22.6); en peso (%P) PERC (67.8), CLUP (24.2) y OPHI (4.3); frecuencia de ocurrencia (%FO) BATR (34.2), CLUP (26.3) y PERC (26.3). Los machos en %N en las categorías: CLUP (32.5), OPHI (20) y BATR (20); en %P: CLUP (65.6), PERC (20.2) y BATR (11.9); en %FO: CLUP (40), OPHI (28) y BATR (28) (Tabla XXXVII; ver apéndice V).

Tabla XXXVII. Composición de la dieta de *Gymnura marmorata* por sexo y categorías taxonómica de presas expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia (% FO).

Categorías taxonómicas de presas	# de especies presa	Sexo/Medidas relativas cuantitativas (RMPQ)					
		Hembras			Machos		
		% N	% P	% FO	% N	% P	% FO
PECES							
Clupeiformes (CLUP)	2	22.6	24.2	26.3	32.5	65.6	40
Ophidiiformes (OPHI)	1	3.8	4.3	5.2	20	0.01	28
Batrachoidiformes (BATR)	1	24.5	1.2	34.2	20	11.9	28
Perciformes (PERC)	6	22.6	67.8	26.3	10	20.2	16
Pleuronectiformes (PLEU)	1	3.8	1.8	5.2	5	0.01	8
CRUSTACEOS							
Decapoda (DECA)	1	13.2	0.4	10.5	--	--	--
Brachyura (BRACH)	1	3.8	0.01	5.2	2.5	0.01	4
MOLUSCOS							
Cephalopoda (CEPH)	1	5.7	0.2	7.8	10	2.2	8

Las diferencias en las proporciones de consumo entre los sexos se observan con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), además se observan diferencias del error estándar (ES). De acuerdo al %IIR hembras y machos presentan valores mayores por categorías taxonómicas diferentes, excepto CLUP que se presenta en ambos sexos. Las hembras consumen DECA (%IIR $\pm$ ES= 21.87 $\pm$ 126.54), CLUP (%IIR $\pm$ SE= 13.32 $\pm$ 25.87) y PERC (%IIR $\pm$ SE= 12.80 $\pm$ 18.41). Los machos consumen CEPH (%IIR $\pm$ SE= 28.61 $\pm$ 913.80), CLUP (%IIR $\pm$ SE= 14.45 $\pm$ 24.83) y BATR (%IIR $\pm$ SE= 12.24 $\pm$ 20.28). Por otro lado con %IIG, cambian dos categorías taxonómicas de presas, así como la disminución del ES. Las hembras exhiben mayor consumo por BATR (%IIG $\pm$ SE= 13.25 $\pm$ 3E⁻¹⁶), OPHI (%IIG $\pm$ SE= 13.85 $\pm$ 2.56E⁻¹⁶) y PERC (%IIG $\pm$ SE= 13.58 $\pm$ 0.73). Los machos presentan mayor consumo por CLUP (%IIG $\pm$ SE= 17.67 $\pm$ 1.24), BATR (%IIG $\pm$ SE= 15.34 $\pm$ 1.17) y OPHI (%IIG $\pm$ SE= 15.34 $\pm$ 1.17) (Fig. 101, ver apéndice V).

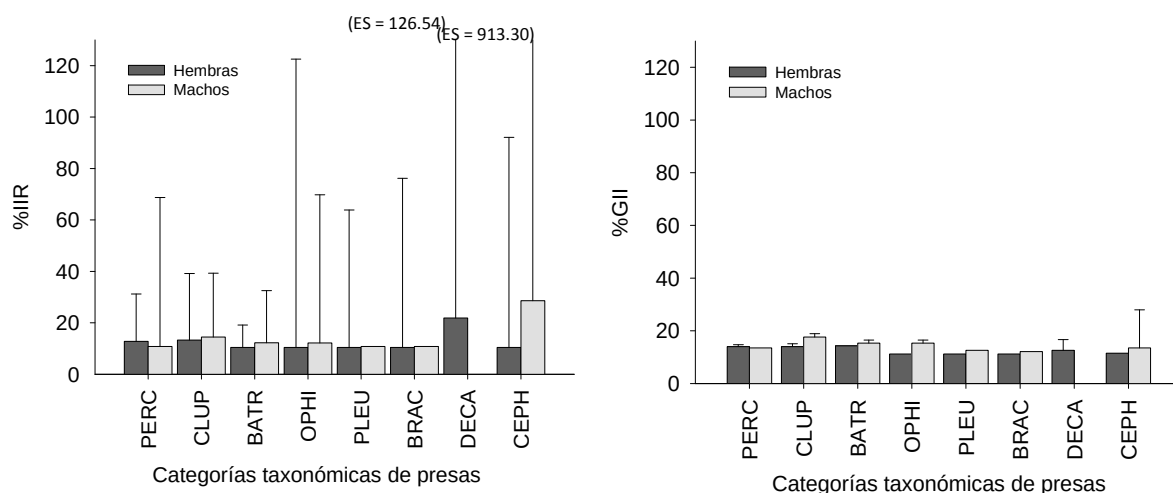


Figura 101. Comparación de la dieta de *Gymnura marmorata* entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresado en porcentaje. (PERC= Perciformes, CLUP = Clupeiformes, BATR = Batrachoidiformes, OPHI = Ophidiiformes, PLEU= Pleuronectiformes, BRAC = Brachyura, DECA = Decapoda, CEPH = Cephalopoda).

Considerando el %IIG, se determinó para cada sexo la preferencia por las presas en orden de importancia (primarias, secundarias y terciarias). En ambos casos, no se observa que exista preferencia primaria ni terciaria por ninguna categoría de presas taxonómicas, solo por secundarias y su ubicación varía entre sexos (Fig. 102). De manera específica, las especies presa representativas dentro de BATR: *Porichthys myriaster*; OPHI: *Lepophidium padale*; PERC: *Trachurus symmetricus* y *Cynoscion* spp; CLUP: *Centengraulis mysticetus*.

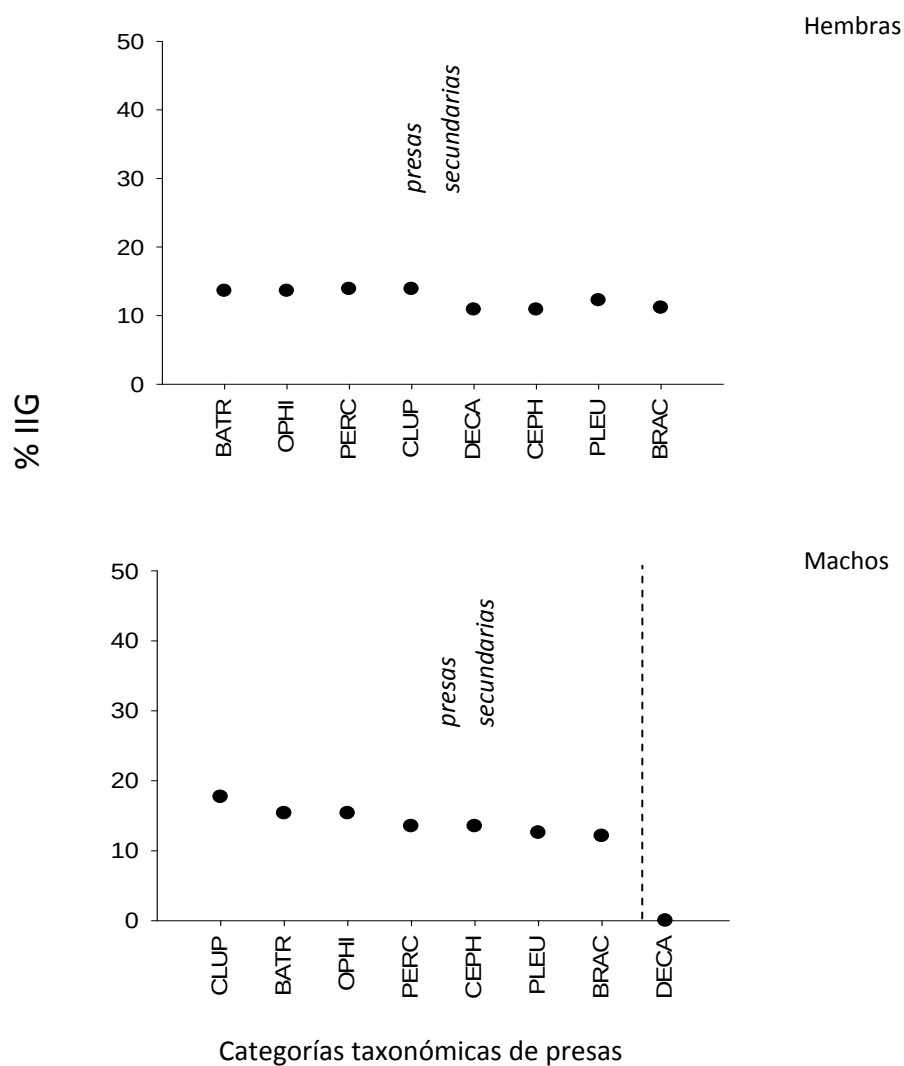


Figura 102. Preferencia de presas de *Gymnura marmorata* entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG). (PERC = Perciformes, CLUP = Clupeiformes, BATR = Batrachoidiformes, OPHI = Ophidiiformes, PLEU = Pleuronectiformes, BRAC = Brachyura, DECA = Decapoda, CEPH = Cephalopoda).

En la figura 103 se observan las variaciones en las proporciones de consumo de las categorías taxonómicas de presas por sexo (ver apéndice VII). Estadísticamente no se encontraron diferencias significativas en las proporciones de consumo entre hembras y machos.



Figura 103. Variación en la proporción de consumo de *Gymnura marmorata* por sexos para las categorías taxonómicas de presas (PERC= Perciformes, CLUP= Clupeiformes, BATR= Batrachoidiformes, OPHI= Ophidiiformes, PLEU= Pleuronectiformes, BRAC= Brachyura, DECA= Decapoda, CEPH= Cephalopoda)

El análisis del método gráfico de la estrategia de alimentación de Amundsen demuestra que en las hembras existe una alta contribución entre individuos hacia la amplitud del nicho, lo cual significa que diferentes individuos se especializan sobre diferentes tipos de presa. Lo anterior se observa en la dispersión de las categorías de presas (puntos) que tiende hacia la esquina superior derecha (Fig. 104). Sin embargo, el índice de amplitud de dietas (Levin) presentó un valor de $Bi=0.62$ sugiriendo que las hembras son generalistas. Por otro lado, según el método gráfico, los machos presentan una estrategia de alimentación especialista (Fig. 103), lo cual, coincide con el valor obtenido del índice de Levin ($Bi = 0.47$).

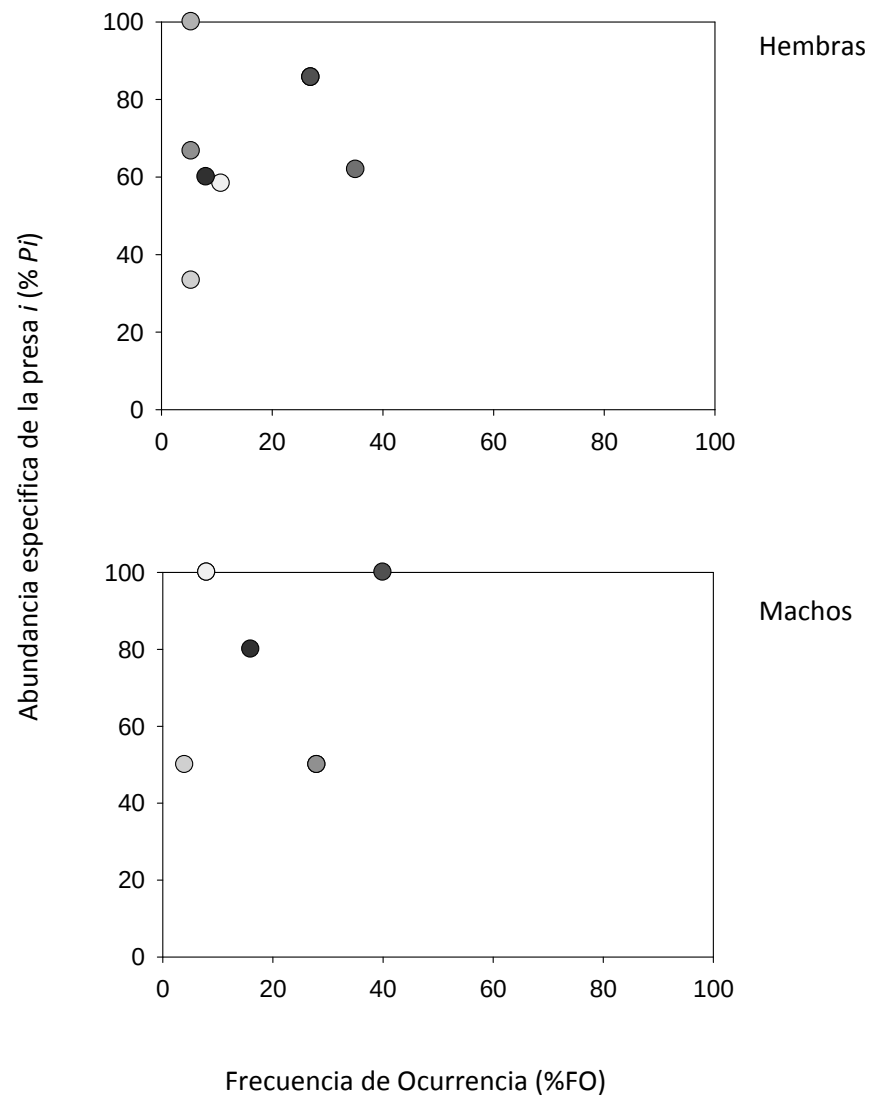


Figura 104. Gráfico de Amundsen de *Gymnura marmorata* por sexo para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa una categoría taxonómica de presas.

La distribución espacial (MDS) de los sexos de acuerdo a su composición de las dietas muestra una dispersión similar aunque los machos están mejor distribuidos en los límites de la distribución de las hembras. Aun así, se puede inferir que las dietas de hembras y machos son parecidas y existe un traslape entre estas. (Fig. 105). Con ANOSIM se muestra que no existen cambios en la dieta entre sexos ($P > 0.5$, estadístico $R = 0.005$). El índice de Piankas (traslape de dietas) indica un traslape alto en la dieta entre sexos ($P_{ij} = 0.81516$); Modelo nulo ($p_{observada} \leq p_{esperado} = 0.885$; $p_{observado} \geq p_{esperado} = 0.1150$) similar.

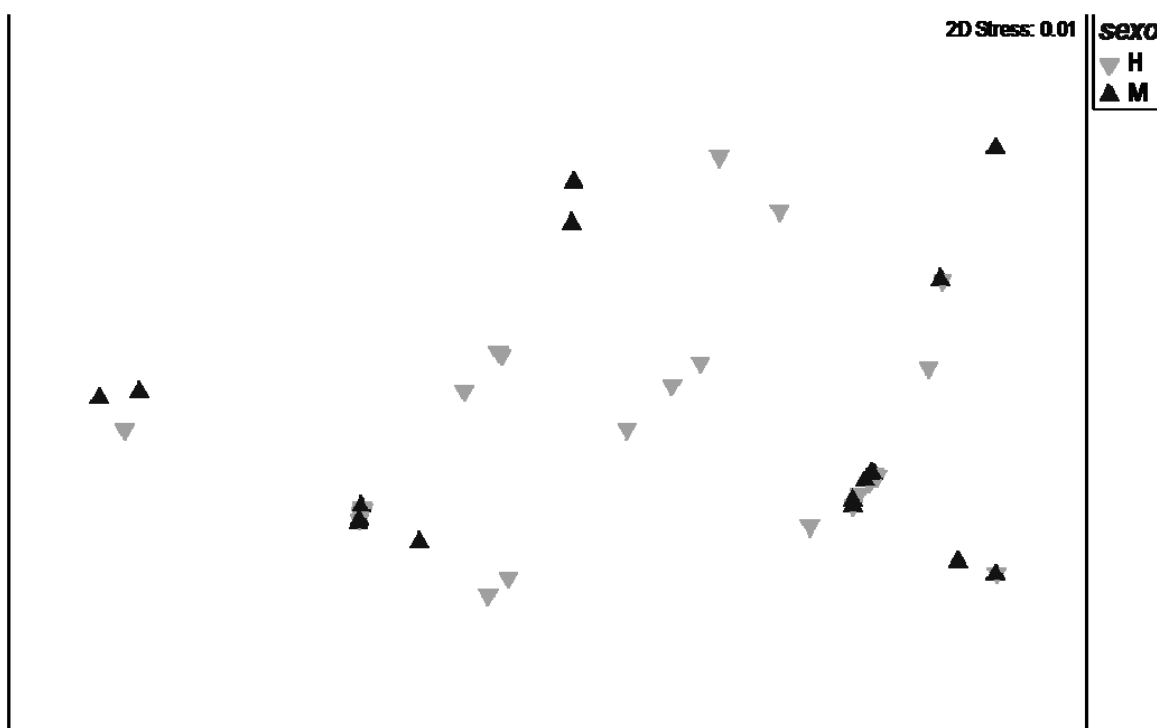


Figura 105. Distribución espacial de hembras (H) y machos (M) de *Gymnura marmorata* en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).

III.1.5.3. COMPARACIÓN DE LAS DIETAS ENTRE LAS ESPECIES

En el análisis se integraron los 185 estómagos de *Rhinobatos productus* y 64 estómagos de *Gymnura marmorata*, con este número de muestra se construyeron las curvas acumulativas con los estómagos analizados y categorías de presa para cada especie (Fig. 106). Por los estimados calculados la comparación de las dietas entre las especies es suficientemente fiable (Ver apéndice VII) para ese tamaño de muestra (Tabla XXXVIII).

Tabla XXXVIII. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata*.

Estimados calculados	ESPECIE	
	<i>R. productus</i>	<i>G. marmorata</i>
n (número de estómagos con presas)	185	63
Asíntota	13.8	8.79
Pendiente	0.003	0.009
Proporción de descripción	94%	91%

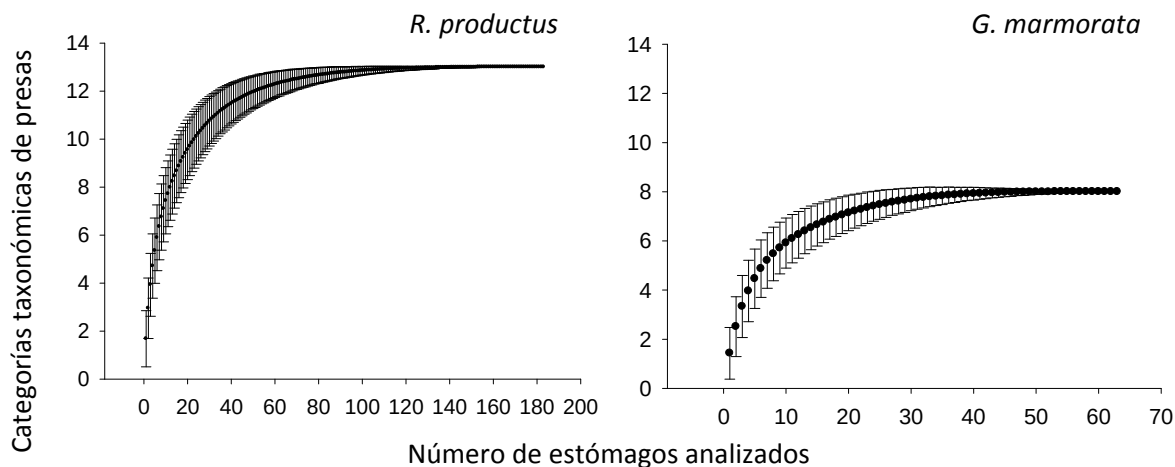


Figura 106. Evaluación del tamaño de muestra a través de curvas acumulativas del número de estómagos analizados de *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata*.

Composición de la dieta entre especies

En la composición específica de las dietas, se identificaron 29 presas incluidas en 12 categorías taxonómicas de presas en *Rhinobatos productus* y 15 presas incluidas en 8 categorías taxonómicas de presas en los contenidos estomacales de la especie *Gymnura marmorata*. El nivel trófico calculado para *R. productus* y *G. marmorata* fue de 3.65 y 4.15, respectivamente.

De acuerdo a las medidas relativas cuantitativas de presas (RMPQ), *R. productus* exhibe una preferencia sobre el grupo de los crustáceos y *G. marmorata* sobre el grupo peces. Los moluscos fueron consumidos por ambas especies pero fueron más comunes en *G. marmorata* (Tabla XXXIX), no obstante, aportaron poco a la composición de la dieta considerando todos las RMPQ.

Se identificaron 20 especies presa que sólo se presentaron en los estómagos de *R. productus*, los cuales se incluyen en las siguientes categorías taxonómicas de presas: estomatópoda (STOM), caridea (CARI), anomura (ANOM), myctophiformes (MYCT) y gastorestiformes (GAST); figurando los CARI como el grupo de presas que ocurrieron frecuentemente (ver apéndice V).

De manera específica, ambas especies comparten; dos especies presa pertenecientes al grupo de los peces (*Porichthys myriaster* BATR y *Centengraulis mysticetus* CLUP), una presa del grupo de los crustáceos (*Solenocera mutator* DECA) y cuatro especies más aunque con valores %FO menores a 10% (ver apéndice V).

Tabla XXXIX. Composición de la dieta de *Gymnura marmorata* y *Rhinobatos productus* por categorías, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonómicas de presas			# especies presas	<i>R. productus</i>			<i>G. marmorata</i>		
				% N	% W	%FO	% N	% W	%FO
CRUSTÁCEOS									
Stomatopoda	(STOM)	1	1.57	2.98	7.57	-	-	-	
Decapoda	(DECA)	3	37.07	23.19	42.16	8.24	0.37	6.45	
Caridea	(CARI)	3	33.26	5.42	25.41	-	-	-	
Anomura	(ANOM)	1	1.9	0.45	4.86	-	-	-	
Brachyura	(BRACH)	7	5.82	10.21	17.84	3.53	0.01	4.84	
MOLUSCOS									
Cephalopoda	(CEPH)	1	1.12	3.2	4.86	8.24	0.43	8.06	
PECES									
Clupeiformes	(CLUP)	2	2.35	25.04	9.73	29.41	29.07	32.26	
Myctophiiformes	(MYCT)	3	5.71	0.74	8.11	-	-	-	
Ophidiiformes	(OPHI)	1	0.67	1.67	2.7	2.35	3.83	3.23	
Batrachoidiformes	(BATR)	2	7.84	21.81	24.32	24.71	2.45	32.26	
Gasterosteiformes	(GAST)	1	0.78	0.47	1.62	-	-	-	
Perciformes	(PERC)	6	1.34	4.74	4.32	18.82	62.21	22.58	
Pleuronectiformes	(PLEU)	8	0.56	0.08	2.16	4.71	1.63	6.45	

La preferencia por las presas en orden de importancia (primaria, secundaria y terciaria) para cada especie muestra que *R. productus* tiene preferencia por el grupo de los crustáceos (DECA y CARI) como presas principales y *G. marmorata* tiene preferencia por el grupo de los peces (CLUP, BATR y PERC) como presas principales (Fig. 107). Se observa que existen diferencias en el orden de importancia entre las especies, mostrando así que se comparten algunas categorías taxonómicas de presa entre las especies. e.g. *R. productus* exhibe a DECA como presa principal y *G. marmorata* como presa secundaria.

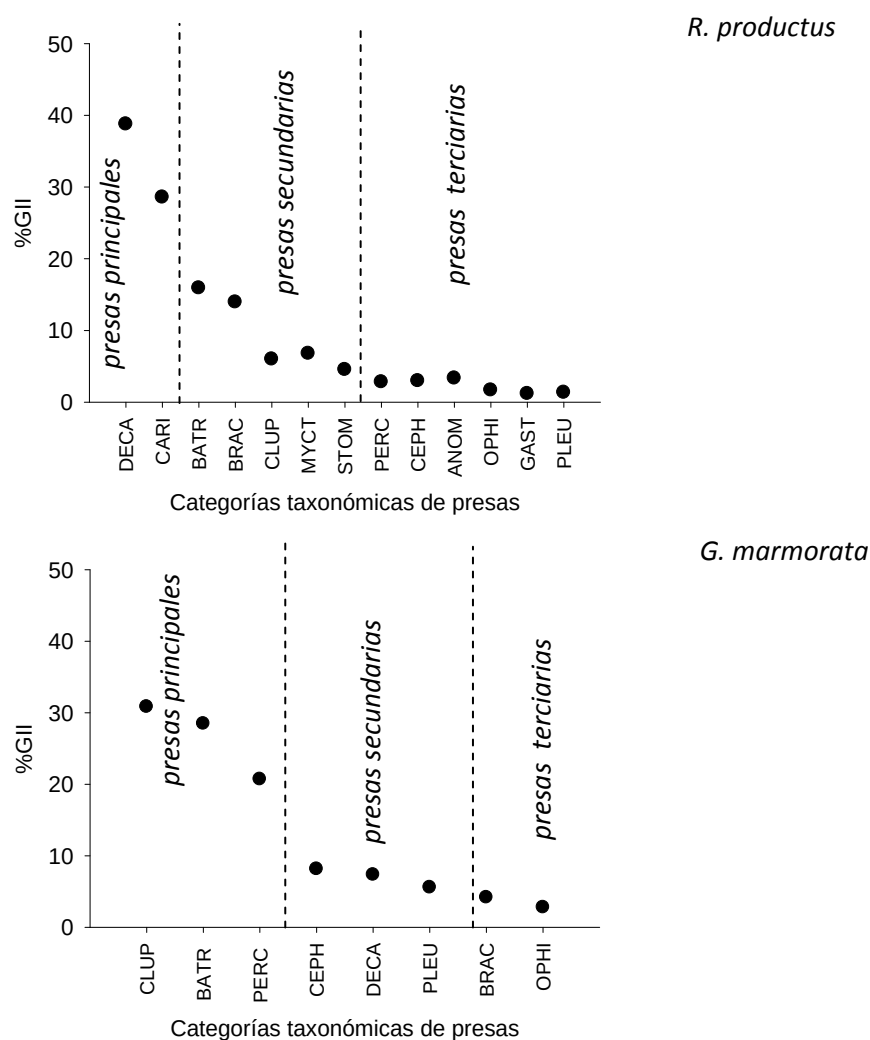


Figura 107. Preferencia por presas para *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata*. (CLUP= Clupeiformes, MYCT= Myctophidiformes, OPHI= Ophidiiformes, BATR= Batrachoidiformes, GAST= Gasterosteiformes, PERC= Perciformes, PLEU= Pleuronectiformes, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, CARI= Caridea, ANOM= Anomura, BRAC= Brachyura, CEPH= Cephalopoda).

Las diferencias en la preferencia sobre un tipo de presas se aprecia cuando se comparan las proporciones de consumo de acuerdo al %IIG por categoría taxonómica de presas. Se observa que aquellos grupos de presas que *R. productus* consume en mayor proporción *G. marmorata* los consume en menor y viceversa (Fig. 108). Se determinaron diferencias significativas entre especies en las proporciones de consumo en las categorías taxonómicas de presas CLUPE, OPHI, PERC y DECA ($P < 0.05$).

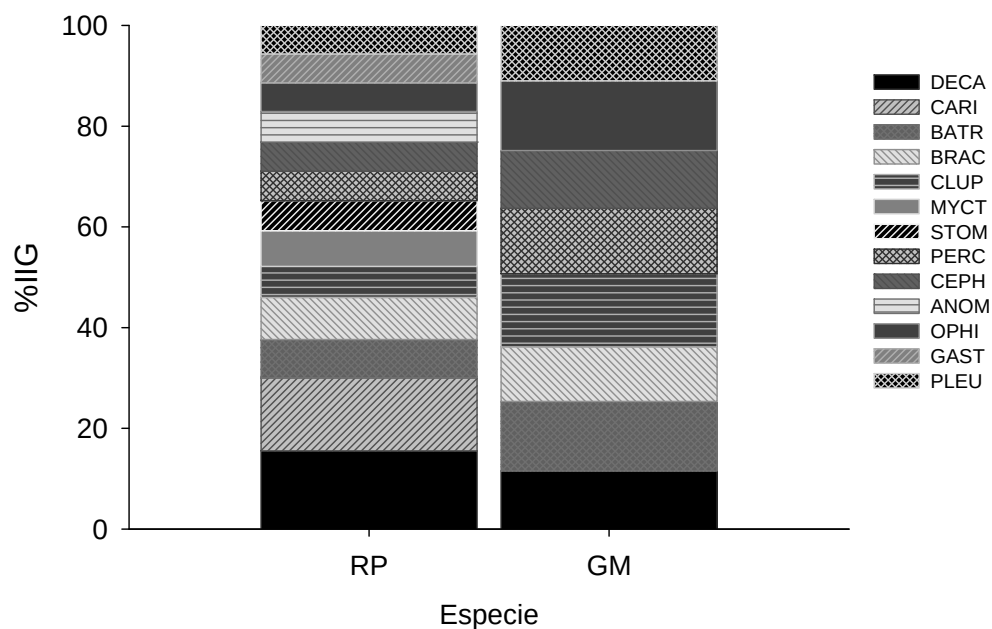


Figura 108. Proporciones de consumo de las categorías taxonómicas de presa de *Rhinobatos productus* (RP) y *Gymnura marmorata* (GM) de acuerdo al índice de importancia geométrica (%IIG) expresado en porcentaje. (CLUP= Clupeiformes, MYCT= Myctophidiformes, OPHI= Ophidiiformes, BATR= Batrachoidiformes, GAST= Gasterosteiformes, PERC= Perciformes, PLEU= Pleuronectiformes, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, CARI= Caridea, ANOM= Anomura, BRAC= Brachyura, CEPH= Cephalopoda).

La dieta de *Rhinobatos productus* exhibió una preferencia en el consumo por presas de CARI y DECA (Fig. 107), sugiriendo que su estrategia de alimentación tiende a la especialización por el grupo de crustáceos tipo camarón. En el análisis del método gráfico de Amundsen, la dispersión de los puntos (presas) indica que ciertos individuos se especializan en un tipo de presas (Fig. 109), lo que promueve una mayor amplitud del nicho. Al comparar con el índice de Levin ($Bi= 0.26$) se puede considerar a la especie como especialista.

A diferencia de la dieta de *Gymnura marmorata*, la cual mostró preferencia de presas incluidas en CLUP, PERC y BATR (Fig. 107), lo que sugiere que su estrategia de alimentación tiende a la especialización del grupo de los peces (Fig. 109). Al realizar la comparación entre el análisis del método gráfico de Amundsen y el índice de Levin, ($Bi= 0.56$) ambos métodos indican que la especie es especialista.

Sin embargo, la diferencia entre el número total de especies presa que presentes en la dieta de *G.ymnura marmorata* (15) comparado con la dieta de *Rhinobatos productus* (29), sugiere que *G. marmorata* tiende a ser generalista pues 66% de las especies presa están incluidas dentro de las categorías taxonómicas de presas CLUP, PERC y BATR, mismas que fueron clasificadas como de preferencia principal. En contraste, *R. productus* tiene 20% de las especies presa incluidas dentro DECA y CARI (preferencia principal).

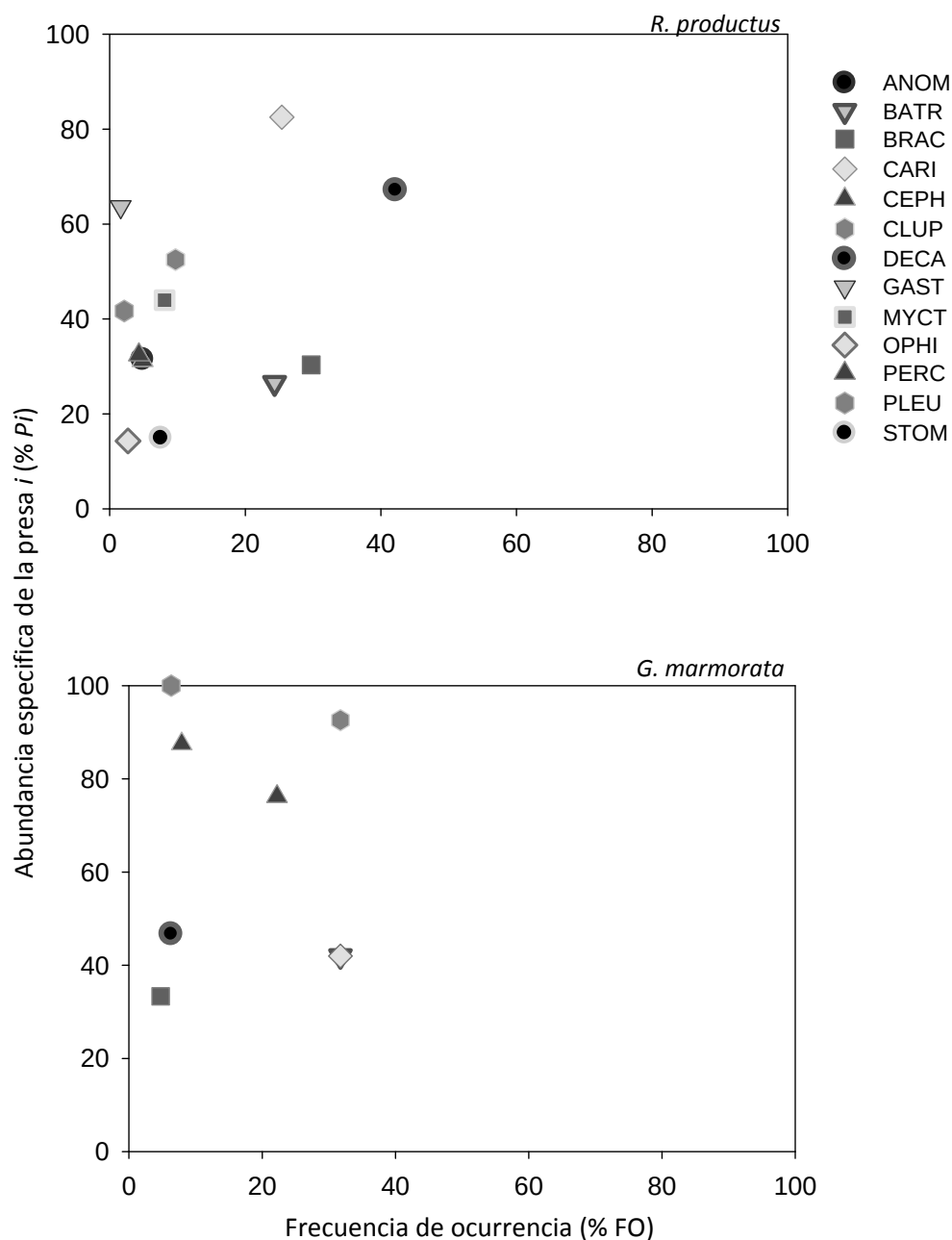


Figura 109. Gráfico de Amundsen de *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* para determinar la estrategia de alimentación. (CLUP= Clupeiformes, MYCT= Myctophidiformes, OPHI= Ophidiiformes, BATR= Batrachoidiformes, GAST= Gasterosteiformes, PERC= Perciformes, PLEU= Pleuronectiformes, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, CARI= Caridea, ANOM= Anomura, BRAC= Brachyura, CEPH= Cephalopoda).

En la tabla XL, se muestran los valores del índice de Pianka, el modelo nulo y el análisis de similitud entre las especies y por sexo. Según el traslapo de dieta y ANOSIM existe una similitud entre *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* ($P_{ij} = 0.685$; $R = 0.197$ respectivamente). Esto se ve reflejado en la distribución de las especies en función de sus dietas con el MDS, *R. productus* presenta una mayor dispersión de puntos (individuos) comparado con *G. marmorata*, sin embargo, este último presenta un traslapo sobre *R. productus* (Fig. 110). Esto indica que a pesar de que sus presas principales son grupos diferentes comparten algunos componentes de su dieta. Las dietas entre sexos de cada especie son similares (eg. hembras y machos de *R. productus*) y comparando cada sexo entre especies (eg. machos de *G. marmora* y *R. productus*) se indica que presentan dietas diferentes, sin embargo, la comparación entre resultados es discrepante (tabla VII).

Tabla XL. Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud para *Rhinobatos productus* (Rp) y *Gymnura marmorata* (Gm) por sexo. (IS = índice simulado)

Comparaciones	Traslado de dieta		Análisis de similitud (ANOSIM)
	Índice de Piankas	Modelo nulo	
<i>R. productus</i> - <i>G. marmorata</i>	$P_{ij} = 0.6865$ Dietas similares	IS = 0.70103 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.453$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.543$	Estadístico R= 0.197 Nivel de significancia 0.1% Similitud alta
<i>Rp</i> hembras- <i>Rp</i> machos	$P_{ij} = 0.9336$ Dietas similares	IS = 0.7368 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 1.000$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.000$	Estadístico R= 0.011 Nivel de significancia 22.3% Similitud alta
<i>Gm</i> hembras- <i>Gm</i> machos	$P_{ij} = 0.93574$ Dietas similares	IS = 0.5724 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.991$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.009$	Estadístico R= 0.002 Nivel de significancia 35.6% Similitud alta
<i>Rp</i> hembras- <i>Gm</i> hembras	$P_{ij} = 0.7181$ Dietas similares	IS = 0.6095 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.472$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.528$	Estadístico R= 0.159 Nivel de significancia 0.1% Similitud alta
<i>Rp</i> machos- <i>Gm</i> machos	$P_{ij} = 0.41482$ Dietas diferentes	IS = 0.5806 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.098$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.902$	Estadístico R= 0.308 Nivel de significancia 0.1% Separación reducida
<i>Rp</i> hembras- <i>Gm</i> machos	$P_{ij} = 0.3041$ <u>Dietas diferentes</u>	IS = 0.2057 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.594$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.406$	Estadístico R= 0.2 Nivel de significancia 0.1% <u>Similitud alta</u>
<i>Rp</i> machos – <i>Gm</i> hembras	$P_{ij} = 0.58949$ Dietas ~ similares	IS = 0.6090 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.452$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.548$	Estadístico R= 0.225 Nivel de significancia 0.1% Separación reducida

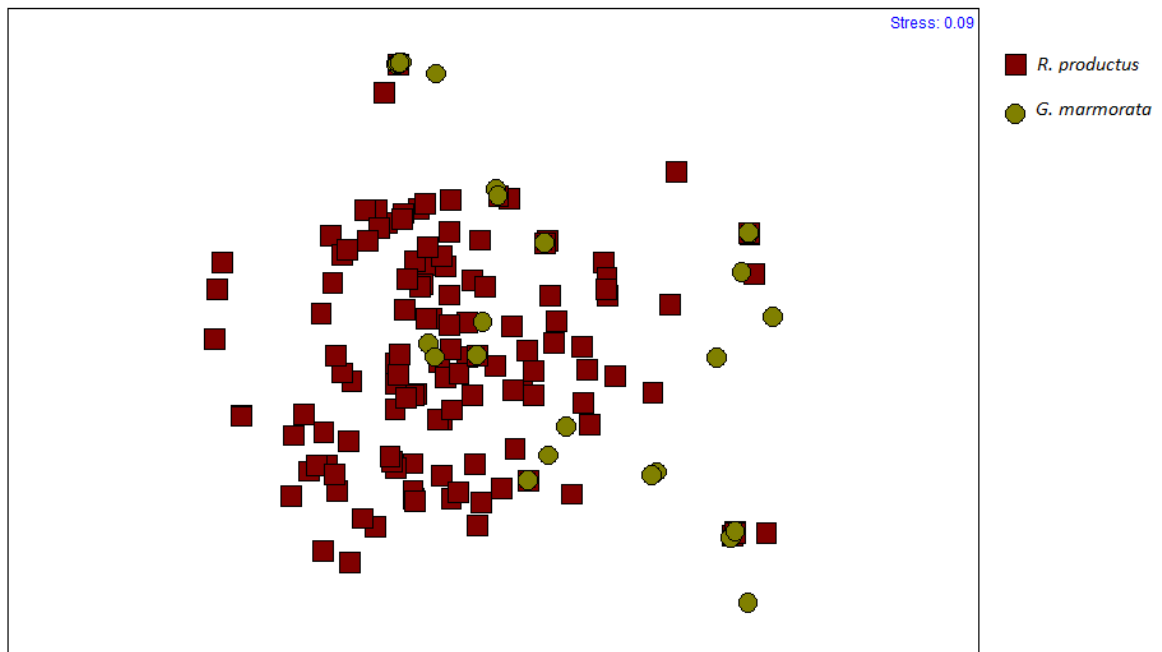


Figura 110. Distribución espacial de *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS).

III.1.6 DISCUSIÓN

Se observaron diferencias en el porcentaje de estómagos vacíos de las dos especies de batoideos analizadas. Encontrando un porcentaje bajo en *Rhinobatos productus* (23%) y un porcentaje alto en *Gymnura marmorata* (58%). En batoideos algunas especies de rajas muestran una alta proporción de estómagos con presas, sin embargo, en especies de rajas piscívoras se ha reportado una alta proporción de estómagos sin alimento (San Martín et al., 2007).

En los estudios realizados en el Pacífico al sur de la Península de Baja California para *R. productus* y *G. marmorata* los porcentajes de estómagos vacíos variaron. Para *R. productus* en Bahía Almejas, BCS 44% (Bizzarro, 2005) y 84 % (Downton-Hoffman, 2007); y en Laguna San Ignacio 8% de los estómagos estuvieron vacíos. Para *G. marmorata* en Bahía Almejas, BSC Bizzarro (2005) reportó 61% de estómagos vacíos, lo cual, es similar a lo encontrado a este estudio. A diferencia de *R. productus* que no se observa un patrón en lo reportado.

Por otro lado, se ha sugerido que hembras preñadas en su fase terminal el estómago está vacío para aumentar el espacio uterino donde se desarrollan las crías (Romo-Curiel y Pérez-Jiménez comm pers), por lo que si se muestrearon hembras preñadas, habría mayor probabilidad de encontrar un número elevado de estómagos vacíos.

Además, se ha señalado que la técnica de captura (tipo de arte de pesca) de los organismos puede influenciar la cantidad de contenido en los estómagos, ya que puede darse una regurgitación perdiendo parte o completamente el alimento dentro del estómagos. Otro factor a considerar es el tiempo de digestión de las presas (Wetherbee and Cortés, 2004) . Por lo que, la fase de desarrollo de los embriones (dentro de uteros), la técnica de captura y tiempo de degradación de las presas, pudiesen explicar del porcentaje de estómagos vacíos que se encontraron en este estudio.

La especie *R. productus* presentó un espectro trófico amplio representado por 29 especies presa figurando los crustáceos como grupo dominante y los peces como grupo complementario. Se ha descrito que la mayoría de las especies de rajas se alimentan de presas bentónicas principalmente crustáceos, aunque se ha observado que organismos de tallas mayores pueden depredar peces teleósteos y calamares (San Martin et al., 2007). Esto es consistente con lo reportado por Talent (1982), Bizarro (2005) y Downton-Hoffman (2007) para *R. productus*. Encontraron que la dieta estaba dominada por crustáceos; en California, EUA por cangrejos (Talent, 1982); en Bahía Almejas, BCS por cangrejos (epibentónicos) (Bizarro, 2005) y decápodos; y en Laguna San Ignacio, BCS por estomatópodos (Downton-Hoffman, 2007). En los tres estudios los peces figuran como presas secundarias en importancia.

Para otras especies del género *Rhinobatos* como *R. typus* se ha reportado que se alimenta exclusivamente de peneidos y cangrejos portunidos en las costas de Australia (White et al., 2004). En el Pacífico, en las costas de Colombia *R. leucorhynchus* consume decápodos como presas de mayor importancia seguido por peces (Navia et al., 2007). En México, en Jalisco y Colima *R. glaucostigma* se alimenta de estomatópodos, decápodos y algunos peces (Valadez-González et al., 2006).

De manera específica existen diferencias en el número de componentes de la dieta de *R. productus* respecto a lo reportado para la especie en California, EUA (Talent, 1982; 11 especies presas), Bahía Almejas, BCS (Bizarro, 2005; 61 especies presa; Downton-Hoffman, 2007; 9 especies presa) y Laguna San Ignacio, BCS (Downton-Hoffman, 2007; 40 especies presa) y lo encontrado en este estudio (29 especies presa). Estas variaciones pueden estar asociadas al tamaño de muestra en cada estudio: Talent (1982) $n = 82$; Bizarro (2005) $n = 293$; Downton-Hoffman (2007) $n = 16$ en Bahía Almejas y $n = 325$ en Laguna San Ignacio). Cuando el número de estómagos analizado es bajo hay mayor probabilidad de que no se esté realizando una descripción de dieta adecuada, por tal razón se recomienda construir curvas acumulativas para determinar el tamaño mínimo de muestra (Ferry and Cailliet, 1996; Wetherbee and Cortés, 2004).

Por otro lado, hubo diferencias respecto a las especies presa identificadas entre los estudios realizados en las costas del pacífico de Baja California Sur y lo observado en este estudio, así como diferencias en la misma área de muestreo (Tabla XLI). Los grupos de especies presa que coinciden en la mayoría de los estudios son los decápodos y los cangrejos braquiuros. Estas diferencias de los grupo presa principales entre los estudios podría atribuirse a la distribución de las especies, y dentro de Bahía Almejas, B.C.S. a cambios en la abundancia de las presas y composición específica de la comunidad bentónica. Se ha reportado que existen cambios en la composición de la comunidad en bahía Magdalena, B.C.S. los cuales están asociados a la ocurrencia de fenómenos el Niño y la Niña (De la Rosa-Meza, 2005).

Tabla XLI. Comparación de los principales grupos de presas de *Rhinobatos productus* entre estudios realizados en el Pacífico de Baja California Sur y el presente estudio en la región norte del golfo de California

Grupo de presas principales	Alto golfo de California (este estudio)	Bahía Almejas, B.C.S. (Bizarro, 2005)	Bahía Almejas, B.C.S. (Downton-Hoffman, 2007)	Laguna San Ignacio, B.C. S. (Downton-Hoffman, 2007)
Misidáceos		mysidaceos		
Carideos	<i>Procesa peruviana</i>			
Decápodos	<i>Syciona penicillata</i> y <i>Solenocera mutator</i>	<i>Ambidexter panamensis</i> y <i>Farfantepenaeus californiensis</i>	<i>F. californiensis</i>	<i>F. californiensis</i>
Estomatópodos				<i>Hemisquilla ensigera californiensis</i> y <i>Hemisquilla</i> sp
Anomuros				<i>Pleuroncodes planipes</i>
Cangrejos braquiuros	<i>Cancer amphioetus</i>	<i>Pinnixa tomentosa</i> y <i>P. occidentalis</i>	<i>Callinectes bellicosus</i> y <i>C. arcuatus</i>	

No se hizo un estudio de abundancia pero se revisó literatura de las especies presa. Los crustáceos principales que depreda *R. productus* miden entre 4-10 cm LT y 3-17 cm ancho de caparazón (AC) y están asociados a fondos lodosos en profundidades someras hasta mayores a 300 m (ver apéndice IX). Las especies presa identificadas como mayor importancia fueron los decápodos *Sicyona penicillata*, *Solenocera mutator* y *Sergestes similis*, las cuales, son consideradas como especies abundantes, dominantes y comunes (Fischer et al., 1995b; Hendrickx, 1999a, 1999b, 1999)

Por otro lado, el espectro trófico de *G. marmorata* se compuso por 14 especies presas, siendo el grupo de los peces las presas dominantes. Bizzarro (2005) reportó en Bahía Almejas, BCS esta preferencia, además el grupo moluscos estuvo mejor representado en la dieta (caracoles, almejas y calamares) a diferencia de este estudio que solo se reportó una especie de calamar; y en tercer lugar crustáceos (carideos y brachyuros). Respecto a especies del mismo género, menciona que *G. poecilura*, *G. natalensis*, *G. altavela* y *G. micrura* exhiben preferencia por los peces como presas principales, seguido de moluscos y crustáceos.

De manera específica las presas de peces más importantes en Bahía Almejas fueron *Xenistius californiensis* (haemulidos), *Mugil cephalus* y *M. curema* (mugilidos), *Eucinostomus dowii* (gerridos) y *Etropus crossotus* (pleuronectiformes) (Bizzarro, 2005). Para este estudio en el Alto Golfo de California *Centengraulis mysticetus* (cupleidos), *Lepophidium padale* (ophididos), *Porychthys myriaster* (batracoididos), *Trachurus symmetricus* y *Cynoscion* spp (perciformes). Estas especies de peces, presentan tallas máximas desde 17-80 cm longitud total (LT). En el caso de *C. mysticetus* y *T. symmetricus* forman cardúmenes grandes y se encuentran cercanos a la costa (pelágico costero) (ver apéndice IX). En estudios de elasmobranquios se ha reportado que organismos de talla corporal grande tienen la capacidad de alimentarse de presas que habitan comunidades bentónicas y pelágicas (Treolar et al., 2007)

De acuerdo al nivel trófico (NT) calculado para cada especie, *G. marmorata* (NT= 4.15) presentó un mayor nivel que *R. productus* (NT= 3.65), esto refleja que la alimentación de *G. marmorata* exhibe preferencia por los peces. Dentro de los batoideos, en algunas especies de rajas se encuentran en el mismo nivel considerándose como consumidores secundarios y

terciarios. Especies que se alimentan preferentemente de peces el nivel trófico donde se encuentran es $NT > 4.0$ y especies que se alimentan de invertebrados se encuentran alrededor de $NT = 3.5$ (Treolar et al., 2007).

Respecto a las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) usadas en la descripción de la dieta, proveen información sobre el valor nutricional de las presas (%P), comportamiento de forrajeo (%N) y selección de un taxón dado (%FO) (Bizzarro et al., 2007; Wennhage and Pihl, 2002). Sin embargo, al utilizar el índice de importancia relativa (IIR) y el índice de importancia geométrico (IIG) se mostraron diferencias.

Los cambios encontrados en los valores de IIR y IIG se deben a su fundamento matemático. Por un lado IIR al multiplicar la suma del %N y %P por la %FO pondera el resultado (Bizzarro et al., 2007). Teniendo así que, presas cuyo %N y %P son bajos pero %FO alto pueden aparecer en un orden de importancia sobreestimado o en el caso contrario, altos valores de %N y %P pero bajos de %FO se puede subestimar.

Assis (1996) menciona que entre las ventajas de utilizar el IIG están que los pesos de cada parámetro (RMPQ) son equiparables teniendo un balance entre ellos, aunado a que la interpretación biológica es más fácil y provee información más precisa sobre el contenido estomacal cuando se usan los RMPQ por separado. En el estudio realizado por (Gümüs et al., 2002) se observó que se facilita la discriminación de las presas en función de su importancia con el uso del IIG.

Para este estudio, se utilizó el %N y %FO debido a que las presas presentaban un grado de degradación alto (estructuras duras en su mayoría) por lo que su aporte en %P no era correspondiente e incluirlo pudiese subestimar la importancia de las presas. La disminución del error estándar cuando se calculó IIG respecto a IIR, puede indicar la variabilidad dentro de los datos, IIR al ponderar por %FO aumenta esta variación a diferencia del calculado con IIG.

En las especies no se encontraron diferencias entre sexos en la composición de la dieta (tabla VIII) aunque las hembras de *R. productus* presentaran 28 especies presa dentro de 13 categorías taxonómicas, los machos 22 especies presa en 10 categorías y las hembras de *G.*

marmorata se alimentasen de 14 especies presa dentro de 8 categorías taxonómicas y los machos de 7 especies presa en 7 categorías taxonómicas. Se han encontrado diferencias entre sexos en otros batoideos (myliobatiformes), las cuales están asociadas a una presumible segregación entre hembras y machos; ocupan diferentes hábitats y por tanto tienen acceso a presas diferentes (Gray A.E. et al., 1997). Sin embargo, esta especie (*Myliobatis californica*) se le considera como nadadora, es decir, habitan en la columna de agua logrando penetrar zonas oceánicas al realizar migraciones estacionales (Márquez-Farias and Blanco-Parra, 2006), lo que puede marcar la diferencia cuando se compara con aquellas especies que presentan hábitos bentónicos. E.g. especies de rajas de la una misma familia que se encuentran en diferentes sitios con abundancia similar tienen acceso a las mismas presas potenciales no encontrándose diferencias entre sexos (Platell et al., 1998), por lo que pueden ocurrir en un mismo hábitat, crecer en tallas similares y mostrar capacidades depredadoras parecidas por lo que se esperaría que hembras y machos posean tanto dietas similares como desarrollen similares roles ecológicos (San Martin et al., 2007).

En el caso de *R. productus* se ha reportado la similitud (estadísticamente) entre la composición de dietas entre hembras y machos (Bizarro, 2005) solo se detectó un patrón diferencial por la preferencia de presas (Downton-Hoffman 2007). Sin embargo, en este estudio se identificaron diferencias estadísticamente significativas para algunas de las categorías taxonómicas de presas, entre sexos y entre organismos maduros e inmaduros. Gray et al. (1997) sugieren que estas diferencias podrían estar relacionadas con los requerimientos de las hembras maduras.

Respecto a *G. marmorata* Bizarro (2005) encontró diferencias en la preferencia de presas entre sexos y ontogénicos, aunque se mantiene la preferencia por el grupo de los peces. En el presente estudio, las preferencias por las categorías cambiaron en proporción entre CLUP, BATR y OPHI. No obstante, las hembras fueron las únicas que se alimentaron de crustáceos decápodos. Puesto que no se obtuvieron un número suficiente de estómagos, no se realizó la comparación entre estadios de madurez para la especie.

Se ha mencionado que puede existir un traslapo de dieta entre especies y no necesariamente existe una intensa competencia cuando las presas son abundantes o el comportamiento de alimentación varía (Bizzarro, 2005; Roughgarden and Feldman, 1975). Con ello, se podría sugerir que el traslapo de dietas no es tan grande. Pues por un lado, *R. productus* se le consideró como especialista sobre los crustáceos y *G. marmorata* es especialista sobre peces por lo que, a pesar de que tengan preferencias por algunas especies presa similares, esta similitud no es suficiente como para que exista un traslapo de dieta entre las especies. Con el incremento de la amplitud de nicho, la competencia interespecífica es más importante que la competencia intraespecífica y esta decrece (Piet et al., 1999). Lo que sugiere que la competencia interespecífica entre *R. productus* y *G. marmorata* tiene menor importancia.

Se podría inferir que *R. productus* se encuentra en cerca del fondo donde se puede alimentar de crustáceos de pequeño tamaño y *G. marmorata* presenta un mayor desplazamiento aunque cercano a la costa depredando a peces teleósteos formadores de cardúmenes. En ambos casos aparentemente depredan a presas abundantes. Este comportamiento se ve reflejado en los hábitos y estrategias de alimentación. Existen diferencias en las estrategias de alimentación entre los depredadores para incidir sobre distintos grupos de presa requiriendo mayor movilidad para capturar a las presas (Treolar et al., 2007). (Ellis et al., 1996) mencionan que los hábitos alimentarios pueden ser controlados por diversos factores, como la talla, la estructura de la boca (dientes) y su distribución en relación de las presas potenciales y otras especies depredadoras.

Se ha descrito la generalización del proceso de alimentación de los rhinobatidos, el cual inmoviliza a sus presas en el sustrato de la superficie, la boca es usada para succionar y muerde como mecanismo de manipulación para hacer la ingesta a la presa, este proceso no requiere de un gasto energético por el movimiento de atrapar a las presas como los peces teleósteos (White et al., 2004; Wilga and Motta, 1998). Aunque no hay información sobre el proceso de alimentación para la familia Gymnuridae, se observan diferencias en el tipo de dientes que presenta *G. marmorata* (incisivos agudos) lo que podría facilitar la manipulación y

captura de los peces, contrario a *R. productus* (aplanados tipo pavimento) que ayuda a prensar a los crustáceos.

Finalmente, se ha reportado que las diferencias en la dieta son indicadores de repartición de alimento a través de especies (Bizzarro, 2005; White et al., 2004), lo cual refleja diferencias del hábitat que ocupan (White et al. 2004). Por lo que, se puede sugerir que *Rhinobatos productus* y *Gymnura marmorata* se encuentran ocupando hábitats diferentes accediendo a presas diferentes lo que facilita su coexistencia en el Alto Golfo de California.

SUBCAPÍTULO III.2

HÁBITOS ALIMENTARIOS DE CINCO BATOIDEOS EN BAHÍA MATANCHÉN, NAYARIT

III.2.1 INTRODUCCIÓN

En el estado de Nayarit, San Blas es uno de los principales municipios representando el 4.2% de la superficie del estado. Se desarrollan diversas actividades económicas como la agroindustria, ganadería, turismo, y pesca (Anónimo, 2005). La extensión de litoral corresponde a 40 Km de playa sobre el Océano Pacífico y 25 Km de zonas estuarinas y ríos (Barrón-Mayorquín et al., 2009). Tiene una participación directa en la producción pesquera estatal, donde se produce camarón de mar, estero y cultivado, pulpo, langosta, almeja, ostión, diversas especies de escama como robalo, dorado, pargo, sierra y tiburón y cazón (Anónimo, 2005; López-Medina, 2008).

Santa Cruz de Miramar forma parte de los poblados con vocación pesquera en el área, en específico pesca artesanal. Se localiza dentro de Bahía de Matanchén a 15 Km de San Blas. Está influenciada por los sistemas formados por la contracorriente Norecuatorial, la corriente costera de Costa Rica y la corriente de California, lo que confiere que se encuentre una diversidad de especies (López-Molina and Rodríguez-Sánchez, 2008; Regalado-de-Dios, 2007).

Se ha registrado que la flota pesquera está compuesta por 45 embarcaciones menores. Operan hasta las 25 millas náuticas entre 5-25 brazas, los viajes duran de 1 a dos días dependiendo de la especie objetivo. Las artes de pesca utilizados son la red agallera, línea de mano y cimbra (López-Molina and Rodríguez-Sánchez, 2008). Las especies capturadas son: ostión, langosta y varias especies de peces dentro de las que se encuentran especies de la familia Lutjanidae (pargo colorado, lunarejo y huachinango); Sciaenidae (corvina plateada); Centropomidae (robalo y constantino), Scombridae (sierra), Sphyrnidae (bicuda); Haemulidae (burro blanco).

Dado que no hay una pesquería dirigida hacia el grupo de las rayas bentónicas, los organismos capturados en la pesquería artesanal son descartados formando parte de la fauna de

acompañamiento puesto que no tienen ningún valor comercial, a excepción de *Rhinobatos glaucostigma* que suelen conservarla para consumo directo. En el área son capturadas más de 14 especies de rayas figurando *Aetobatos narinari*, *Dasyatis brevis*, *D. longus*, *Rhinoptera steindachneri* (pelágicas), *Gymnura marmorata*, *Narcine entemedor*, *N. vermiculatus*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Urotrygon aspidura*, *U. chilensis*, *U. rogersi*, *U. nana*, *Urobatis halleri* y *Zapteryx xyster* (bentónicas), entre otras (observación personal).

La información sobre hábitos alimentarios de estas especies son pocos. Stanley Babel (1967) se realizó el estudio sobre la historia de vida de *Urolophus halleri* (sinonimia de *Urobatis halleri*) en California, EU. Como parte de los resultados de alimentación, se determinó que la composición de la dieta estaba dominada por tres clases de invertebrados; pelecípodos, poliquetos y crustáceos (mayor importancia). Y observó un cambio en la dieta entre los organismos maduros e inmaduros. En el Pacífico Mexicano (Jalisco y Colima) Valadez-González et al. (2001) se describió que la dieta estuvo conformada por crustáceos (estomatópodos, anfípodos, cangrejos) como presas de mayor importancia, poliquetos y peces fueron presas de menor importancia.

Valadez-González et al. (2006) analizaron aspectos tróficos de *Rhinobatos glaucostigma*, *Narcine entemedor*, *Urobatis halleri*, *Urotrygon munda* y *U. rogersi* capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima. Los crustáceos (anfípodos, decápodos, estomatópodos y portúnidos) fueron el grupo que se presentó como presa importante para las especies con excepción de *N. entemedor* cuya dieta estuvo dominada por los poliquetos. Se encontraron algunas diferencias en la composición de dietas para cada especie de acuerdo a la temporada estacional. No se encontró un patrón de preferencia de presas respecto a la talla en *U. halleri*, *R. glaucostigma* y *U. rogersi* (Valadez-González et al., 2006).

Son pocos los estudios comparativos sobre ecología trófica entre cuatro o más especies simpátricas (Treolar et al., 2007) y debido a la carencia de información sobre las comunidades bentónicas en la región, el estudiar las relaciones tróficas entre las especies de rayas bentónicas con mayor abundancia darían un esbozo de cómo se están llevando a cabo esas interacciones en ese espacio y durante el momento de del muestreo.

Ya que existen diferencias en la composición de dietas entre especies del mismo género (Platell et al., 1998; Treolar et al., 2007) y que aumenta la competencia entre especies cercanas (Hlohowskyj and White, 1983). Para entender cómo se da la repartición de recursos bajo estas condiciones, se seleccionaron a las especies de rayas bentónicas con mayor abundancia y que presentan un grado de cercanía filogenética capturadas en Bahía de Matanchén, Nayarit, considerando características extrínsecas como la cercanía evolutiva e intrínsecas como el sexo y estadio de madurez sexual. Las especies que se incluyeron en el análisis son: *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis*, *Urotrygon rogersi* y *Rhinobatos glaucostigma* siendo esta última la especie con menor cercanía evolutiva del resto (ver sección I.II ubicación taxonómica). Las preguntas formuladas fueron: ¿existen diferencias en la composición específica de las dietas entre las especies?, ¿existe mayor similitud en las dietas entre las especies que son más cercanas evolutivamente?, ¿el sexo y estadios de madurez influyen en la dieta?, ¿presentan diferente estrategia de alimentación?.

III.2.2. HIPÓTESIS

Las rayas *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis*, *Urotrygon rogersi* y *Rhinobatos glaucostigma* presentan composición de dietas diferente respecto a su cercanía evolutiva, es decir, especies con mayor separación evolutiva presentarán dietas diferentes (entre *R. glaucostigma* y el resto de las especies) y las especies cuya separación evolutiva sea menor presentarán dietas no necesariamente similares (entre las especies del género *Urotrygon* y *Urobatis halleri*). Lo que puede dar lugar a una repartición de recursos permitiendo la coexistencia entre los tres géneros.

III.2.3. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar si las rayas *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis*, *Urotrygon rogersi* y *Rhinobatos glaucostigma* presentan composición de dietas diferente respecto su cercanía evolutiva.

Objetivos particulares

- Describir la dieta de *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi* y *Rhinobatos glaucostigma* considerando el sexo y estadio de madurez.
- Comparar la composición de dietas interespecífica e intraespecíficamente.

III.2.4. MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

En la región sur, las muestras obtenidas para el análisis de dietas corresponden a las capturas de la pesca artesanal ribereña en bahía de Matanchén cuyos desembarques se realizaron en Santa Cruz de Miramar, Nayarit. El área de estudio se encuentra ubicada entre los 21°26' y 21°32' latitud norte y los 105°11'y 105°16' longitud oeste (Fig. 111).

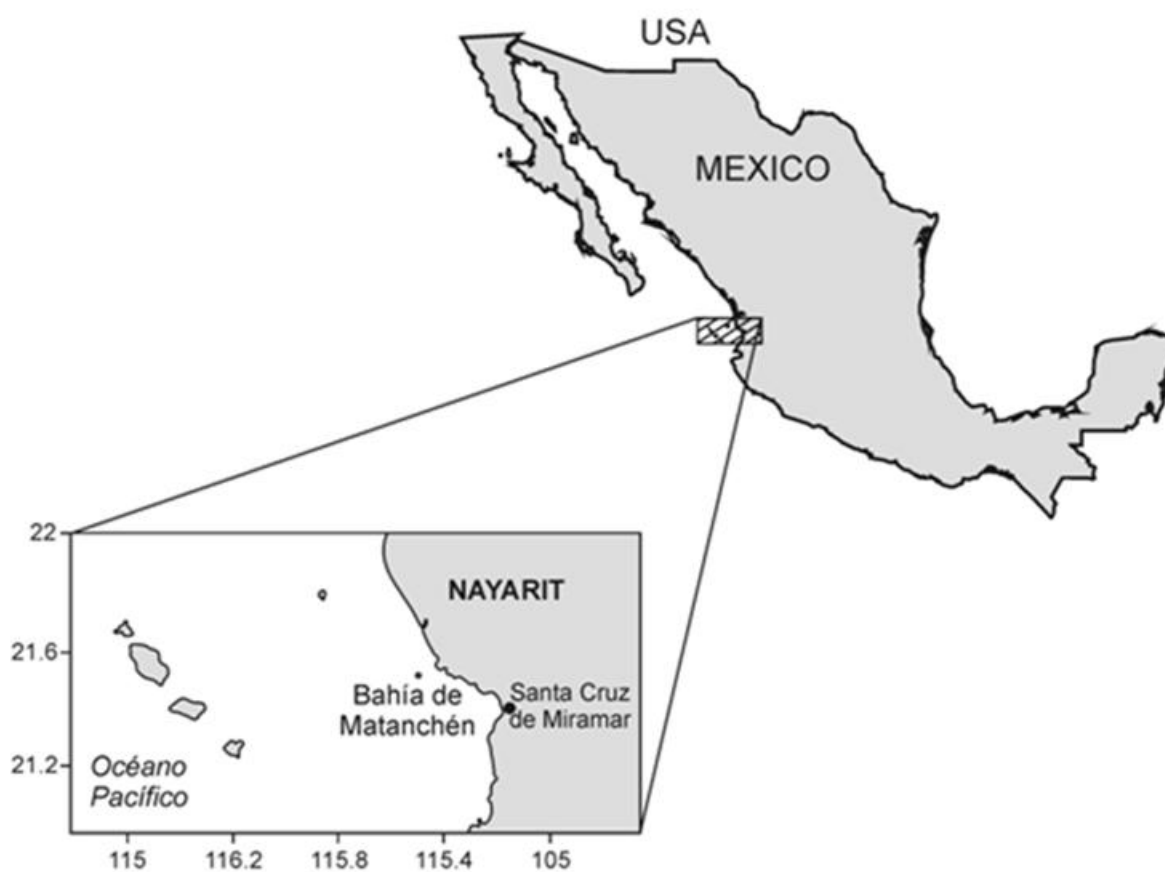


Figura 111. Área de captura de las muestras que corresponden a la región sur localizada en bahía de Matanchén, Nayarit.

Recolecta de muestras

Las muestras de *Rhinobatos glaucostigma* (RG), *Urobatis halleri* (UbH), *Urotrygon aspidura* (UA), *Urotrygon chilensis* (UC) y *Urotrygon rogersi* (UR) se obtuvieron de la pesquería artesanal que se desembarca en Santa Cruz de Miramar, Nayarit durante 2008 (enero a junio) y 2009 (enero a marzo). Los organismos provinieron de la fauna de acompañamiento de la pesca de escama y langosta, ya que no existe una pesca dirigida hacia estas especies de batoideos. Para fines prácticos en las descripciones y análisis se utilizarán las abreviaciones UbH y *Ub. halleri* para referirse a *Urobatis halleri* y no generar confusión con las especies del género *Urotrygon*.

Obtención de estómagos

Se le determinó el sexo a cada individuo a través de la presencia (machos) o ausencia (hembras) de gonopterigios. Se registró la Longitud Total (LT) en el caso de *R. glaucostigma* y el Ancho de Disco (AD) para *Urobatis halleri*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi*. Se extrajo el estómago de la cavidad abdominal, se colocó en una bolsa de plástico, se etiquetó y se congeló para su posterior análisis en el Laboratorio de Ecología Pesquera del CICESE.

Análisis de muestras

Ver en apartado I.1.4. para la descripción detallada de los métodos.

Se construyeron **curvas acumulativas** con el número de estómagos analizados y presas identificadas para evaluar el tamaño mínimo de muestra, y que este fuese suficiente para describir las dietas de cada una de las especies, como lo sugieren Ferry y Cailliet (1996) y Wetherbee y Cortés (2004). Se realizaron los cálculos por especie, sexo y estadio de madurez (maduro e inmaduro). La talla de primera madurez se determinó de acuerdo a las observaciones realizadas durante el muestreo y se comparó con la literatura disponible (ver apéndice III). Para la construcción de las curvas se utilizó el método propuesto por Jiménez-Valverde y Hortal (2003).

Dietas

La identificación de las presas en el contenido estomacal se realizó con base en la literatura especializada de acuerdo al grupo taxonómico. Para facilitar las comparaciones entre las especies de batoideos, una vez identificadas las presas se agruparon en **categorías taxonómicas de presas**. El criterio de agrupamiento estuvo en función de su ubicación taxonómica que se deriva de sus características morfológicas. Para cada especie de rayas, se agruparon en categorías taxonómicas de presas de acuerdo a la dieta de cada una y con nivel taxonómico bajo (ver apéndice IX). Para hacer la comparación entre especies, se agruparon en categorías funcionales: poliquetos sedentarios, poliquetos errantes, tipo camarón pequeño (carideos, cumaceos, anfípodos), estomatópodos, cangrejos (brachyuros, anomuros), moluscos (gasterópodos, bivalvos) y peces (mictofidos).

Para determinar cambios en las proporciones de consumo de las presas Se estimaron las tres **medidas relativas cuantitativas de presas** (RMPQ relative measures of prey quantity): **Método numérico (%N)**, **Frecuencia de ocurrencia (%FO)** y **Método Gravimétrico (%P)**.

Se calculó el **Índice de Importancia Relativa** (IIR) el cual incluye los tres RMQP y se transformo a porcentaje (Bizzarro et al., 2007) para realizar las comparaciones. Además, se calculó el **Índice de Importancia Geométrico** (IIG) y el método gráfico que facilitan la presentación e interpretación de los resultados (Assis, 1996). Se utilizaron %N y % FO para realizar los cálculos.

Con los valores de IIG se calculó el **nivel trófico** de las dietas para cada especie. Se utilizó información en la literatura de los niveles tróficos de las presas y los valores obtenidos de IIG como la proporción de cada categoría de presas (Cortés, 1999; Ebert and Bizzarro, 2007).

La estrategia de alimentación se determinó mediante la interpretación del análisis del **método gráfico de Amundsen**, para ello se calculó la frecuencia de abundancia específica (P_i) y %FO (Amundsen et al., 1996). Se realizó para cada especie por sexo y estadio de madurez. Para complementar el análisis del método gráfico de Amundsen, se determinó la amplitud de

dieta (Bi) por medio del **índice estandarizado de Levin** a partir de los valores de N absoluto (Ludwig and Reynolds, 1988; Randall and Myers, 2001).

Para determinar el grado de dispersión de las dietas, se utilizó el **escalamiento multidimensional métrico** (MDS) (Platell et al., 1998; Rivas and Martínez-Arias, 1991) a partir de una matriz de similitud en el programa PRIMER v 6 (Clarke and Warwick, 2001). Se utilizó el **análisis de similitud** (ANOSIM) como prueba estadística para determinar diferencias en la composición de dieta para cada especie por sexos y estadio de madurez, y entre especies. Los cálculos se realizaron en el programa PRIMER v 6 (Clarke and Warwick, 2001) con los valores obtenidos con IIG.

El traslape de dietas dentro y entre las especies considerando el sexo y estadio de madurez, se calculó a partir del **índice de Piankas** (Gotelli and Entsminger, 2001). Para este cálculo se utilizaron los valores obtenidos en el IIG por categorías taxonómicas de presas (Cortés, 1999; Winemiller and E. Pianka, 1990). Se comparó la matriz con la distribución de valores obtenidos por un modelo nulo, el cual genera patrones en ausencia completa de competencia por recursos. El índice de Pianka y el **modelo nulo** fueron calculados con el programa EcoSim v 7.72.

III.2.5. RESULTADOS

III.2.5.1. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA DE *Rhinobatos glaucostigma*

Se analizaron 172 estómagos de *Rhinobatos glaucostigma* de los cuales 86% presentaron alimento; 82 corresponden a hembras y 70 a machos, el resto de estómagos estaban vacíos (24) por lo que no se incluyeron en los análisis posteriores.

Se construyeron curvas acumulativas del número de estómagos analizados por sexo y estadio de madurez (Fig. 112). De acuerdo al porcentaje de dieta descrita (> 70%) y los valores de la pendiente (< 0.1), se considera que la información obtenida del contenido estomacal en el tamaño de la muestra analizado es suficientemente fiable para hacer las comparaciones entre sexo y estadio de madurez (Tabla XLII).

Tabla XLII. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Rhinobatos glaucostigma* por sexo (H= hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro; MAD= maduro).

SEXO	Estimados calculados	HEMBRAS		MACHOS	
	Número de estómagos analizados	82		70	
	Asíntota	10.61		10.34	
	Pendiente	0.01		0.01	
	Proporción de descripción	94%		96%	
ESTADIO DE MADUREZ	Estimados/sexo y madurez sexual	H INM	H MAD	M INM	M MAD
	Número de estómagos analizados	56	26	50	20
	Asíntota	9.33	8.55	9.63	6.44
	Pendiente	0.01	0.07	0.01	0.02
	Proporción de descripción	96%	70%	93%	93%

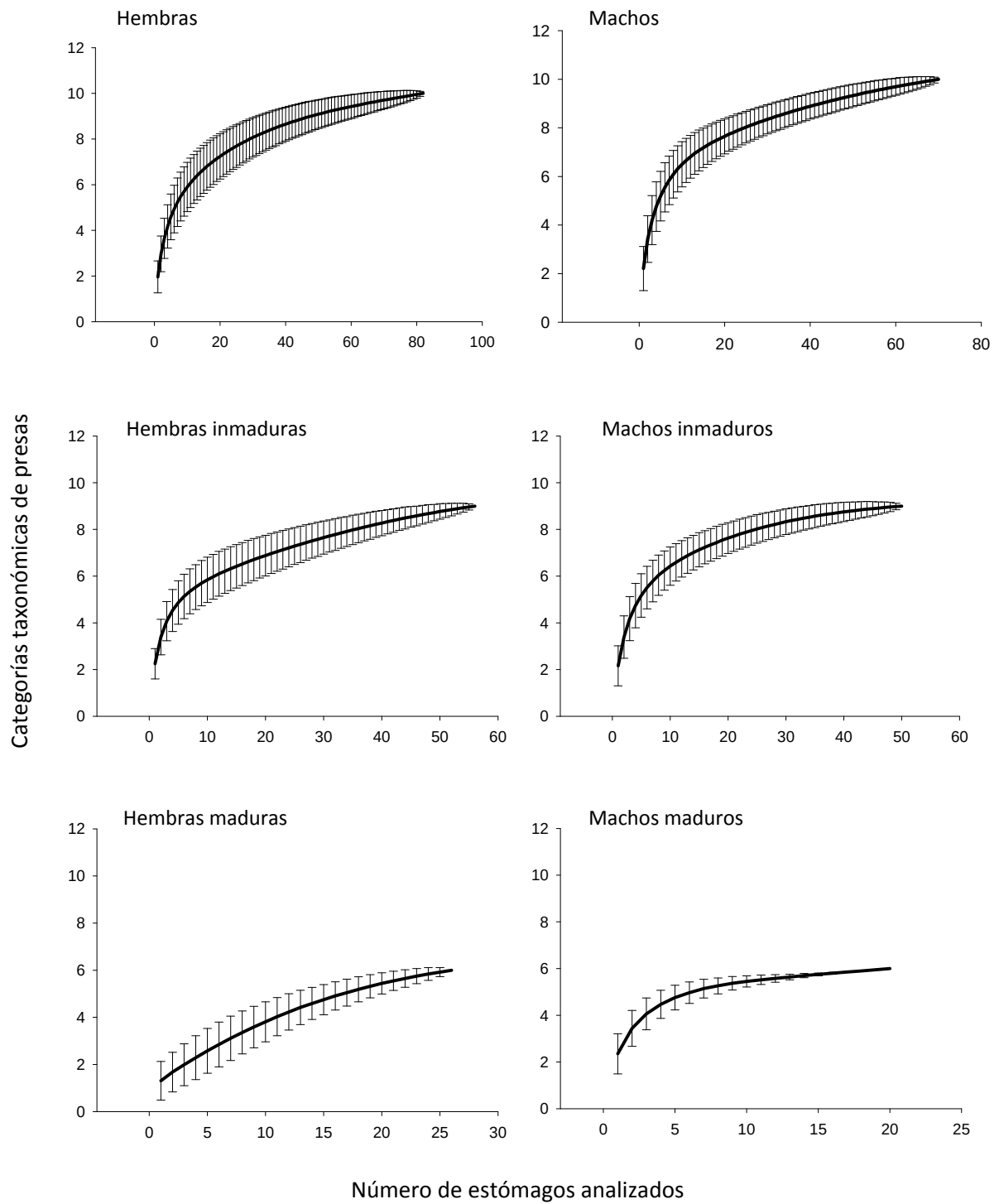


Figura 112. Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de *Rhinobatos glaucostigma* por sexo y estadio de madurez.

Composición de dieta entre sexos

En la composición de dieta de *Rhinobatos glaucostigma* se identificaron 2645 organismos pertenecientes a 26 especies presa ubicados en 10 categorías taxonómicas de presas (Tabla XLIII). Las hembras se alimentaron de 23 especies presa dentro de 10 categorías taxonómicas y los machos de 22 especies presas en 10 categorías taxonómicas (ver Apéndice X).

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) muestran que *Rhinobatos glaucostigma* exhibe preferencia por el grupo de los crustáceos. Entre sexos se observan diferencias en los porcentajes (Tabla XLIII). Las hembras presentaron porcentajes altos en número (%N) en las categorías: DECA (24), CUMA (24) y BRAC (15.2); en peso (%P): BRAC (69.2) y DECA (16.6); en frecuencia de ocurrencia (%FO): BRAC (81.7), DECA (40.2) y AMPH (28). Los machos en %N en las categorías: DECA (39.2), CUMA (25.8) y BRAC (14.6); en peso (%P): BRAC (27.9), PECE (27.2) y DECA (19); en frecuencia de ocurrencia (%FO): BRAC (70), DECA (58.6) y AMPH (27.1).

Las diferencias en las proporciones de consumo entre los sexos se observan con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), se muestran diferencias en el tamaño del error estándar (ES) entre estos índices (Fig. 113). De acuerdo al %IIR hembras y machos presentan mayor consumo por las mismas categorías taxonómicas de presas (CUMA, DECA, AMPH), las proporciones varían. Las hembras consumen en mayor proporción CUMA (%IIR±ES= 36.31±371.30), AMPH (%IIR±ES= 28.83±354.50) y DECA (%IIR±ES= 23.74±50.97) y los machos CUMA (%IIR±ES= 38.85±276.21), DECA (%IIR±ES= 22.08±37.27) y AMPH (%IIR±ES= 13.27±56.71) (Fig. 113).

Los valores de %IIG muestran similitud en dos de las categorías taxonómicas de presas (DECA y CUMA) y diferencias en las proporciones de consumo, así como disminución del error estándar. Las hembras presentaron mayores valores sobre DECA (%IIG±ES=32.27±1.83), CUMA (%IIG±ES=18.93±4.78) y BRAC (%IIG±ES=13.34±0.32). Los machos por DECA (%IIG±ES=28.40±1.47), CUMA (%IIG±ES=19.95±4.51) y BRAC (%IIG±ES=12.88±0.48) (Fig. 113).

Tabla XLIII. Composición de la dieta de *Rhinobatos glaucostigma* por sexo y categorías taxonómicas de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonomicas de presas	#	Sexo/Medidas relativas cuantitativas					
	especies	Hembras			Machos		
	presa	%N	%P	%F	%N	%P	%F
ANNELIDA (ANEL)	1	0.1	0.01	1.2	0.3	0.8	1.4
MOLLUSCA (MOLL)	4	0.3	2.0	3.7	0.6	0.1	4.3
CRUSTACEA							
Brachyura (BRAC)	7	15.2	69.2	81.7	14.6	37.9	70.0
Anomura (ANOM)	2	0.5	3.7	4.9	0.1	0.03	1.4
Decapoda (DECA)	4	44.9	16.6	40.2	39.2	19.0	58.6
Stomatopoda (STOM)	2	0.9	1.1	11.0	3.0	9.6	25.7
Cumacea (CUMA)	1	24.0	1.8	20.7	25.8	1.7	17.1
Ostracoda (OSTR)	1	0.1	0.01	1.2	--	--	--
Amphipoda (AMPH)	1	13.7	1.5	28.0	14.4	2.6	27.1
Crustaceos (CRUSNID)		--	--	--	0.9	1.0	2.9
No Identificados							
PECES (PECE)	2	0.3	4.0	3.7	1.1	27.2	12.9

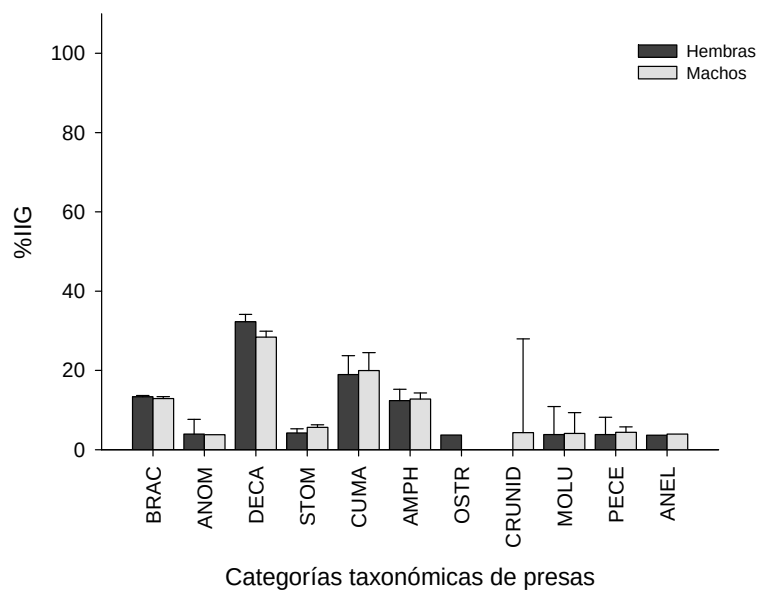
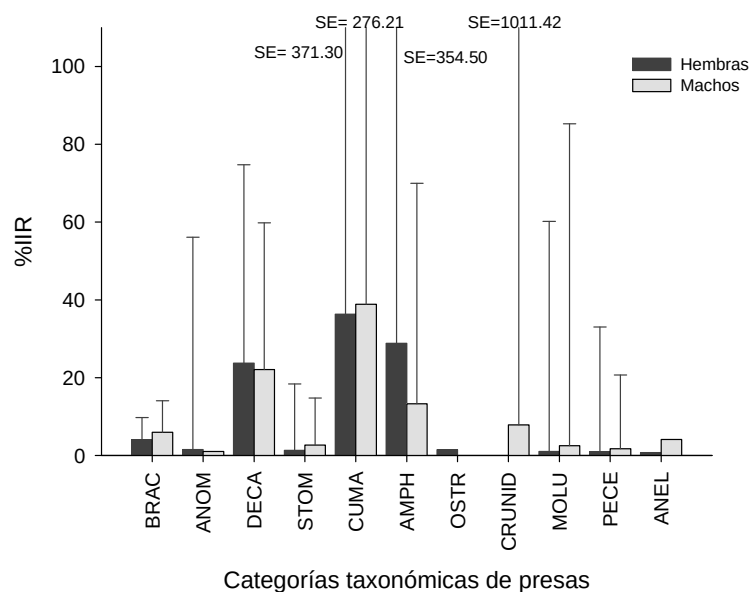


Figura 113. Comparación de la dieta de *Rhinobatos glaucostigma* entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresado en porcentaje. Barras representan el error estándar (ES). (BRAC= Brachyura, ANOM= Anomura, DECA= Decapoda, STOM= Stomatopoda, CUMA= Cumacea, AMPH= Amphipoda, OSTR= Ostracodos, CRUNID= Crustáceos No Identificados, MOLU= Mollusca, PECE= Peces, ANEL= Annelida).

De acuerdo al %IIG, se observan diferencias entre sexos en la preferencia de presas, así como en su orden de importancia (principal, secundaria y terciaria). Las hembras presentan preferencia principal por dos categorías taxonómicas de presas: DECA y CUMA; preferencia secundaria por BRAC y AMPH y preferencia terciaria por STOM, ANOM, MOLU, PECE, OSTR y ANEL. La preferencia principal de los machos fue por DECA y CUMA, preferencia secundaria por BRAC, AMPH y STOM y la preferencia terciaria por PECE, CRUNID, MOLU, ANEL y ANOM (Fig. 114).

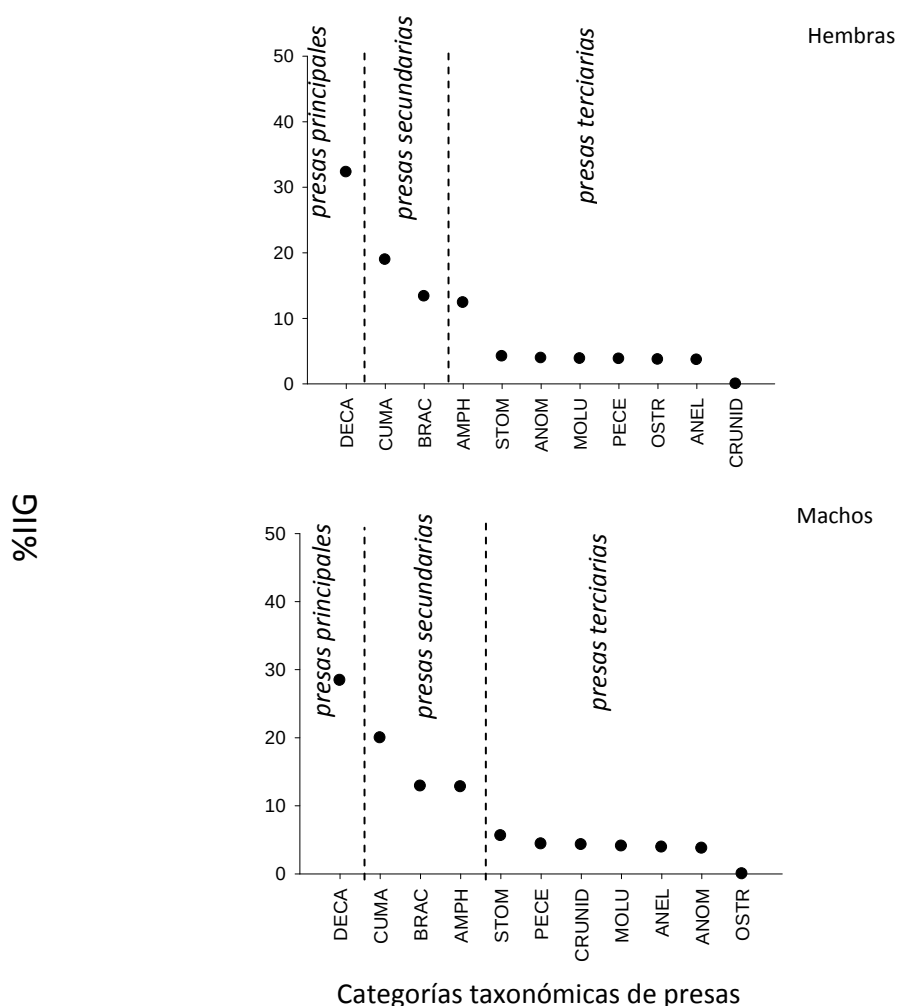


Figura 114. Preferencia de presas de *Rhinobatos glaucostigma* entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómicas de presas. (BRAC= Brachyura, ANOM= Anomura, DECA= Decapoda, STOM= Stomatopoda, CUMA= Cumacea, AMPH= Amphipoda, OSTR= Ostracodos, CRUNID= Crustaceos No Identificados, MOLU= Mollusca, PECE= Peces, ANEL= Annelida).

La comparación de las proporciones de consumo entre sexos y estadio de madurez para cada categoría taxonómica de presas, muestra diferencias (Fig. 115; ver apéndice XI). Sin embargo, solo se detectaron diferencias estadísticas significativas en la proporciones de consumo entre hembras y machos en las categorías taxonómicas STOM ($P<0.01$) y en PECE ($P<0.01$); entre organismos inmaduros e inmaduros DECA ($P<0.01$), CUMA ($P<0.05$) y PECE ($P<0.01$); y entre sexo y estadio de madurez en las categorías STOM ($P<0.05$) y PECE ($P<0.05$).

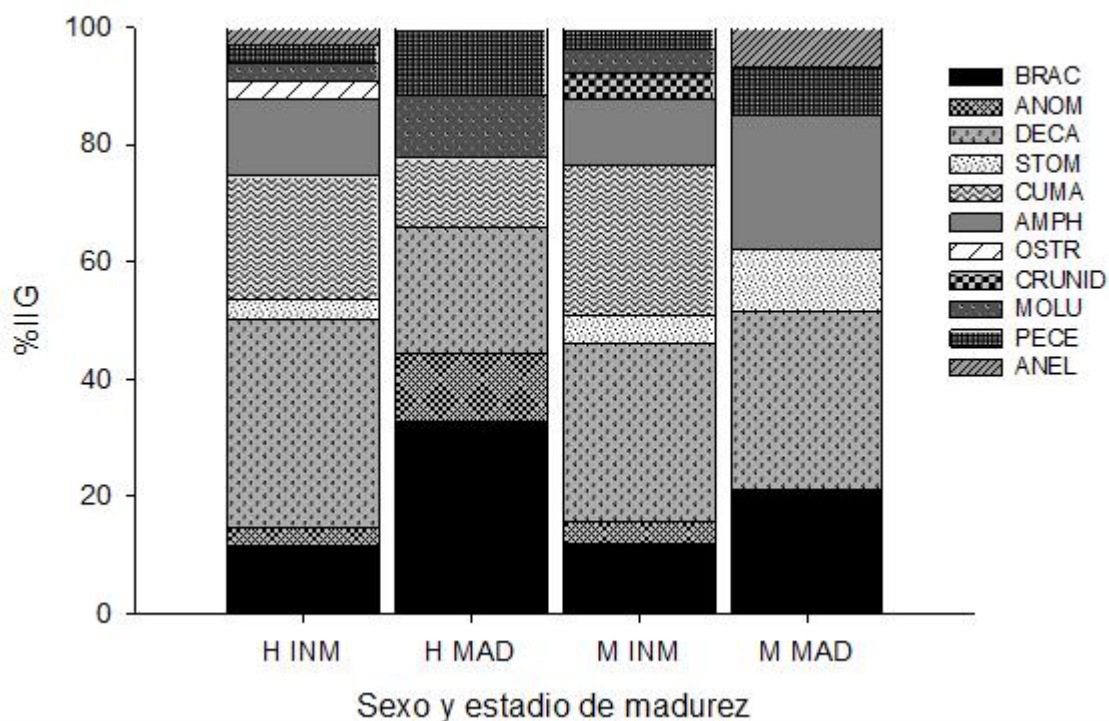


Figura 115. Variación en la proporción de consumo de *Rhinobatos glaucostigma* por sexos (H= hmebras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro) para las categorías taxonómicas de presas. (BRAC= Brachyura, ANOM= Anomura, DECA= Decapoda, STOM= Stomatopoda, CUMA= Cumacea, AMPH= Amphipoda, OSTR= Ostracodos, CRUNID= Crustaceos No Identificados, MOLU= Mollusca, PECE= Peces, ANEL= Annelida).

En el análisis gráfico del método de Amundsen muestra que las hembras tienden a especializarse por algunos tipos de presa, aunque ocasionalmente varios individuos se alimentan de otros tipos de presas (puntos acumulados en la esquina inferior izquierda). Este patrón se observa al analizar las dietas de las hembras inmaduras y maduras. Sin embargo, en las hembras maduras además de mostrar una especialización sobre una categoría de presa (dominancia), existe una especialización sobre varias categorías (puntos en la esquina superior derecha). En el caso de los machos, aunque también se observa cierta especialización por algunas categorías taxonómicas de presas, en la dispersión de puntos de la dieta de los machos maduros se muestra una generalización, los puntos están por debajo de 50% P_i y hay pocas categorías taxonómicas consideradas como raras (Fig. 116).

De acuerdo al índice de amplitud de dietas (Levin), se obtuvieron valores de $B_i = 0.26$ para hembras y $B_i = 0.31$ para machos, indicando que son especialistas. Por otro lado, considerando el estadio de madurez sexual, las hembras inmaduras ($B_i = 0.24$), hembras maduras ($B_i = 0.25$) y machos inmaduros ($B_i = 0.30$) señalan que son especialistas. Los machos maduros ($B_i = 0.53$) presentan una tendencia hacia generalista. Al comparar la interpretación del análisis gráfico del método de Amundsen y el índice de Levin, se encontró concordancia con los resultados.

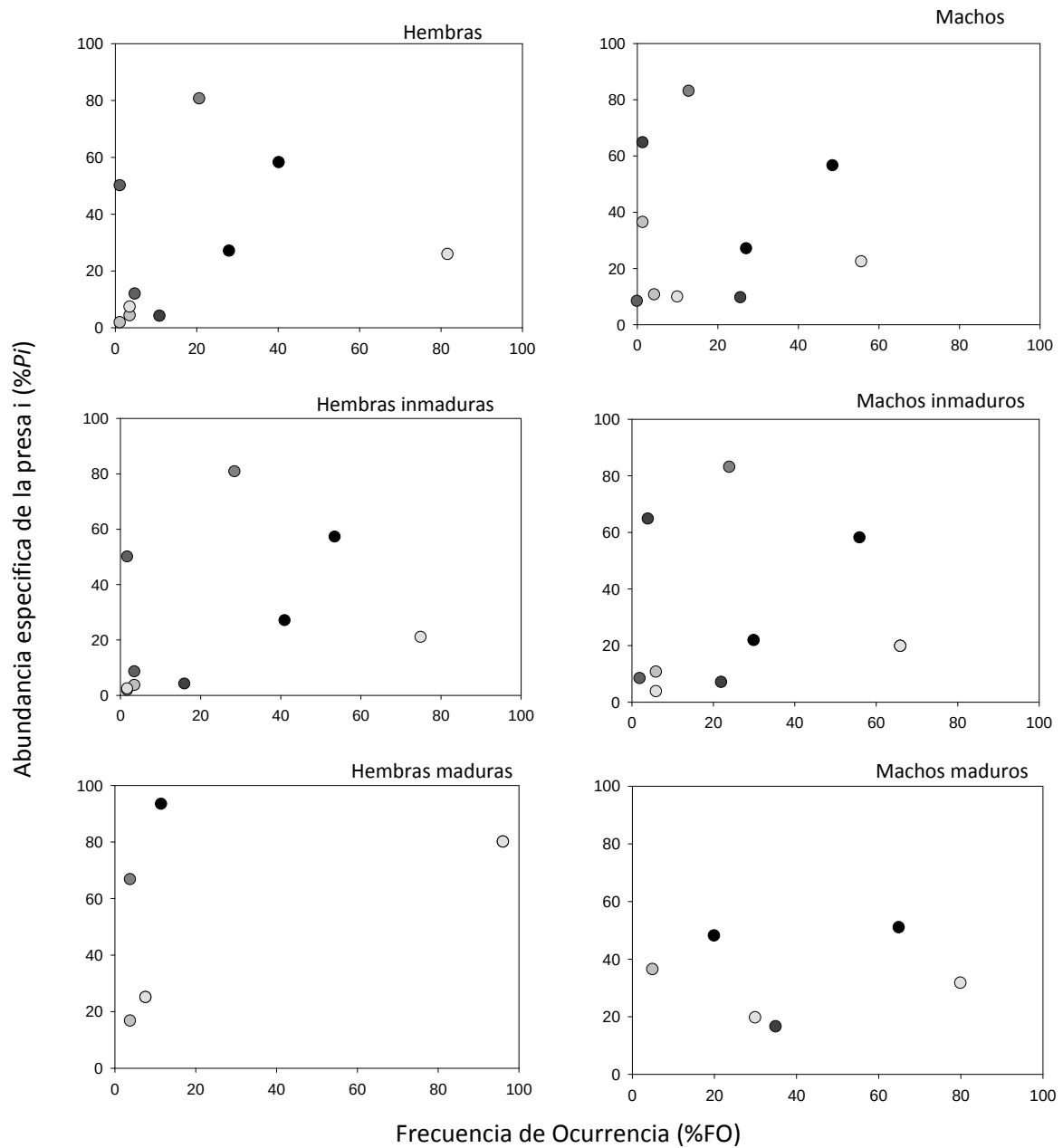


Figura 116. Gráfico del método de Amundsen de *Rhinobatos glaucostigma* por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa cada categoría taxonómica de presas.

La distribución espacial entre sexos y estadio de madurez (MDS) de acuerdo a la composición de dietas muestra que no hay formación de grupos. Por lo que se puede inferir que las dietas de hembras y machos son similares. Aunque al considerar el sexo y estadio de madurez, se observa ligera separación entre organismos maduros e inmaduros (Fig. 117). Lo anterior, se evidencia al calcular el traslapo de dietas y al realizar el análisis de similitud (ANOSIM). En el traslapo de dietas obtuvieron valores de $P_{ij} > 0.700$ indicando que las dietas son similares. El ANOSIM muestra valores del estadístico de $R < 0.25$ señalando que existe una alta similitud en las dietas, a excepción de la comparación de las dietas entre hembras maduras y machos maduros ($R=0.327$) que refiere a una separación reducida (Tabla XLIV).

Tabla XLIV. Comparaciones de para *Rhinobatos glaucostigma* por sexo y estadio de madurez del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud. (IS = índice simulado, H= hembras, M= machos, INM= inmaduro, MAD= maduro).

Comparaciones	Traslado de dietas		Análisis de Similitud (ANOSIM)
	Índice de Planka	Modelo nulo	
H vs M	$P_{ij} = 0.982$ Dietas similares	IS = 0.50375 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 1.00$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.00$	Estadístico $R=0.042$ Nivel de significancia 0.4% Similitud alta
HINM vs HMAD	$P_{ij} = 0.725$ Dietas similares	IS = 0.448 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.902$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.098$	Estadístico $R=0.138$ Nivel de significancia 0.3% Similitud alta
MINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.753$ Dietas similares	IS = 0.4575 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.956$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.044$	Estadístico $R=-0.021$ Nivel de significancia 67.4% Similitud alta
HINM vs MINM	$P_{ij} = 0.9781$ Dietas similares	IS = 0.4482 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 1.00$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.00$	Estadístico $R=0.003$ Nivel de significancia 31.4% Similitud alta
HMAD vs MMAD	$P_{ij} = 0.691$ <u>Dietas similares</u>	IS = 0.4352 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.906$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.094$	Estadístico $R=0.327$ Nivel de significancia 0.1% <u>Separación reducida</u>
HINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.818$ Dietas similares	IS = 0.4335 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.977$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.023$	Estadístico $R=0.066$ Nivel de significancia 12.4% Similitud alta
HMAD vs MINM	$P_{ij} = 0.742$ Dietas similares	IS = 0.4498 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.940$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.060$	Estadístico $R=0.135$ Nivel de significancia 0.7% Similitud alta

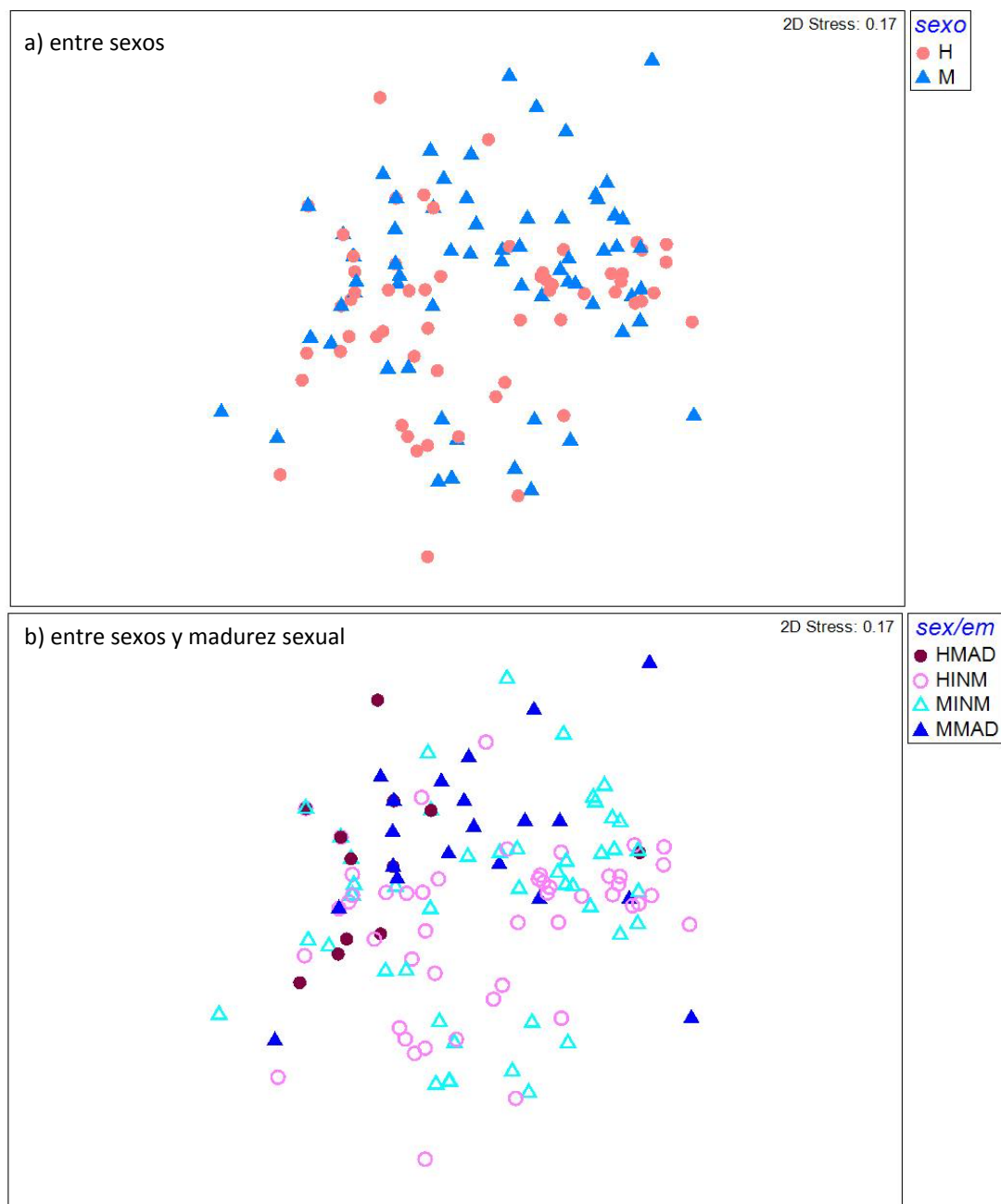


Figura 117. Distribución espacial de las dietas de *Rhinobatos glaucostigma* por sexo y estadio de madurez, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS). (SEX= sexo; EM= estadio de madurez; H= hembras, M= machos, INM= inmaduro, MAD= maduro).

III.2.5.2. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA DE *Urobatris halleri*

Se analizaron 126 estómagos de *Urobatris halleri* de los cuales 74% presentaron alimento; 18 corresponden a hembras y 75 a machos, el resto de estómagos estaban vacíos (33) por lo que no se incluyeron en los análisis.

Se construyeron curvas acumulativas por sexo y estadio de madurez (Fig. 118). De acuerdo al porcentaje de dieta descrita ($> 70\%$) y los valores de la pendiente (< 0.1), se considera que la información obtenida del contenido estomacal es suficientemente fiable para hacer las comparaciones por sexo más no por estadio de madurez. Se analizó un número reducido de estómagos de organismos inmaduros ($n < 5$) por lo que no es suficiente el tamaño de muestra. Sin embargo, se consideró como suficiente el tamaño de muestra para realizar la comparación de dietas entre organismos maduros (Tabla XLV).

Tabla XLV. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Urobatris halleri* por sexo (H= hembra, M= macho) y estadio de madurez (INM = inmaduro; MAD = maduro).

SEXO	Estimados calculados	HEMBRAS		MACHOS	
	Número de estómagos analizados	18		75	
	Asíntota	12.72		14.17	
	Pendiente	0.11		0.014	
	Proporción de descripción	78%		91%	
ESTADIO DE MADUREZ	Estimados/sexo y madurez sexual	H INM	H MAD	M INM	M MAD
	Número de estómagos analizados	4	14	3	72
	Asíntota	14.27	14.44	19.44	14.19
	Pendiente	0.89	0.21	1.23	0.01
	Proporción de descripción	49%	70%	26%	91%

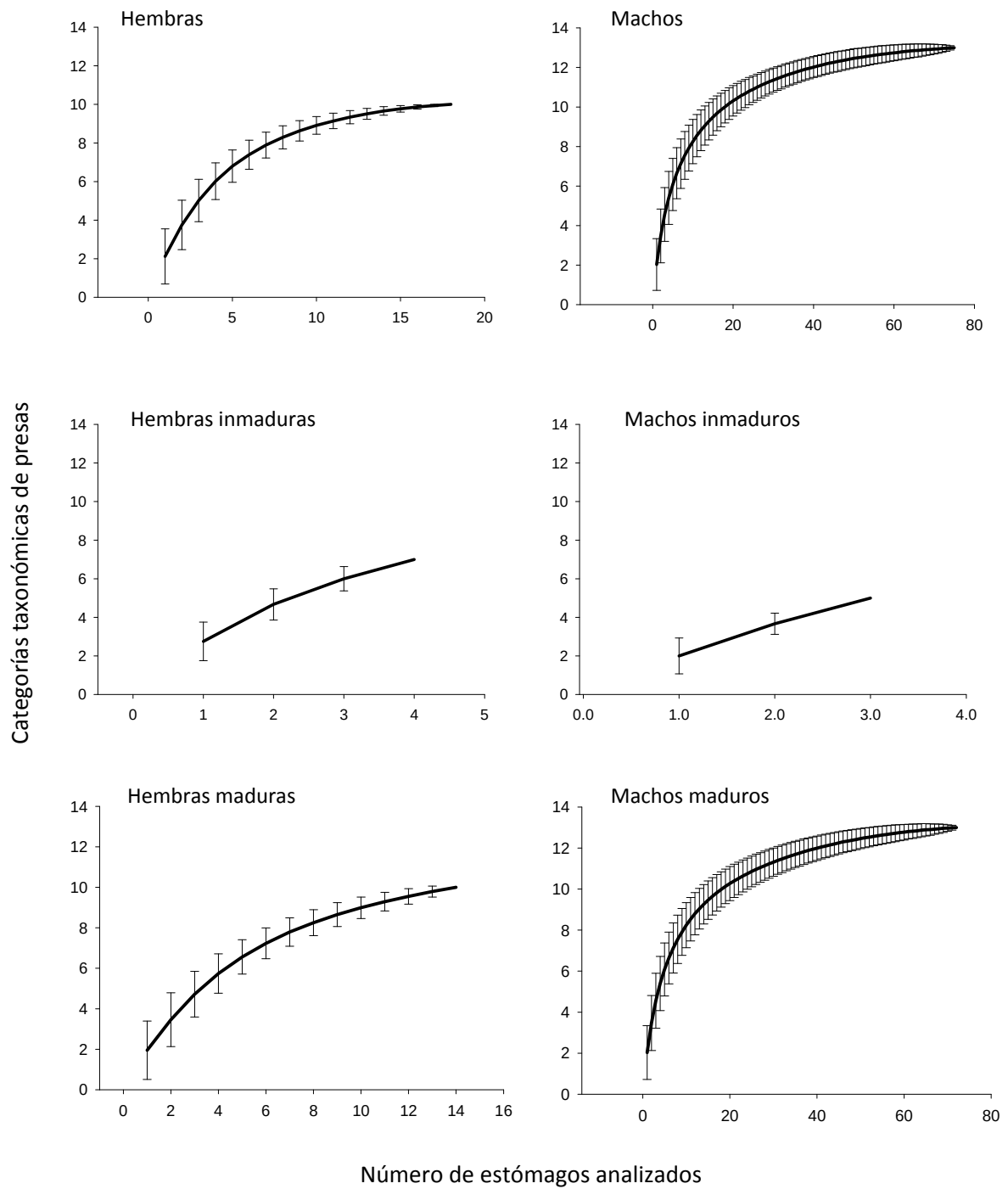


Figura 118. Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de *Urobatis halleri* por sexo y estadio de madurez.

Composición de dieta entre sexos

En la composición de dieta de *Urobatris halleri* se identificaron 799 organismos pertenecientes a 30 especies presa ubicados en 13 categorías taxonómicas de presas (Tabla XLVI). Las hembras se alimentaron de 22 especies presa dentro de 10 categorías taxonómicas y los machos de 29 especies presas en 13 categorías taxonómicas (Apéndice X).

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) muestran que *Urobatris halleri* exhibe preferencia por el grupo de los poliquetos. Entre sexos se observan diferencias en los porcentajes. Las hembras presentaron porcentajes altos en número (%N) en las categorías: PHYL (20.3), MYSC (18.6) y SCOL (13.0); en peso (%P): BRAC (33.4), MOLU (32.9) y DECA (13.5); en frecuencia de ocurrencia (%FO): EUNI (38.8), PHYL (33.3) y BRAC (33.3). Los machos en %N en las categorías: SCOL (44), EUNI (18.3) y TERE (11.5); en peso (%P): SCOL (50.2), EUNI (16.1) y MOLU (10.4); en frecuencia de ocurrencia (%FO): EUNI (46.6), SCOL (44) y PHYL (27.1) (Tabla XLVI).

Las diferencias en las proporciones de consumo entre los sexos se observan con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), y se muestran diferencias en el tamaño del error estándar calculado (ES). De acuerdo al %IIR hembras y machos comparten una categoría taxonómica de presas (MYSC), las proporciones varían, así como las categorías que representan el mayor consumo. Las hembras consumen en mayor proporción de MYSC (%IIR±ES=29.26±7698.41), PHYL (%IIR±ES=17.07±1487.01) y AMPH (%IIR±ES=15.75±3026.09) y los machos SCOL (%IIR±ES=31.31±110.27), MYSC (%IIR±ES=21.69±812.51) y EUNI (%IIR±ES=10.40±41.88). Los valores de %IIG muestran similitud en una categoría taxonómica de presa (EUNI), diferencias en las proporciones de consumo y disminución del error estándar. Las hembras muestran mayores valores en PHYL (%IIG±ES=14.19±12.36), MYSC (%IIG±ES=13.53±32.18) y EUNI (%IIG±ES=11.22±3.57). Los machos por SCOL (%IIG±ES=22.59±2.18), EUNI (%IIG±ES=12.05±0.81) y TERE (%IIG±ES=9.26±1.60) (Fig. 119).

Tabla XLVI. Composición de la dieta *Urobatis halleri* por sexo y categorías taxonómicas de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonomicas de presas	# especies presa	Sexo/Medidas relativas cuantitativas					
		Hembras			Machos		
		%N	%F	%P	%N	%F	%P
POLIUQUETOS							
Scolecida (sedentarios) (SCOL)	3	13.0	27.7	4.1	44.1	44.0	50.2
Opheliidae (2)							
Arenicolidae							
Palpata (errantes)							
Eunicida (EUNI)	5	13.0	38.8	8.1	18.3	46.7	16.1
Arabellidae							
Dorvilleidae							
Eunicidae							
Onuphidae (2)							
Spionida (SPION)	1	1.6	11.1	1.8	1.3	2.7	0.2
Spionidae							
Phyllodocida (PHYLL)	4	20.3	33.3	2.5	7.4	29.3	4.1
Goniadidae							
Nereididae (2)							
Glyceridae							
Terebellida (TERE)	2	--	--	--	11.5	17.3	6.4
Terebellidae							
Flabelligeridae							
Poliquetos no identificados (POLNID)		3.2	11.1	0.4	0.9	4.0	0.5
CRUSTACEOS							
Brachyura (BRAC)	4	8.1	33.3	33.5	2.2	16.0	4.1
Grapsidae							
Portunidae							
Leucosidae							
Stomatopoda (STOM)	1	--	--	--	0.1	1.3	0.5
Amphipoda (AMPH)	2	9.7	16.6	2.0	2.2	8.0	0.4
Mysidacea (MYSC)	1	18.6	11.1	1.3	7.0	4.0	0.6
Decapoda (DECA)	3	4.0	5.5	13.6	2.1	12.0	3.2
MOLUSCOS (MOLU)	3	8.13	22.2	32.9	2.1	13.3	10.5
Bivalvia							
Gastropoda							
PECES							
Myctophidae (MYCT)	1	--	--	--	0.7	4.0	3.3

(Número entre paréntesis indica la cantidad de presas para esa categoría taxonómica de presas)

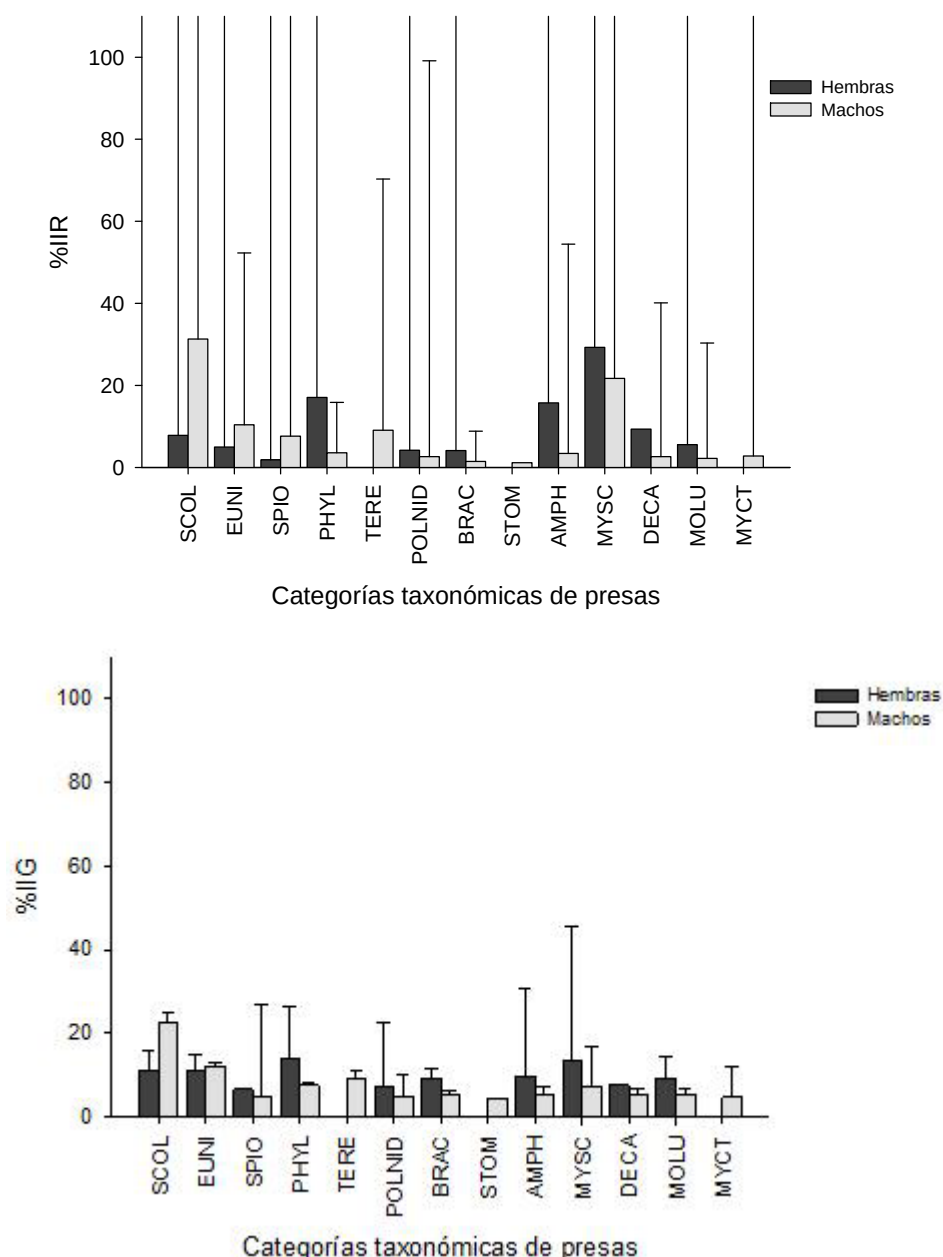


Figura 119. Comparación de la dieta de *Urobatis halleri* entre sexos con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) expresado en porcentaje. Barras representan el error estándar (ES) (SCOL= Scolecida, EUNI= Eunicida, SPIO= Spionida, PHYL= Phyllodocida, TERE= Terebellida, POLNID = Poliquetos No identificados, BRAC= Brachyura, STOM= Stomatopoda, AMPH= Amphipoda, MYSC= Myscridae, DECA= Decapoda, MOLU= Mollusca, MYCT= Myctofidae).

De acuerdo al %IIG entre sexos, se observan cambios en la preferencia de presas y en el orden de importancia (principal, secundaria y terciaria). Las hembras no mostraron preferencia principal por alguna categoría taxonómica de presas; preferencia secundaria por 9 categorías taxonómicas de presas, PHYL, MYSC y EUNI, entre ellas; y preferencia terciaria por SPIO. La preferencia principal de los machos fue por SCOL; preferencia secundaria por 8 categorías EUNI, TERE Y PHYL, entre otras; y preferencia terciaria por SPIO, POLNID, MYCT y STOM (Fig. 120).

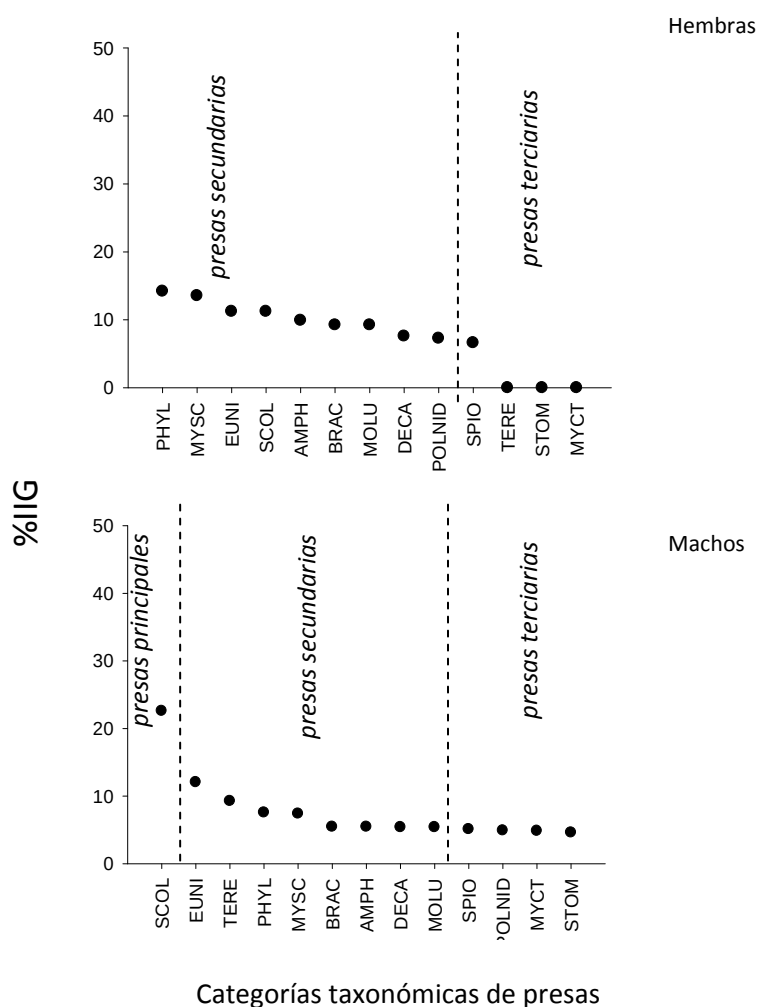


Figura 120. Preferencia de presas de *Urobatis halleri* entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas. (SCOL= Scolecida, EUNI= Eunicida, SPIO= Spionida, PHYL= Phyllodocida, TERE= Terebellida, POLNID = Poliquetos No identificados, BRAC= Brachyura, STOM= Stomatopoda, AMPH= Amphipoda, MYSC= Myscidea, DECA= Decapoda, MOLU= Mollusca, MYCT= Myctofidae)

Se observan cambios en las proporciones de consumo entre sexos para cada categoría taxonómica de presas (Fig. 121; ver apéndice XII). Sin embargo, solo se detectaron diferencias estadísticas significativas en la proporciones de consumo entre hembras y machos en la categoría taxonómica BRAC ($P < 0.05$).

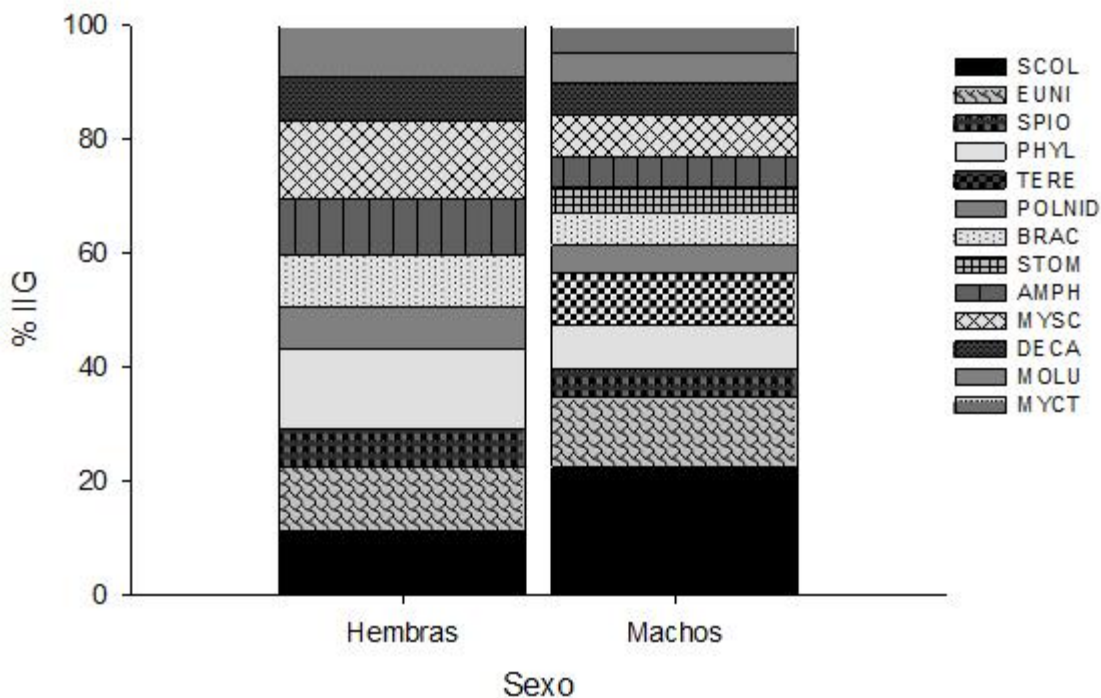


Figura 121. Variación en la proporción de consumo de *Urobatis halleri* por sexos para algunas categorías taxonómicas de presas. (SCOL= Scolecida, EUNI= Eunicida, SPIO= Spionida, PHYL= Phyllodocida, TERE= Terebellida, POLNID = Poliquetos No identificados, BRAC= Brachyura, STOM= Stomatopoda, AMPH= Amphipoda, MYSC= Myscidea, DECA= Decapoda, MOLU= Mollusca, MYCT= Myctofidae).

En el análisis gráfico del método de Amundsen muestra cierta mezcla en la estrategia de alimentación; es decir, hay individuos que se especializan en algunas categorías pero ocasionalmente consumen presas pertenecientes a otras categorías (puntos dispersos hacia la esquina inferior izquierda). En las hembras, este patrón se observa en los organismos sexualmente maduros. En el caso de los machos, los inmaduros tienden hacia la especialización. Respecto a las hembras y machos inmaduros, el análisis de la estrategia de alimentación es poco fiable por el tamaño de muestras, no obstante, se podría considerar que presentan estrategia de alimentación mezclada, es decir, presentan diferentes grados de especialización y generalización (dispersión de puntos en el centro del gráfico) (Fig. 122).

De acuerdo al índice de amplitud de dietas (Levin) las hembras son generalistas ($Bi= 0.89$) y los machos son especialistas ($Bi= 0.24$). Por otro lado, considerando el estadio de madurez sexual, se obtuvo que las hembras inmaduras ($Bi= 0.49$) tienden a especialistas; hembras maduras ($Bi= 0.71$) y machos inmaduros ($Bi= 0.79$) son generalistas y los machos maduros ($Bi= 0.24$) son especialistas. Al comparar la interpretación del análisis gráfico del método de Amundsen y el índice de Levin, no se encontró consistencia en los resultados.

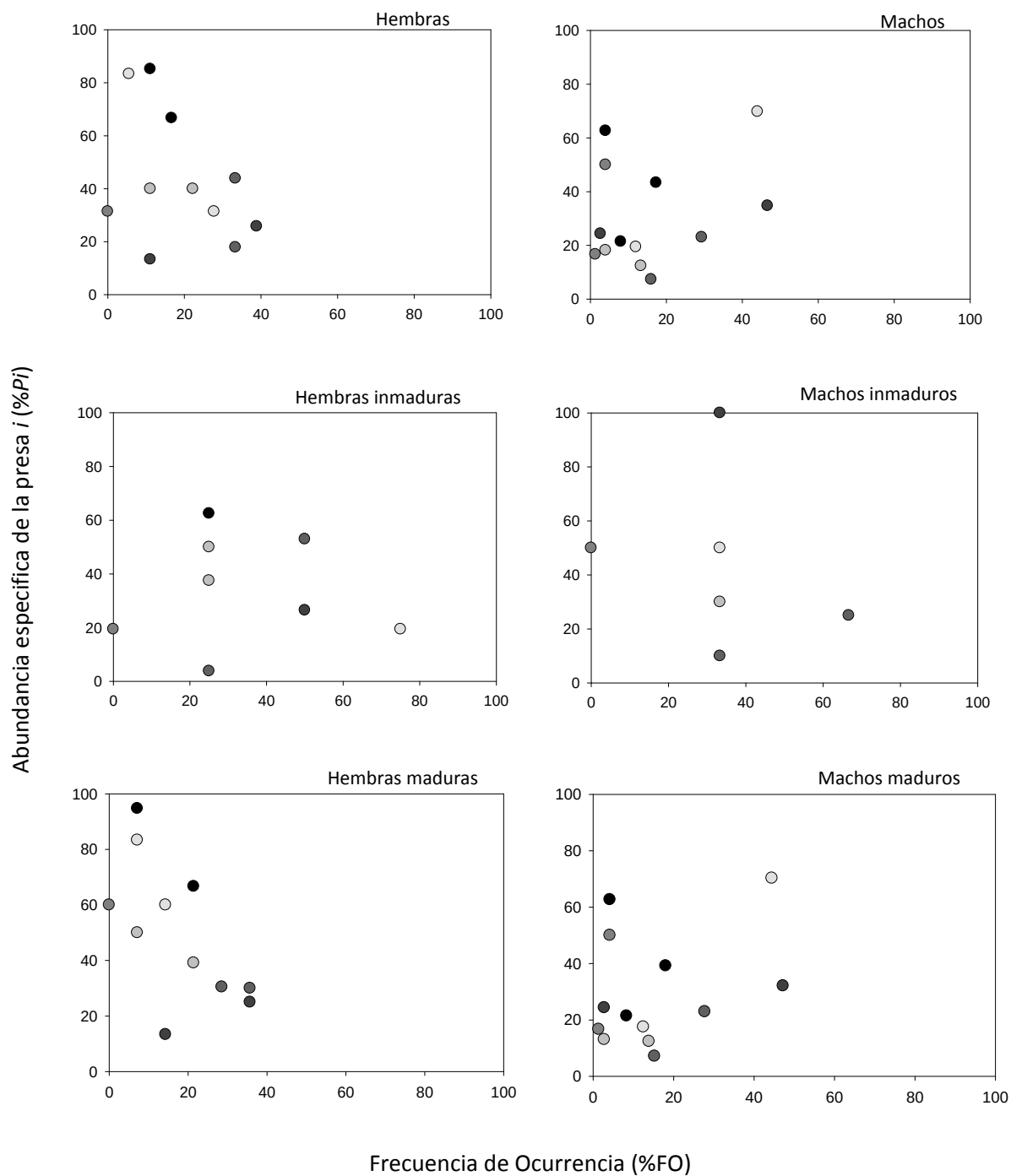


Figura 122. Gráfico del método de Amundsen de *Urobatis halleri* por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa una categoría taxonómica de presas.

La distribución espacial entre sexos y estadio de madurez de acuerdo a la composición de las dietas (MDS) muestra que no hay formación de grupos. Por lo que se puede inferir que son similares las dietas de hembras y machos, y considerando el sexo por estadio de madurez (Fig. 123). Al calcular el traslapo de dietas y el análisis de similitud (ANOSIM) los valores obtenidos indican que las dietas son similares: $P_{ij} > 0.634$ (traslapo de dietas) y $R < 0.25$ (ANOSIM) (Tabla XLVII).

Tabla XLVII. Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de *Urobatris halleri* por sexo (H= hembras, M= machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro). (IS = índice simulado).

Comparaciones	Traslado de dietas		Análisis de Similitud (ANOSIM)
	Índice de Pianka	Modelo nulo	
H vs M	$P_{ij} = 0.809$ Dietas similares	IS = 0.721 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.873$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.127$	Estadístico $R=0.074$ Nivel de significancia 5.7% Similitud alta
HINM vs HMAD	$P_{ij} = 0.736$ Dietas similares	IS = 0.553 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.966$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.034$	Estadístico $R=-0.145$ Nivel de significancia 92.7% Similitud alta
MINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.774$ Dietas similares	IS = 0.505 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.987$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.013$	Estadístico $R=0.02$ Nivel de significancia 43.4% Similitud alta
HINM vs MINM	$P_{ij} = 0.850$ Dietas similares	IS = 0.386 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.999$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.001$	Estadístico $R=-0.37$ Nivel de significancia 97.1% Similitud alta
HMAD vs MMAD	$P_{ij} = 0.782$ Dietas similares	IS = 0.722 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.755$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.245$	Estadístico $R=0.127$ Nivel de significancia 1.6% Similitud alta
HINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.716$ Dietas similares	IS = 0.546 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.895$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.105$	Estadístico $R=-0.083$ Nivel de significancia 78.3% Similitud alta
HMAD vs MINM	$P_{ij} = 0.634$ Dietas similares	IS = 0.517 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.837$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.163$	Estadístico $R=-0.1$ Nivel de significancia 83.4% Similitud alta

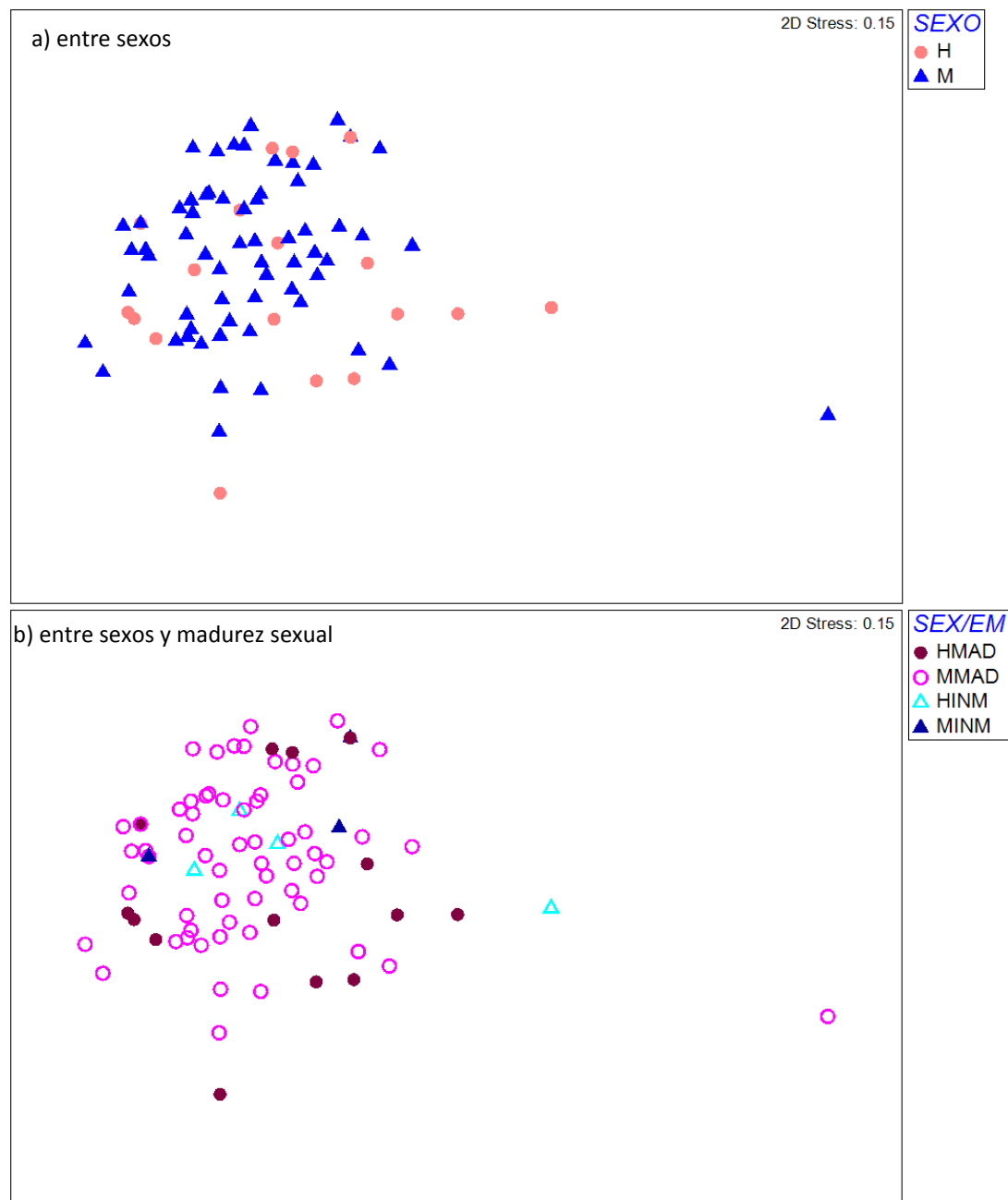


Figura 123. Distribución espacial de *Urobatis halleri* por sexos estadio de madurez en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS). (SEX= sexo; EM= estadio de madurez; H= hembras, M= machos, INM= inmaduro, MAD= maduro).

III.2.5.3.DESCRIPCIÓN DE LA DIETA DE *Urotrygon aspidura*

Se analizaron 37 estómagos de *Urotrygon aspidura* de los cuales 84% presentaron alimento; 15 corresponden a hembras y 16 a machos, el resto de estómagos estaban vacíos (6) por lo que no se incluyeron en los análisis posteriores.

Se construyeron curvas acumulativas con el número de estómagos analizados y presas identificadas por sexo y estadio de madurez (Fig. 124). De acuerdo al porcentaje de dieta descrita ($> 70\%$) y los valores de la pendiente (< 0.1), se considera que la información obtenida del contenido estomacal a partir del tamaño de muestra es suficientemente fiable para hacer las comparaciones entre hembras y machos. Por estadio de madurez, el valor de la pendiente para hembras inmaduras y maduras fue >0.1 por lo que se sugiere que las comparaciones entre esos se deben medir. No se realizaron los cálculos para machos inmaduros puesto que solo hay una muestra (Tabla XLVIII).

Tabla XLVIII. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Urotrygon aspidura* por sexo (H= hembra, M= macho) y estadio de madurez (INM= inmaduro; MAD = maduro).

SEXO	Estimados calculados	HEMBRAS		MACHOS	
	Número de estómagos analizados	15		16	
	Asíntota	7.06		7.00	
	Pendiente	0.04		0.05	
	Proporción de descripción	85%		86%	
ESTADIO DE MADUREZ	Estimados/sexo y madurez sexual	H INM	H MAD	M INM	M MAD
	Número de estómagos analizados	5	10	1	15
	Asíntota	4.77	8.23		6.93
	Pendiente	0.10	0.17		0.06
	Proporción de descripción	84%	73%		86%

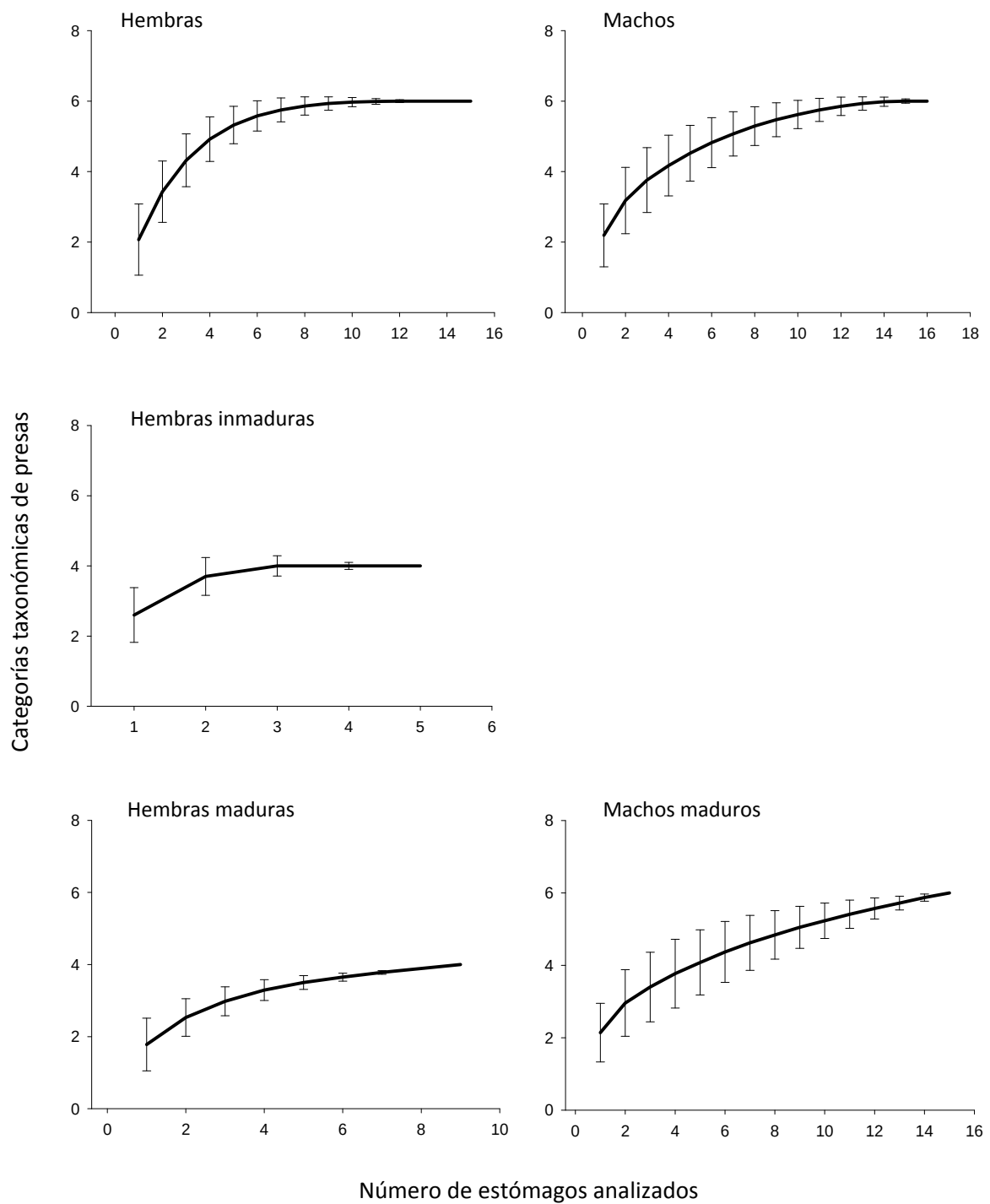


Figura 124. Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de *Urotygon aspidura* por sexo y estadio de madurez.

Composición de dieta entre sexos

En la composición de dieta de *Urotrygon aspidura* se identificaron 244 organismos que corresponden a 11 especies presas ubicadas en 8 categorías taxonómicas de presas (Tabla XLIX). Las hembras se alimentaron de 8 especies presa dentro de 6 categorías taxonómicas y los machos de 10 especies presas en 7 categorías taxonómicas (Apéndice X).

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) muestran que *Urotrygon aspidura* exhibe preferencia por el grupo de los crustáceos. Entre sexos se observan diferencias en los porcentajes de cada RMPQ. Las hembras presentaron altos porcentajes en número (%N) en las categorías: DECA (43.4), STOM (25.2) y PECE (12.1); en peso (%P): STOM (49.0), PECE (19.3) y BRAC (15.2); en frecuencia de ocurrencia (%FO): STOM (53.3), DECA (46.6) y AMPH (33.3). Los machos en %N en las categorías: DECA (53.1), STOM (31.2) y AMPH (7.0); en peso (%P): STOM (59.0), DECA (19) y BRAC (27.9); en frecuencia de ocurrencia (%FO): STOM (75), DECA (34.3) y BRAC (1.8) (Tabla XLIX).

Con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) se muestran diferencias en las proporciones de consumo entre los sexos y en el tamaño del error estándar (ES). Los valores de %IIR para hembras y machos fueron mayores en las mismas categorías taxonómicas de presas (DECA y STOM), las proporciones varían. Las hembras consumen en mayor proporción DECA (%IIR±ES=37.84±653.48), STOM (%IIR±ES=21.28±402.56) y PECE (%IIR±ES=20.77±1229.02) y los machos DECA (%IIR±ES=38.30±333.57), STOM (%IIR±ES=21.28±177.51) y CUMA (%IIR±ES=11.26±1250). Los valores de %IIG muestran similitud en dos de las categorías taxonómicas de presas (DECA y STOM), diferencias en las proporciones de consumo y disminución del error estándar. Las hembras presentaron valores mayores sobre DECA (%IIG±ES=31.70±7.35), STOM (%IIG±ES=21.46±4.77) y PECE (%IIG±ES=14.14±10.03). Los machos por DECA (%IIG±ES=35±4.75), STOM (%IIG±ES=23.33±2.91) y AMPH (%IIG±ES=10.41±5.06) (Fig. 125).

Tabla XLIX. Composición de la dieta *Urotrygon aspidura* por sexo y categorías taxonómica de presas expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonómicas de presa	# especies presa	Sexo/ Medidas relativas cuantitativas					
		Hembras			Machos		
		%N	%F	%P	%N	%F	%P
POLIUETOS							
Eunicida (EUNI)	2	--	--	--	1.6	12.5	1.2
Eunicidae							
Onuphidae							
Phyllodocida (PHYL)	1	3.5	26.7	0.9	3.1	12.5	0.7
Nereida							
CRUSTACEOS							
Amphipoda (AMPH)	1	11.3	33.3	1.7	7.0	31.3	1.9
Cumacea (CUMA)	1	--	--	--	3.1	12.5	0.9
Stomatopoda (STOM)	2	25.2	53.3	49.1	31.3	75.0	59.1
<i>Squilla</i> sp							
<i>Squilla mantoidea</i>							
Decapoda (DECA)	2	43.5	46.7	13.8	53.1	75.0	34.4
Caridea							
Penaeoidea							
Brachyura (BRAC)	1	4.3	26.7	15.3	0.8	6.3	1.9
Grapsidae							
PECES	2	12.2	20.0	19.3	--	--	--
Peces							

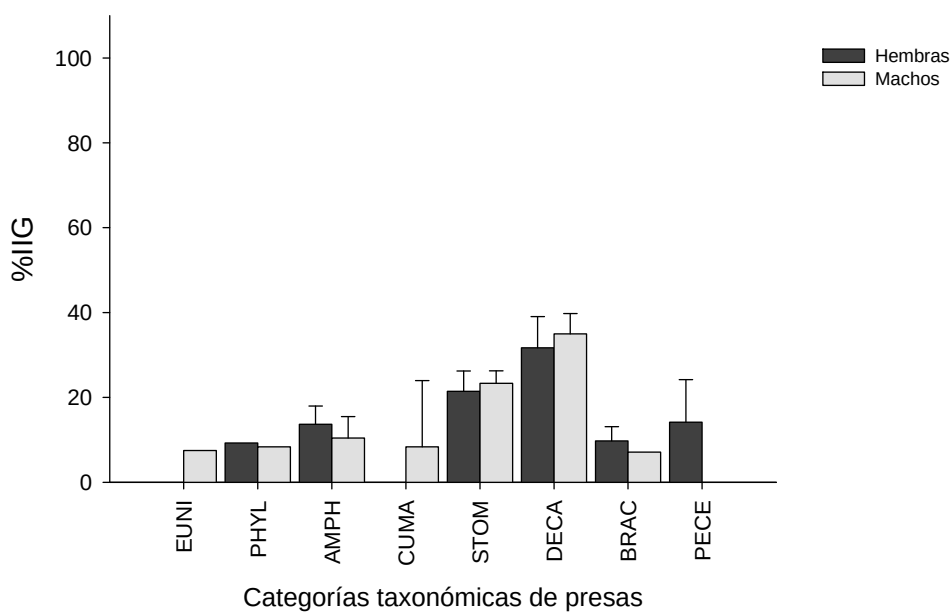
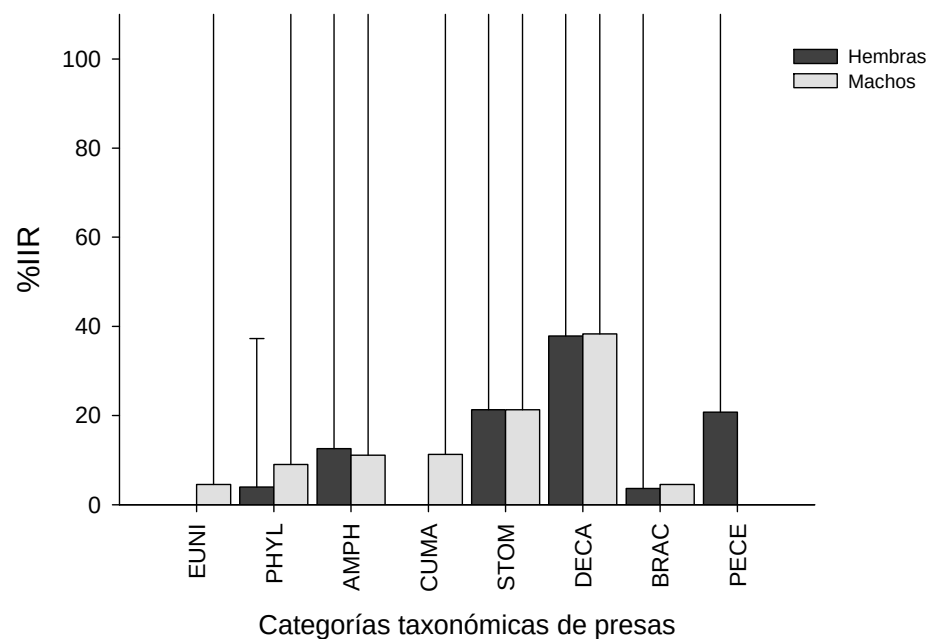


Figura 125. Comparación de la dieta de *Urotrygon aspidura* entre sexos de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), expresado en porcentaje. (EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, AMPH= Amphipoda, CUMA= Cumacea, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, BRAC= Brachyura, PECE= Peces).

Se muestran cambios en la preferencia de presas con los valores de %IIG, así como el orden de importancia (principal, secundaria y terciaria). Hembras y machos comparten la preferencia por dos categorías taxonómicas de presas: DECA y STOM. La preferencia secundaria cambia, las hembras consumen PECE, AMPH, BRAC y PHYL; los machos por AMPH, PHYL, CUMA, EUNI, BRAC y PECE. Hembras y machos no presentaron consumo de presas correspondientes a importancia terciaria (Fig. 126).

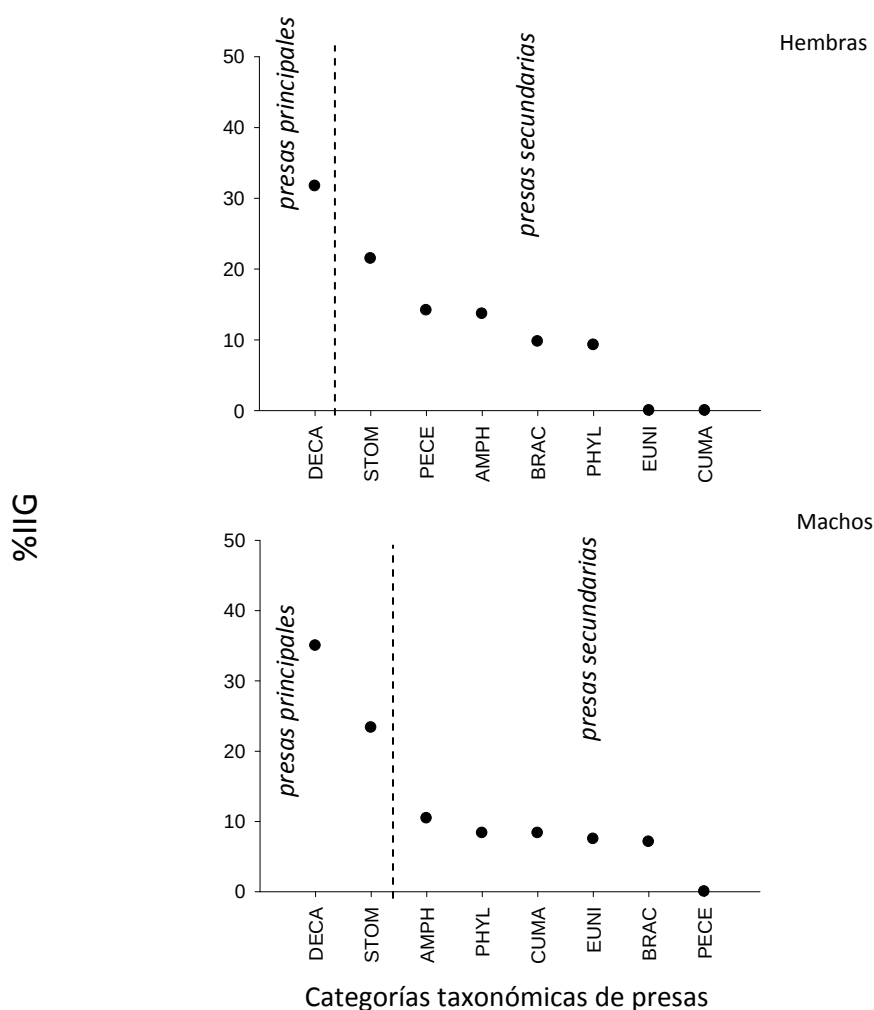


Figura 126. Preferencia de presas de *Urotrygon aspidura* entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómicas de presas. (EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, AMPH= Amphipoda, CUMA= Cumacea, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, BRAC= Brachyura, PECE= Peces).

Al contrastar las proporciones de consumo entre sexos para cada categoría taxonómica de presas, se aprecian algunas variaciones (Fig. 127; ver apéndice XIII). Sin embargo, no se detectaron diferencias estadísticas significativas en la proporciones de consumo entre sexos.

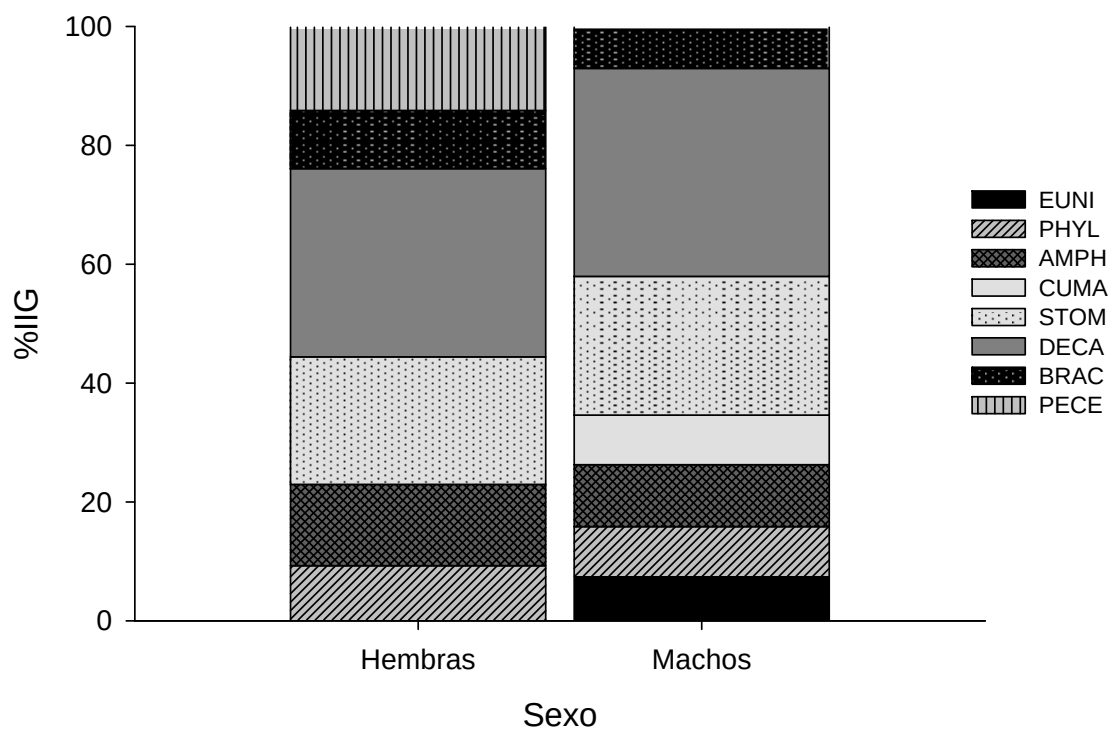


Figura 127. Variación en la proporción de consumo de *Urotrygon aspidura* por sexos en las categorías taxonómicas de presas. (EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, AMPH= Amphipoda, CUMA= Cumacea, STOM= Stomatopoda, DECA= Decapoda, BRAC= Brachyura, PECE= Peces).

En el análisis gráfico del método de Amundsen por sexo y estadio de madurez muestra una estrategia de alimentación mezclada, es decir, algunos individuos se especializan sobre una categoría taxonómica de presas en particular mientras que ocasionalmente se pueden alimentar de otros; se observa cierta dominancia en las categorías de presas en hembras maduras y machos maduros aunque también existen categorías consideradas como raras (Fig. 128).

De acuerdo al índice de amplitud de dietas (Levin), se obtuvieron valores de $B_i = 0.42$ para hembras indicando que tienden a ser especialistas mientras que los machos se consideran especialistas por el valor de $B_i = 0.26$ (más cercano a 0). Por estadio de madurez sexual, se obtuvo que las hembras inmaduras ($B_i = 0.33$), hembras maduras ($B_i = 0.44$) y machos maduros ($B_i = 0.22$) presentan una tendencia hacia una estrategia de alimentación especialista. Al comparar la interpretación del análisis gráfico del método de Amundsen y el índice de Levin, la concordancia con los resultados es débil.

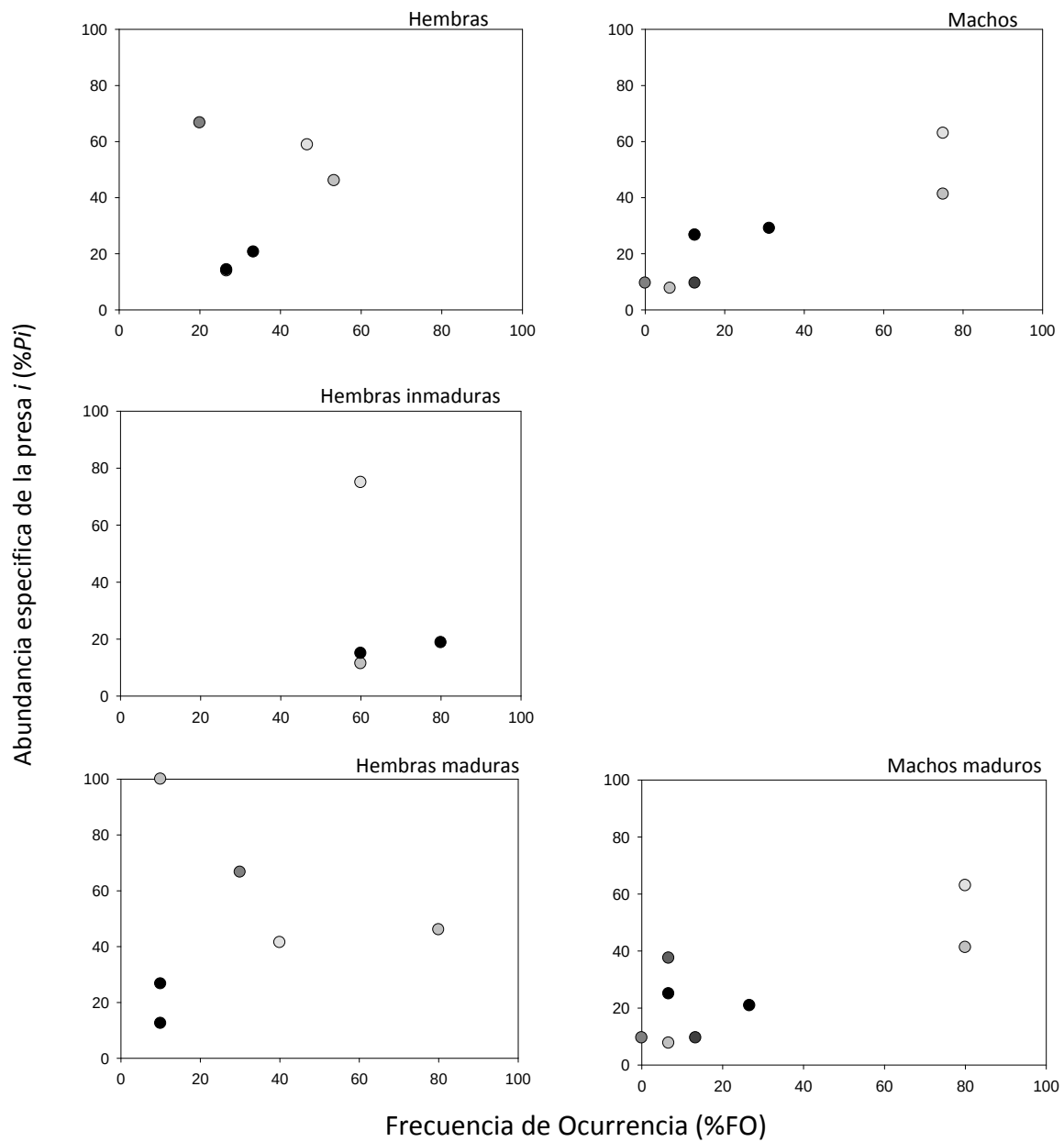


Figura 128. Gráfico del método de Amundsen de *Urotrygon aspidura* por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa una categoría taxonómica de presas.

La distribución espacial de hembras y machos de acuerdo a sus dietas utilizando el MDS muestra que no hay formación de grupos. Sin embargo, por estadio de madurez se observa una agrupación de los individuos inmaduros (Fig. 129). Lo anterior, se evidencia con análisis de similitud (ANOSIM), se observa que hay una separación reducida entre las hembras inmaduras respecto a las hembras maduras y machos maduros (Estadístico $R > 0.25$). Con el traslape de dietas se aprecian valores $P_{ij} > 0.821$ indicando que las dietas son similares, con excepción de la comparación entre estadio de madurez de hembras, donde se sugiere una tendencia hacia dietas similares ($P_{ij}=0.583$) (Tabla L).

Tabla L. Comparaciones del traslape de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de *Urotrygon aspidura* por sexo (H= hembras, M = machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro). (IS = índice simulado).

Comparaciones	Traslape de dietas		Análisis de Similitud (ANOSIM)
	Indice de Planka	Modelo nulo	
H vs M	$P_{ij} = 0.913$ Dietas similares	IS = 0.600 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.982$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.018$	Estadístico $R=0.052$ Nivel de significancia 12.2% Similitud alta
HINM vs HMAD	$P_{ij} = 0.583$ Dietas ~similares	IS = 0.452 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.749$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.251$	Estadístico $R=0.322$ Nivel de significancia 0.6% Separación reducida
HMAD vs MMAD	$P_{ij} = 0.821$ Dietas similares	IS = 0.581 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.921$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.088$	Estadístico $R=0.138$ Nivel de significancia 4.9% Similitud alta
HINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.820$ Dietas similares	IS = 0.428 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.940$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.060$	Estadístico $R=0.359$ Nivel de significancia 0.9% Separación reducida

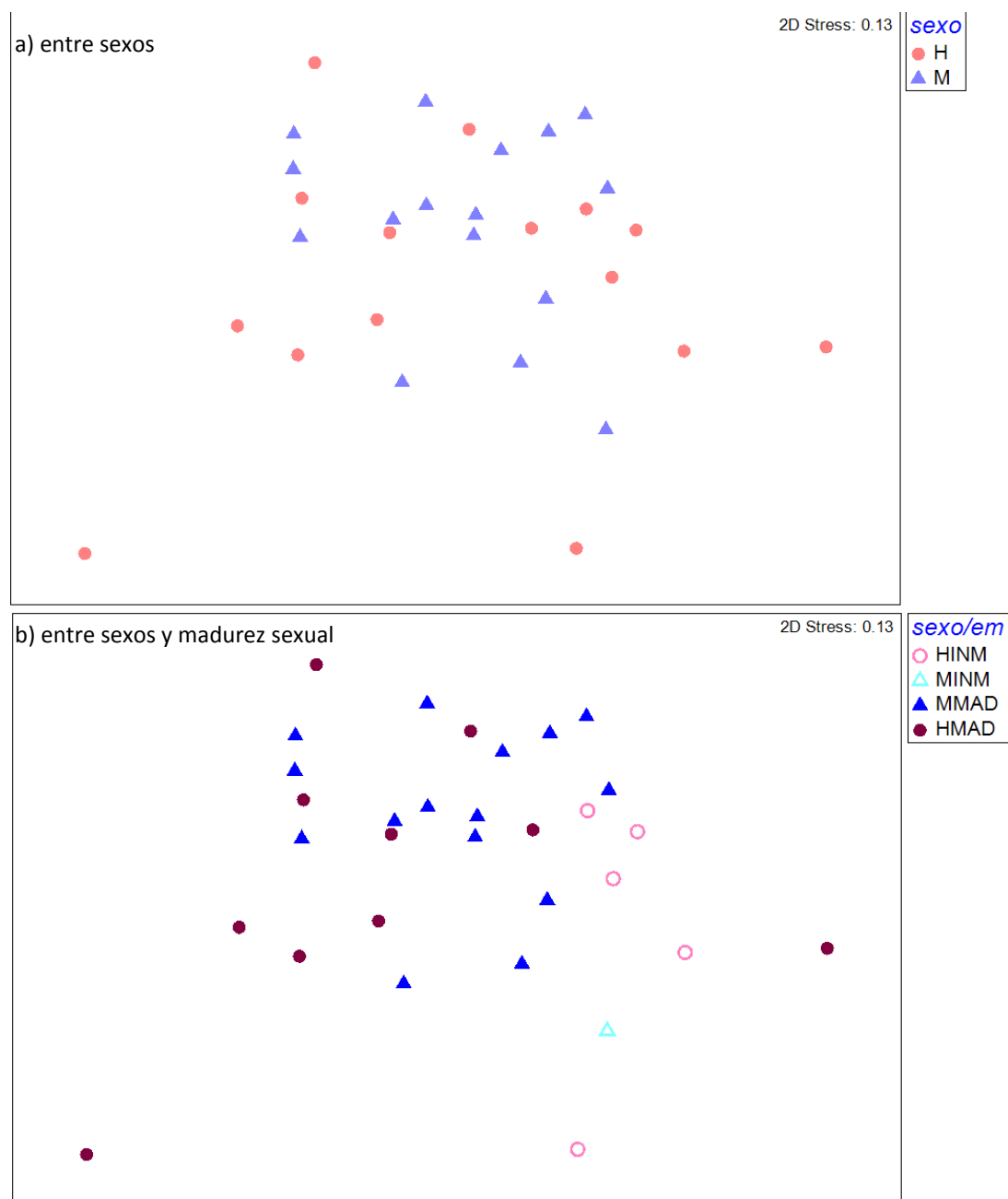


Figura 129. Distribución espacial de *Urotrygon aspidura* utilizando entre sexos y estadio de madurez, en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS). (EM= estadio de madurez; H= hembras, M= machos, INM= inmaduro, MAD= maduro).

III.2.5.4. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA DE *Urotrygon chilensis*

Se analizaron 56 estómagos de *Urotrygon chilensis* de los cuales 66% presentaron alimento; 17 corresponden a hembras y 20 a machos, el resto de estómagos estaban vacíos (19) por lo que no se incluyeron en los análisis posteriores.

Se construyeron curvas acumulativas con el número de estómagos analizados y presas identificadas por sexo y estadio de madurez (Fig. 130). De acuerdo al porcentaje de dieta descrita ($> 70\%$) y los valores de la pendiente (< 0.1), se considera que la información obtenida del contenido estomacal del tamaño de muestra es suficientemente fiable para hacer las comparaciones entre sexos. Entre estadio de madurez, el número de estómagos es reducido para los organismos inmaduros, aunque la proporción de descripción es $>70\%$ para las hembras inmaduras. La información de los organismos maduros presenta una proporción $> 70\%$ pero los valores de la pendiente son >0.1 , por lo que la información debe ser interpretada con cautela (tabla LI).

Tabla LI. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Urotrygon chilensis* por sexo (H=hembra, M=macho) y estadio de madurez (INM = inmaduro, MAD= maduro).

SEXO	Estimados calculados	HEMBRAS		MACHOS	
	Número de estómagos analizados	17		20	
	Asíntota	8.32		9.45	
	Pendiente	0.06		0.06	
	Proporción de descripción	84%		85%	
ESTADIO DE MADUREZ	Estimados/sexo y madurez sexual	H INM	H MAD	M INM	M MAD
	Número de estómagos analizados	4	13	3	17
	Asíntota	2.29	8.60	7.84	6.64
	Pendiente	0.08	0.09	0.65	0.04
	Proporción de descripción	86%	81%	51%	88%

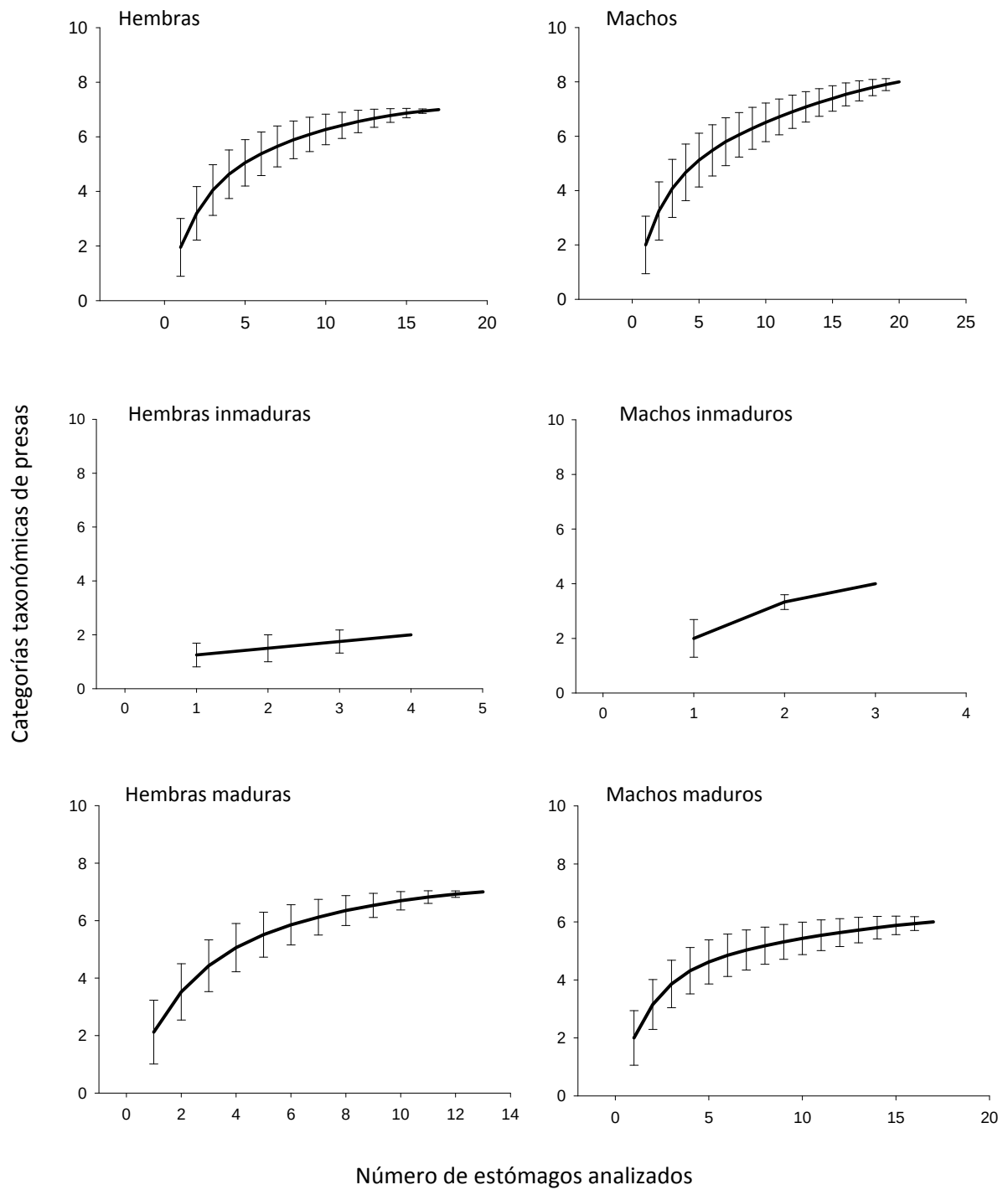


Figura 130. Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de *Urotrygon chilensis* por sexo y estadio de madurez.

Composición de dieta entre sexos

En la composición de dieta de *Urotrygon chilensis* se identificaron 218 organismos pertenecientes a 17 especies presa ubicados en 8 categorías taxonómicas de presas (Tabla LII). Las hembras se alimentaron de 14 especies presa dentro de 7 categorías taxonómicas y los machos de 14 especies presas en 8 categorías taxonómicas (Apéndice X).

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) muestran que *Urotrygon chilensis* exhibe preferencia por el grupo de los poliquetos. Entre sexos se observan diferencias en los porcentajes. Las hembras presentaron altos porcentajes en número (%N) en las categorías: SCOL (38.2), EUNI (26.5) y PHYL (15.9); en peso (%P): SCOL (26.1), BRAC (25.3) y EUNI (20.5); en frecuencia de ocurrencia (%FO): SCOL (52.9), PHYL (47) y EUNI (41.1). Los machos en %N en las categorías: PHYL (36.1), SCOL (34.4) y EUNI (13.4); en peso (%P): PHYL (36.7), SCOL (31.7) y EUNI (16.7); en frecuencia de ocurrencia (%FO): PHYL (60), SCOL (45) y EUNI (40) (Tabla LII).

Con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), se aprecian diferencias en las proporciones de consumo y tamaño del error estándar (ES). De acuerdo al %IIR hembras y machos comparten una categoría taxonómica de presas (SCOL), las proporciones varían. Las hembras consumen en mayor proporción EUNI (%IIR±ES=30.59±1098.50), SCOL (%IIR±ES=27.81±496.37) y POLNID (%IIR±ES=17.68±20.81) y los machos de SCOL (%IIR±ES=33.14±621.82), MYCT (%IIR±ES=23.43±0) y PHYL (%IIR±ES=16.34±120.15). Los valores de %IIG muestran similitud en tres categorías taxonómicas de presas (SCOL, EUNI y PHYL) y diferencias en las proporciones de consumo, así como disminución del error estándar. Las hembras presentaron valores mayores sobre SCOL (%IIG±ES=24.88±5.54), EUNI (%IIG±ES=19.71±7.91) y PHYL (%IIG±ES=15.02±3.23). Los machos por PHYL (%IIG±ES=22.58±2.6), SCOL (%IIG±ES=21.86±6.53) y EUNI (%IIG±ES=12.90±2.81) (Fig. 131).

Tabla LII. Composición de la dieta de *Urotrygon chilensis* por sexo y categorías taxonómica de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonómicas de presas	# especies presa	Sexo/Medidas relativas cuantitativas					
		Hembras			Machos		
		%N	%F	%P	%N	%F	%P
POLIQUETOS							
Scolecida (SCOL)	2	38.3	52.9	26.2	34.5	45.0	31.8
Opheliidae							
Eunicidae (EUNI)	2	26.6	41.2	20.5	13.4	40.0	16.7
Onuphidae							
Oeononidae							
Phyllodocida (PHYL)	4	16.0	47.1	19.7	36.1	60.0	36.7
Goniadidae							
Nereididae							
Pisionidae							
Glyceridae							
Poliquetos No Identificados (POLNID)	2	10.6	11.8	6.7	2.5	10.0	1.4
Pol A							
Pol IX							
CRUSTACEOS							
Brachyura (BRAC)	3	4.3	23.5	25.4	4.2	25.0	9.9
Grapsidae							
Portunidae							
Dromiidae							
Amphipoda (AMPH)	1	2.1	11.8	0.5	0.8	5.0	0.3
Amphipoda							
Cumacea (CUMA)	1	2.1	5.9	1.0	2.5	10.0	3.0
Cumacea							
PECES							
Peces	1						
Myctophidae (MYCT)					5.9	5.0	0.3

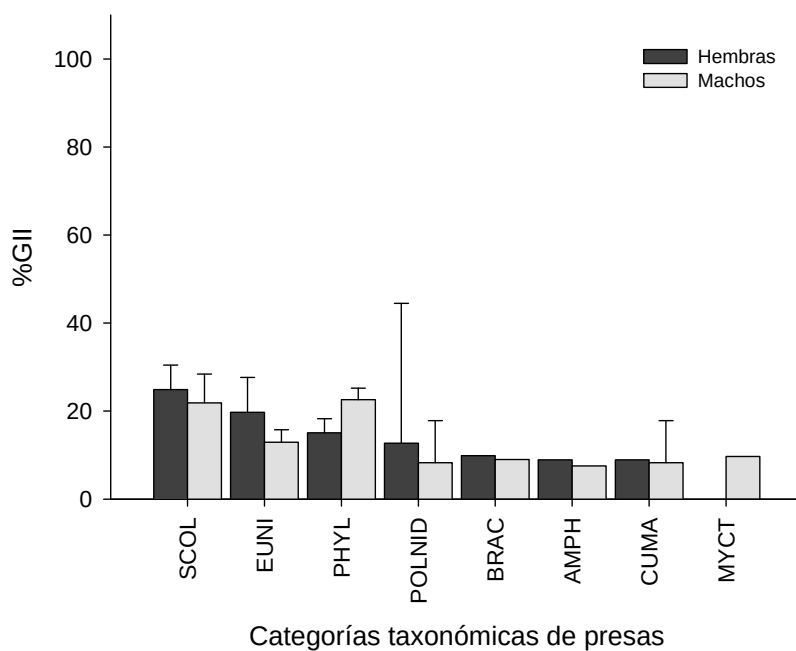
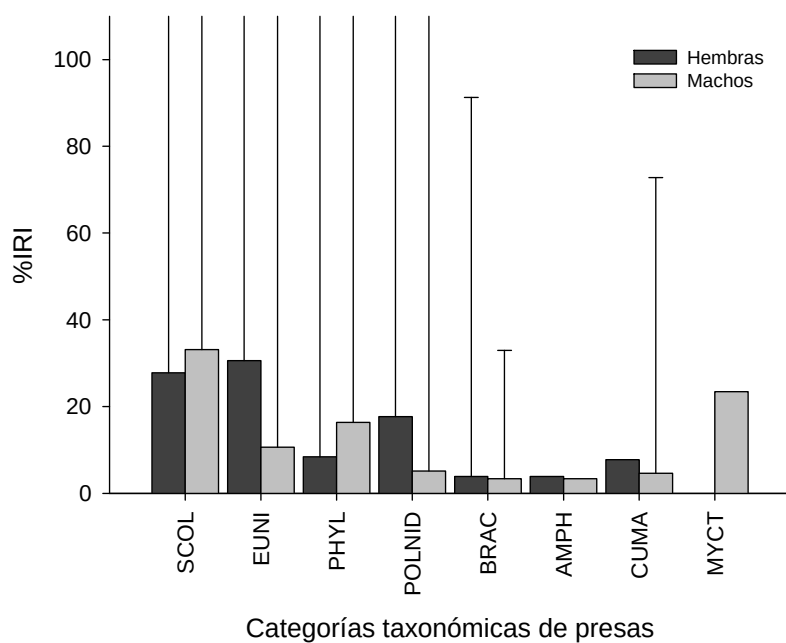


Figura 131. Comparación de la dieta de *Urotrygon chilensis* entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IRI) e índice de importancia geométrico (%GII), expresado en porcentaje. (SCOL= Scoleida, EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, POLNID= Poliquetos No Identificados, BRAC= Brachyura, AMPH= Amphipoda, CUMA= Cumacea, MYCT= Myctophidae).

Se observan cambios entre sexos en la preferencia de presas, así como en su orden de importancia (principal, secundaria y terciaria) de acuerdo a los valores del %IIG. Las hembras presentan preferencia principal por una categoría taxonómica de presas: SCOL; preferencia secundaria por 6 categorías taxonómicas de presas entre ellas, EUNI, PHYL y POLNID. La preferencia principal de los machos fue por PHYL y SCOL, preferencia secundaria por 6 categorías taxonómicas de presas entre ellas, EUNI, MYCT y BRAC. Hembras y machos no mostraron consumo por presas clasificadas como de importancia terciaria (Fig. 132).

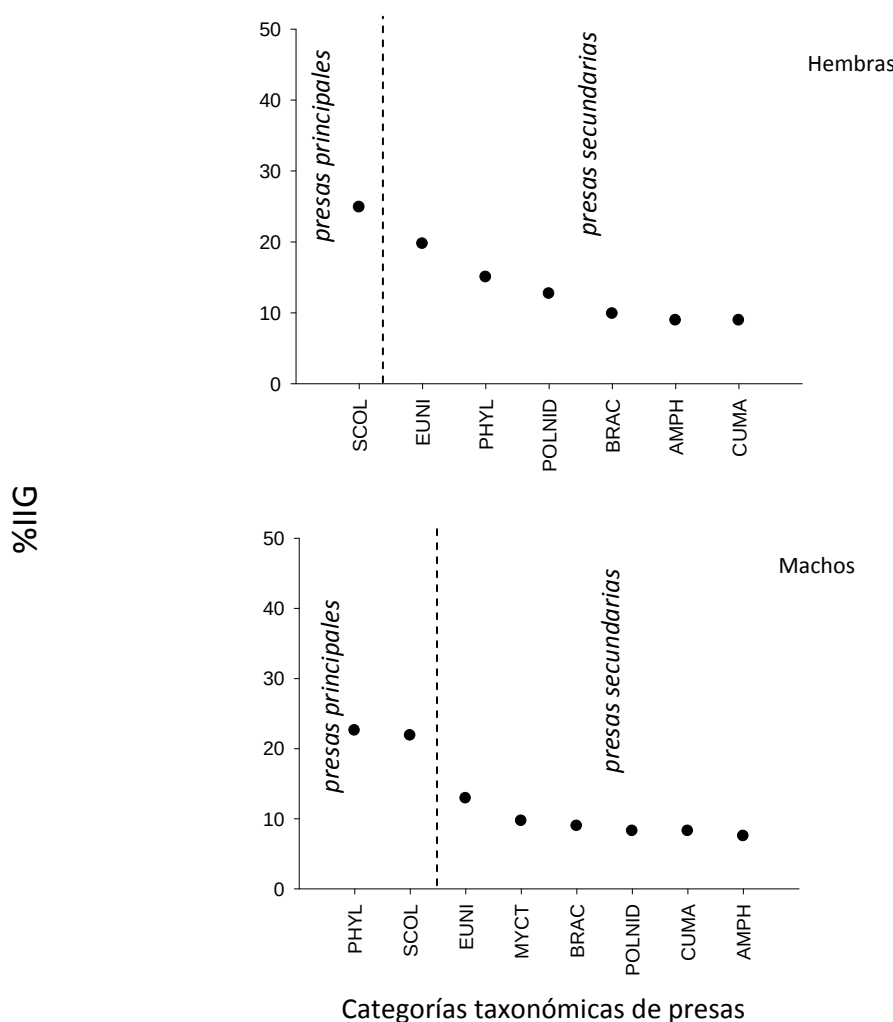


Figura 132. Preferencia de presas de *Urotrygon chilensis* entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómica de presas. (SCOL= Scoleida, EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, POLNID= Poliquetos No Identificados, BRAC= Brachyura, AMPH= Amphipoda, CUMA= Cumacea, MYCT= Myctophidae).

Al comparar las proporciones de consumo entre sexos por categoría taxonómica de presas, se aprecian cambios entre sexos. (Fig. 133; ver apéndice XIV). Sin embargo, no detectaron diferencias estadísticas significativas en la proporciones de consumo entre hembras y machos.

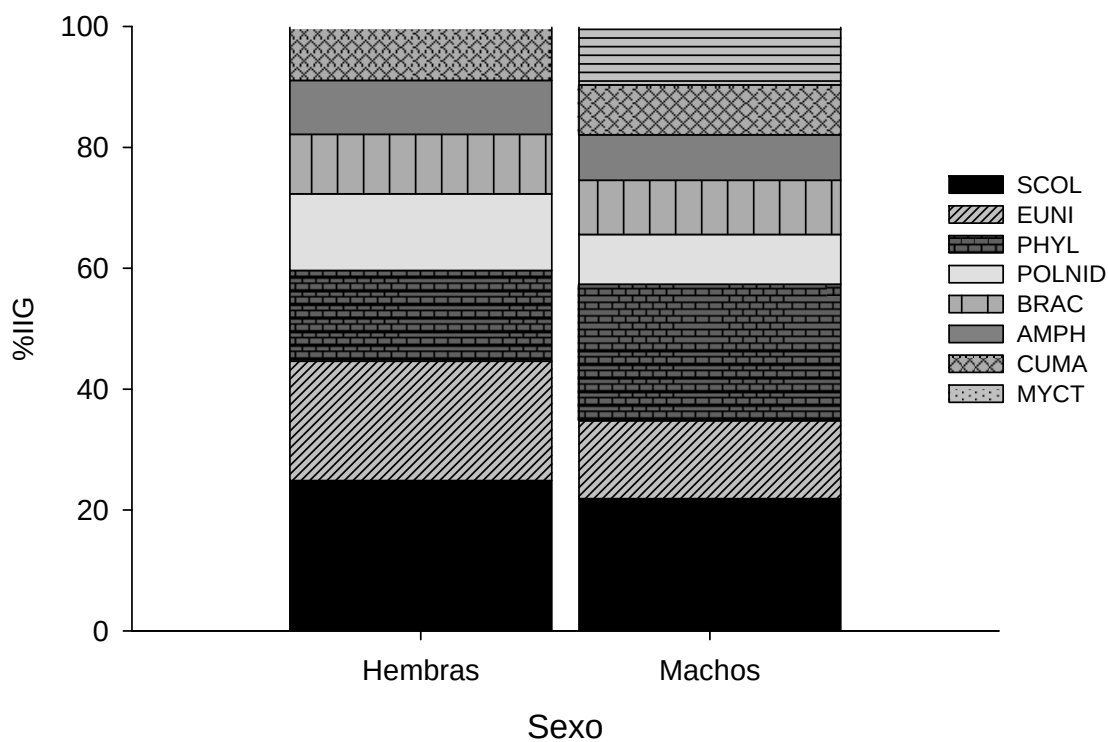


Figura 133. Variación en la proporción de consumo de *Urotrygon chilensis* por sexos por categorías taxonómicas de presas principales. (SCOL= Scoleida, EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, POLNID= Poliquetos No Identificados, BRAC= Brachyura, AMPH= Amphipoda, CUMA= Cumacea, MYCT= Myctophidae).

En el análisis gráfico del método de Amundsen para hembras y machos muestran una estrategia mezclada; donde existen varios grados de especialización y generalización sobre presas (puntos están dispersos). Este patrón se observa al analizar las dietas por sexo considerando el estadio de madurez, con excepción de las hembras inmaduras que se observa especialización sobre una categoría de taxonómica de presas (Fig. 134).

El índice de amplitud de dietas (Levin) indica que existe una tendencia hacia la estrategia de alimentación especialista para hembras y machos ($B_i = 0.48$ y $B_i = 0.37$, respectivamente). Por estadio de madurez sexual, se obtuvo que las hembras inmaduras ($B_i = 0.10$) son especialistas. Sin embargo, las hembras maduras ($B_i = 0.57$) y machos inmaduros ($B_i = 0.53$) presenta más una tendencia el generalización. Y los machos maduros ($B_i = 0.44$) muestran una tendencia hacia especialista. Al comparar la interpretación del análisis gráfico del método de Amundsen y el índice de Levin, se encontró que existe cierta concordancia con los resultados, pues los valores de B_i son intermedios lo que se puede interpretar como estrategia mezclada.

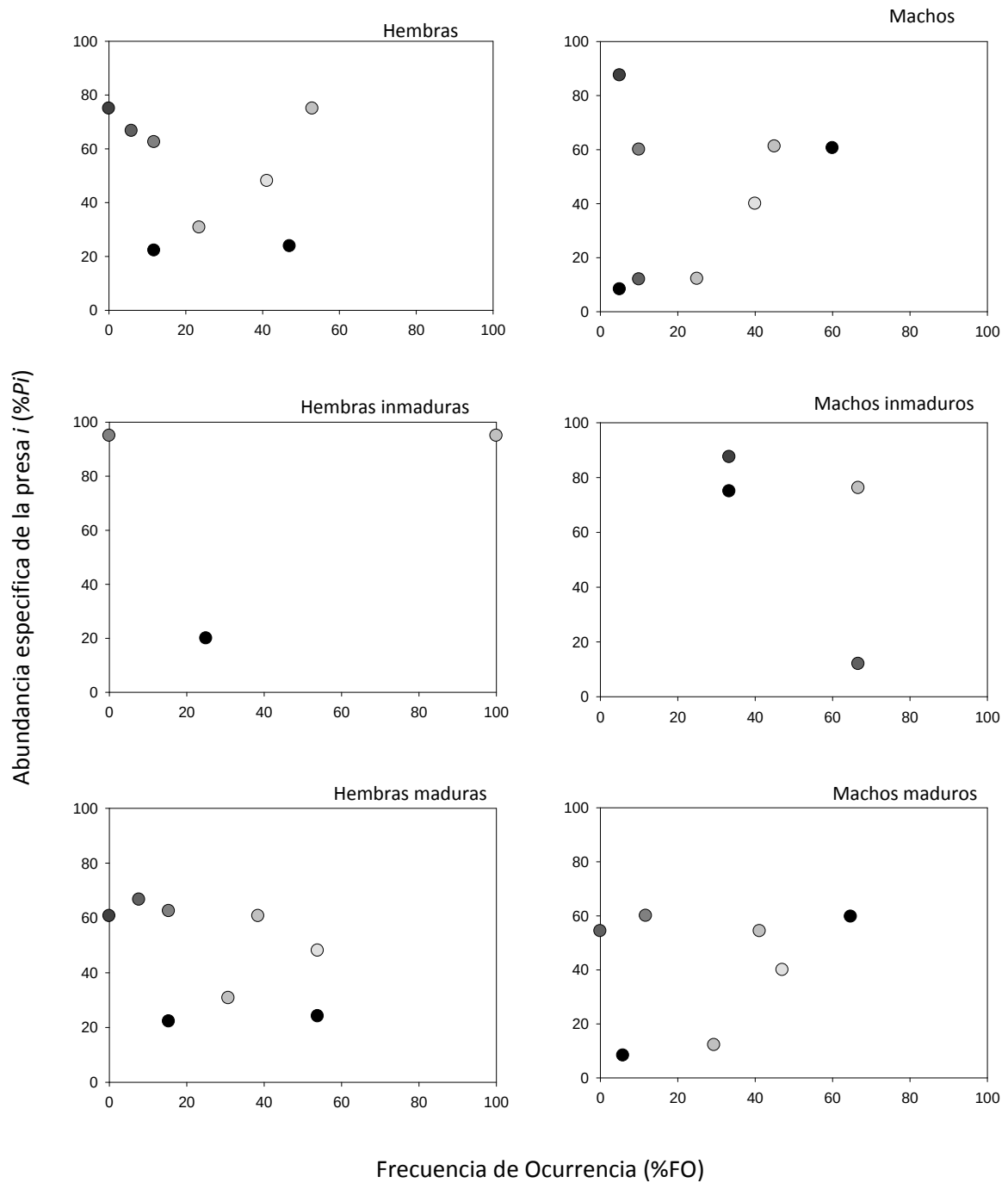


Figura 135. Gráfico del método de Amundsen de *Urotrygon chilensis* por sexo y estadio de madurez para determinar la estrategia de alimentación. Cada punto representa cada categoría taxonómica de presas.

La distribución espacial entre sexos y por estadio de madurez con el MDS, muestra que no hay formación clara de grupos, por lo que se puede inferir que existe similitud entre las dietas de hembras y machos. Entre sexos por estadio de madurez se podría considerar una agrupación entre organismos maduros e inmaduros, sin embargo no es clara dicha separación (Fig. 135). Con los valores obtenidos en el traslapo de dietas y análisis de similitud (ANOSIM), se sugiere que las dietas son similares (traslapo de dietas) y similitud alta entre todas las comparaciones de dietas con ANOSIM (Tabla LIII).

Tabla LIII. Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de *Urotrygon chilensis* por sexo (H= hembras, M = machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro). (IS = índice simulado).

Comparaciones	Traslado de dietas		Análisis de Similitud (ANOSIM)
	Índice de Planka	Modelo nulo	
H vs M	$P_{ij} = 0.928$ Dietas similares	IS = 0.785 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.971$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.029$	Estadístico $R = -0.01$ Nivel de significancia 50.6% Similitud alta
HINM vs HMAD	$P_{ij} = 0.582$ Dietas ~ similares	IS = 0.420 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.859$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.141$	Estadístico $R = 0.085$ Nivel de significancia 27.9% Similitud alta
MINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.585$ Dietas ~ similares	IS = 0.555 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.572$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.428$	Estadístico $R = 0.24$ Nivel de significancia 9.6% Similitud alta
HINM vs MINM	$P_{ij} = 0.765$ Dietas similares	IS = 0.334 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.946$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.054$	Estadístico $R = 0.241$ Nivel de significancia 8.6% Similitud alta
HMAD vs MMAD	$P_{ij} = 0.919$ Dietas similares	IS = 0.722 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.982$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.018$	Estadístico $R = -0.018$ Nivel de significancia 61.4% Separación alta
HINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.726$ Dietas similares	IS = 0.389 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.965$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.035$	Estadístico $R = 0.186$ Nivel de significancia 10.2% Similitud alta
HMAD vs MINM	$P_{ij} = 0.562$ Dietas ~ similares	IS = 0.617 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.982$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.018$	Estadístico $R = 0.151$ Nivel de significancia 17.5% Similitud alta

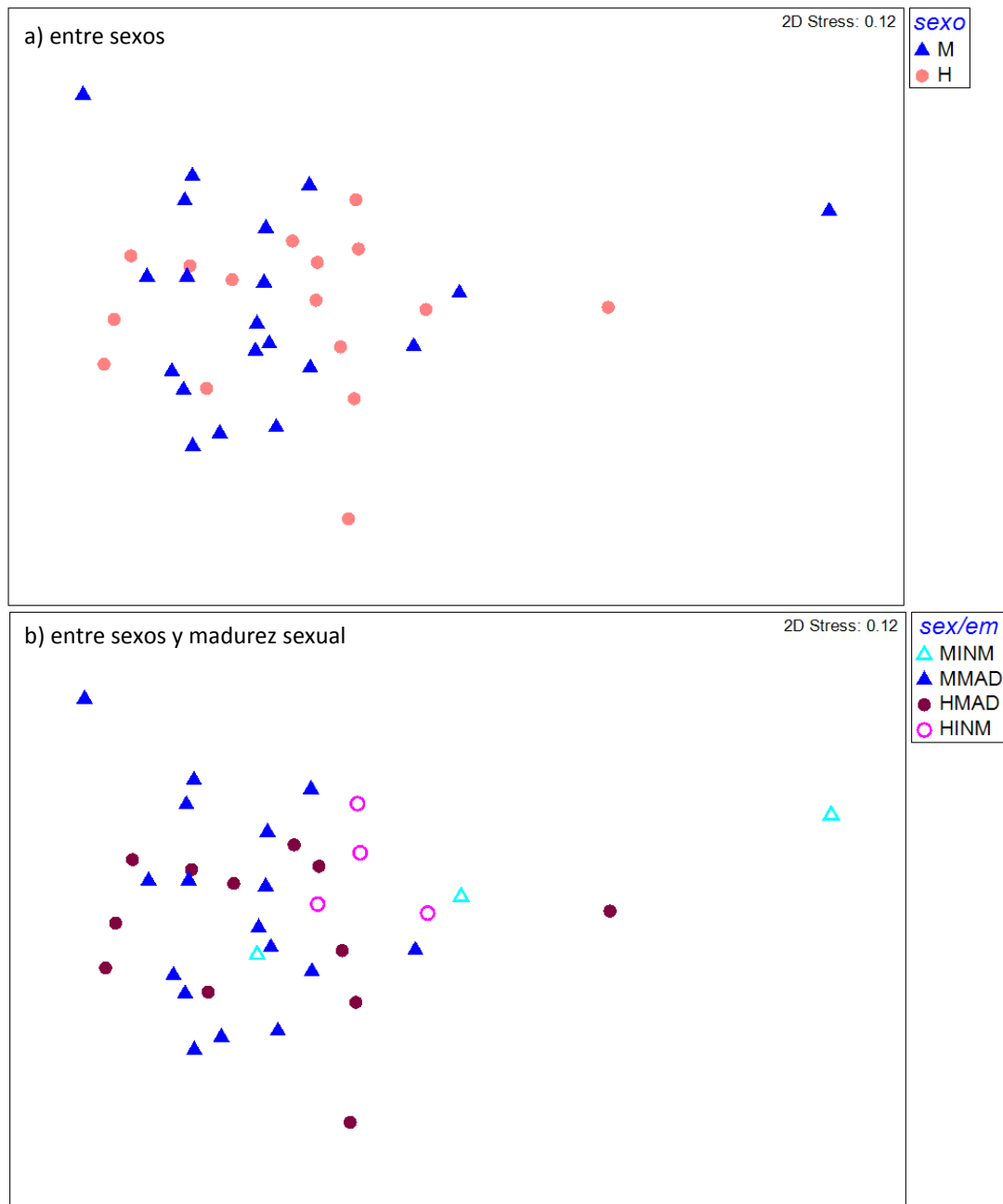


Figura 135. Distribución espacial de *Urotrygon chilensis* por sexo y estadio de madurez en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS). (SEX= sexo; EM= estadio de madurez; H= hembras, M= machos, INM= inmaduro, MAD= maduro).

III.2.5.5. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA DE *Urotrygon rogersi*

Se analizaron 60 estómagos de *Urotrygon rogersi* de los cuales 81% presentaron alimento; 28 corresponden a hembras y 22 a machos, el resto de estómagos estaban vacíos (11) por lo que no se incluyeron en los análisis posteriores.

Se construyeron curvas acumulativas con el número de estómagos analizados y presas identificadas para hembras y machos, y considerando el estadio de madurez (Fig. 136). Por el porcentaje de dieta descrita ($> 70\%$) y los valores de pendiente (< 0.1) se considera que la información obtenida del contenido estomacal en el tamaño de muestra es suficientemente fiable para hacer las comparaciones de dieta entre sexos. Por estadio de madurez los valores de la pendiente son cercanos a 0.1 y las proporciones son mayores a 70%, por lo que las comparaciones pueden hacerse con medida (Tabla LIV).

Tabla LIV. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de *Urotrygon rogersi* por sexo y estadio de madurez (INM = inmaduro; MAD = maduro).

SEXO	Estimados calculados	HEMBRAS		MACHOS	
	Número de estómagos analizados	28		22	
	Asíntota	9.19		7.03	
	Pendiente	0.04		0.03	
	Proporción de descripción	87%		85%	
ESTADIO DE MADUREZ	Estimados/sexo y madurez sexual	H INM	H MAD	M INM	M MAD
	Número de estómagos analizados	10	18	9	13
	Asíntota	8.06	11.27	6.13	3.32
	Pendiente	0.14	0.14	0.10	0.02
	Proporción de descripción	74%	71%	81%	90%

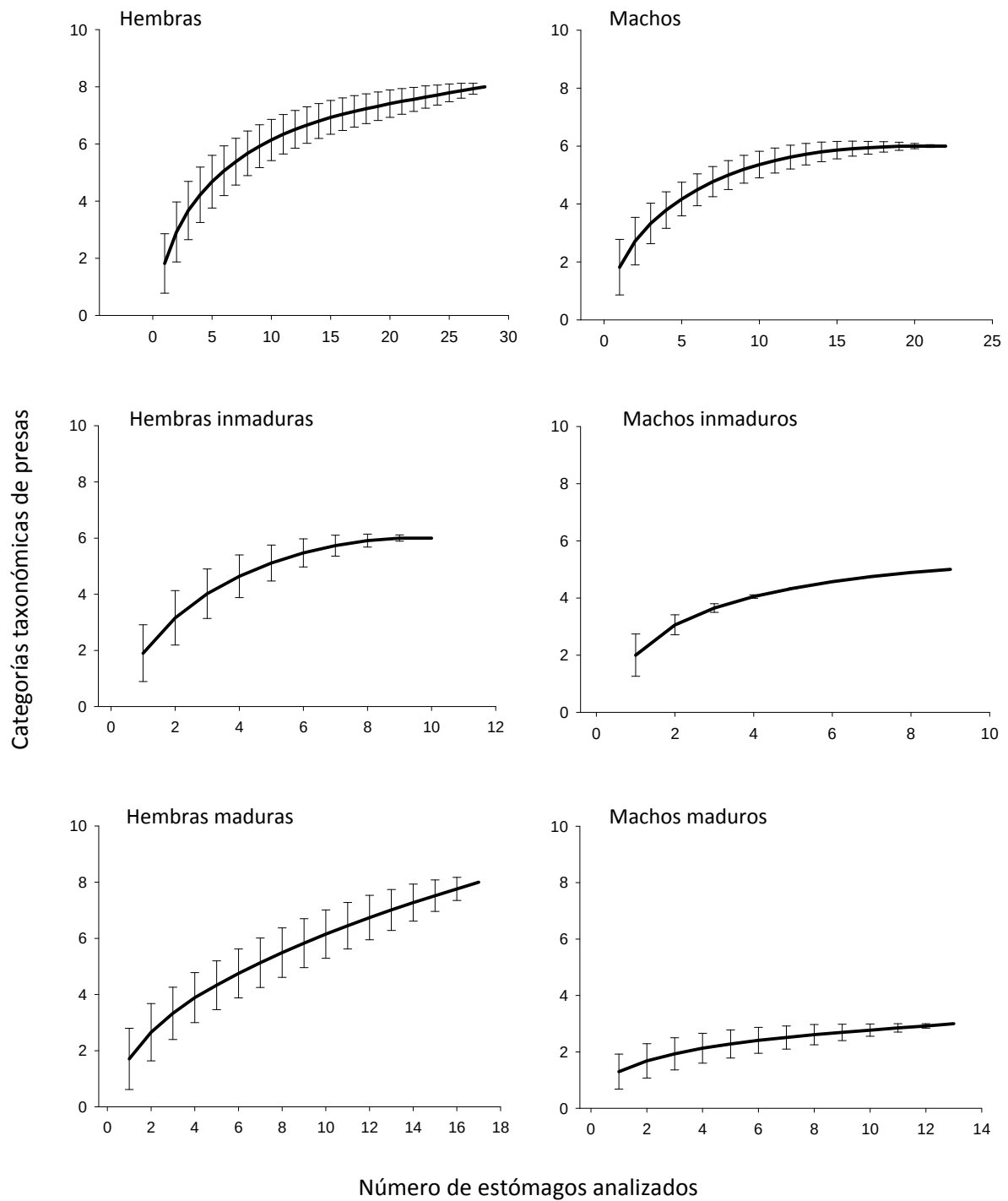


Figura 136. Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados de *U. rogersi* por sexo y estadio de madurez.

Composición de dieta entre sexos

En la composición de dieta de *Urotrygon rogersi* se identificaron 416 organismos ubicados en 9 categorías taxonómicas de presas pertenecientes a 14 especies presa. Las hembras se alimentaron de 12 especies presa dentro de 8 categorías taxonómicas y los machos de 11 especies presas en 6 categorías taxonómicas (Tabla LV) (Apéndice X).

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) muestran que *U. rogersi* exhibe preferencia por el grupo de poliquetos y crustáceos. Entre sexos se observan diferencias en los porcentajes. Las hembras presentaron altos porcentajes en número (%N) en las categorías: MYSC (68.4), SCOL (15.9) y PHYL (6.8); en peso (%P): SCOL (39.6), EUNI (17.1) y PHYL (16.4); en frecuencia de ocurrencia (%FO): SCOL (64), MYSC (17.8) y EUNI (17.8). Los machos en %N en las categorías: SCOL (46.6), PHYL (25) y CUMA (13.3); en peso (%P): SCOL (58.1), CUMA (17.1) y PHYL (13.6); en frecuencia de ocurrencia (%FO): SCOL (81.8), PHYL (45.4) y CUMA (18.1) (Tabla LV).

Con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG) se observan diferencias en las proporciones de consumo entre sexos y en el tamaño del error estándar (ES). De acuerdo al %IIR hembras y machos presentan mayor consumo dos categorías taxonómicas de presas (POLNID y SCOL), las proporciones varían. Las hembras consumen en mayor proporción MYSC (%IIR±ES=80.65±8520.01), POLNID (%IIR±ES=9.73±0) y SCOL (%IIR±ES=3.69±59.54). Los machos CUMA (%IIR±ES=27.92±1892.43), POLNID (%IIR±ES=17.92±1015.43) y SCOL (%IIR±ES=17.77±78.44). Los valores de %IIG muestran similitud en dos de las categorías taxonómicas de presas (SCOL y PHYL), diferencias en las proporciones de consumo y disminución del error estándar. Las hembras presentaron valores mayores sobre MYSC (%IIG±ES=46.70±52.86), SCOL (%IIG±ES=14.58±1.48) y PHYL (%IIG±ES=9.02±0.94). Los machos por SCOL (%IIG±ES=33.97±1.68), PHYL (%IIG±ES=21.47±4.60) y CUMA (%IIG±ES=14.74±20.35) (Fig. 137).

Tabla LV. Composición de la dieta de *Urotrygon rogersi* por sexo y categorías taxonómica de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonómicas de presa	# especies presa	Sexo/Medidas relativas cuantitativas					
		Hembras			Machos		
		%N	%F	%P	%N	%F	%P
POLQUETOS							
Scolecida (sedentarios) (SCOL)	3	15.9	64.3	39.7	46.7	81.8	58.1
Opheliidae (2)							
Arenicolidae							
Palpata (errantes)							
Eunicida (EUNI)	3	2.6	17.9	17.2	--	--	--
Arabellidae							
Onuphidae							
Phyllodocida (PHYL)	3	6.8	50.0	16.4	25.0	45.5	13.7
Goniadidae							
Nereididae (2)							
Poliquetos no identificados (POLNID)	1	3.4	3.6	5.7	8.3	13.6	6.2
POL A							
CRUSTACEOS							
Brachyura (BRAC)	1	0.9	10.7	4.6	1.1	9.1	2.2
Portunidae							
Stomatopoda (STOM)	1	0.3	3.6	0.8	--	--	--
Mysidacea (MYSC)	1	68.5	17.9	13.4	5.6	13.6	2.6
Cumacea (CUMA)	1				13.3	18.2	17.2
PECES							
Myctophidae (MYCT)	1	1.7	14.3	2.3	--	--	--

(número en paréntesis indica la cantidad de especies presa en ese grupo taxonómico)

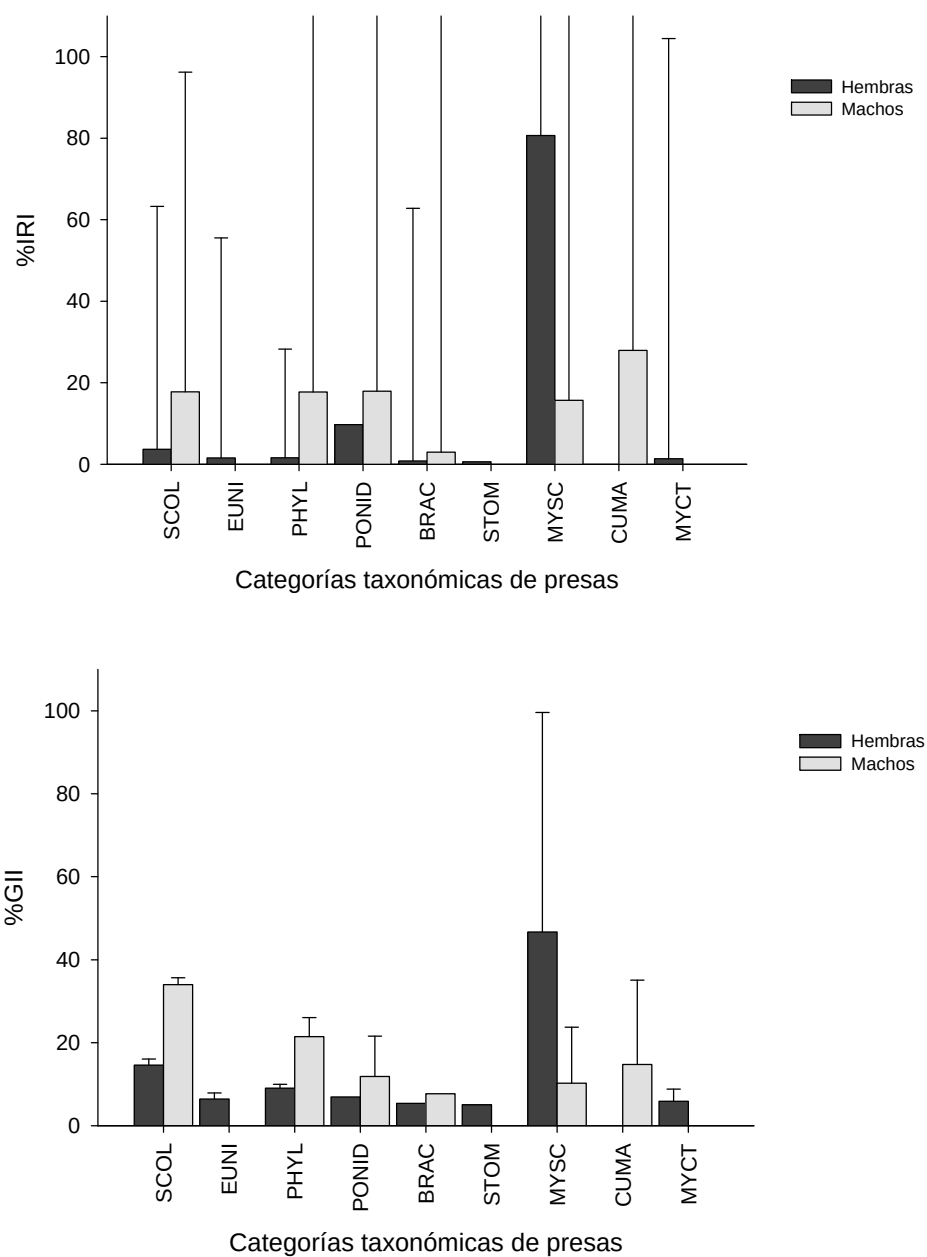


Figura 137. Comparación de la dieta de *Urotrygon rogersi* entre sexos de acuerdo al índice de importancia relativa (%IIR) e índice de importancia geométrico (%IIG), expresado en porcentaje. (SCOL= Scolecida, EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, POLNID= Poliquetos No Identificados, BRAC= Brachyura, STOM= Stomatopoda, MYSC= Myscidaea, CUMA= Cumacea, MYCT= Myctophidae).

Se observaron cambios entre sexos en la preferencia de presas y en el orden de importancia (principal, secundaria y terciaria) de las categorías taxonómicas de presas con los valores de %IIG. Las hembras presentan preferencia principal por una categoría taxonómica de presas: MYSC y preferencia secundaria por 8 categorías entre ellas, SCOL, PHYL, POLNID, EUNI. La preferencia principal de los machos fue por SCOL y PHYL; y preferencia secundaria por 4 categorías CUMA, POLNID, MYSC y BRAC. Ningún sexo mostró preferencia por presas de importancia terciaria (Fig. 138).

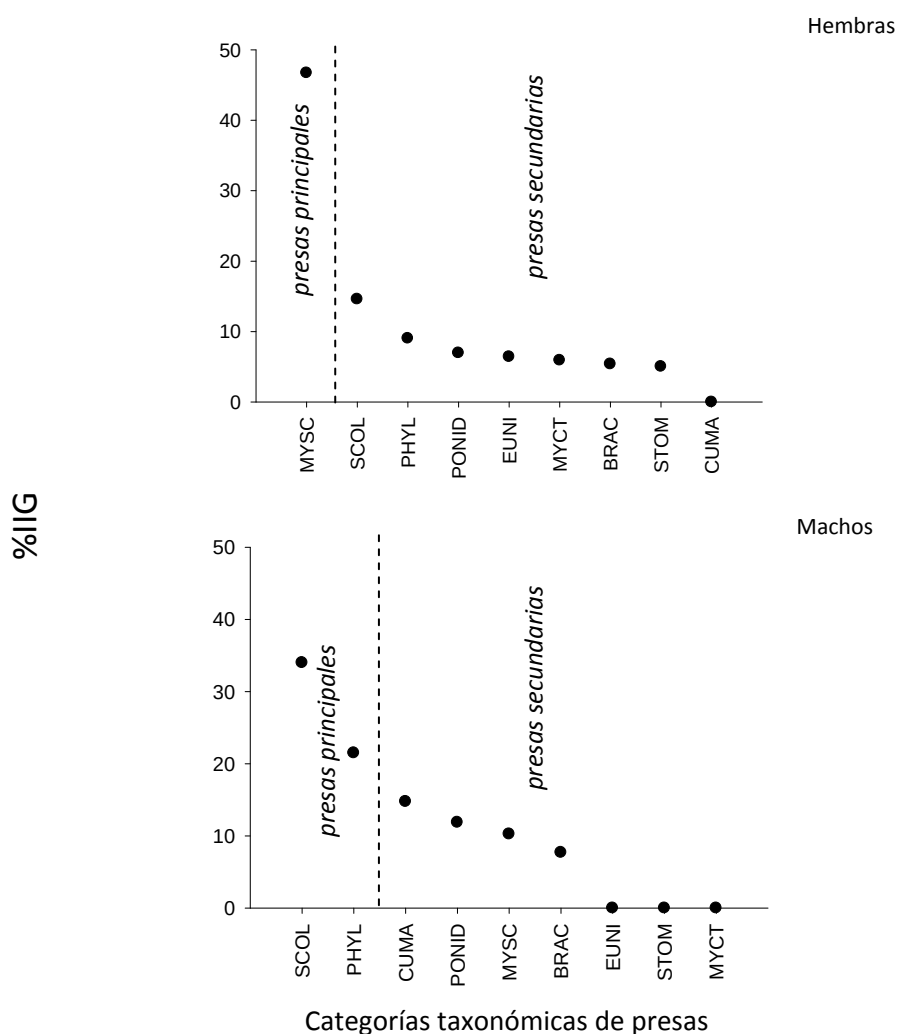


Figura 138. Preferencia de presas de *Urotrygon rogersi* entre sexos determinado con el índice de importancia geométrico (%IIG) por categorías taxonómicas de presas. (SCOL= Scolecida, EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, POLNID= Poliquetos No Identificados, BRAC= Brachyura, STOM= Stomatopoda, MYSC= Myscidea, CUMA= Cumacea, MYCT= Myctophidae).

Al comparar las proporciones de consumo entre sexos y estadio de madurez para cada categoría taxonómica de presas, se observaron cambios (Fig. 139; ver apéndice XV). Sin embargo, solo se detectaron diferencias estadísticas significativas en la proporciones de consumo entre hembras y machos, en SCOL ($P<0.05$), PHYL ($P<0.05$) y en MYCT ($P<0.05$); entre organismos inmaduros e inmaduros en SCOL ($P<0.01$) y PHYLL ($P<0.05$); y entre sexo y estadio de madurez en PHYL ($P<0.05$).

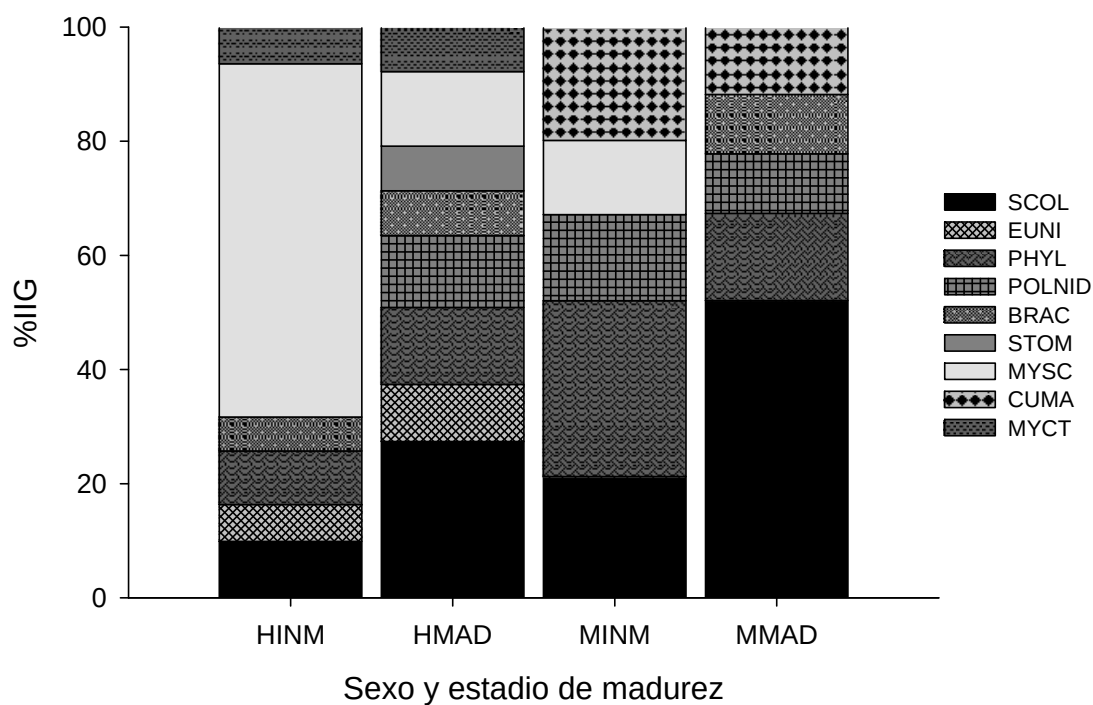


Figura 139. Variación en la proporción de consumo de *Urotrygon rogersi* por sexos y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas. (H= hembras, M= machos, INM = inmaduro, MAD= maduro). (SCOL= Scolecida, EUNI= Eunicida, PHYL= Phyllodocida, POLNID= Poliquetos No Identificados, BRAC= Brachyura, STOM= Stomatopoda, MYSC= Myscidea, CUMA= Cumacea, MYCT= Myctophidae).

En el análisis gráfico del método de Amundsen muestra que hembras tienden a especializarse por algunos tipos de presa, aunque ocasionalmente varios individuos se alimentan de otros (puntos acumulados en la esquina inferior izquierda). Este patrón se observa al analizar las dietas de las hembras inmaduras y maduras, sin embargo, en las hembras maduras además de mostrar una especialización sobre una categoría de presa, existe una especialización sobre varias categorías. En el caso de los machos, aunque también se observa cierta especialización por algunas categorías taxonómicas de presas, en la dispersión de puntos de la dieta de los machos maduros se muestra una mezcla entre ambas estrategias de alimentación, es decir, existen diferentes grados de especialización y generalización sobre diferentes tipos de presas (Fig. 140).

De acuerdo al índice de amplitud de dietas (Levin), se obtuvieron valores de $B_i = 0.14$ (hembras) y $B_i = 0.44$ (machos) indicando que son especialistas. Por otro lado, considerando el estadio de madurez sexual, se obtuvo que las hembras inmaduras ($B_i = 0.10$), hembras maduras ($B_i = 0.33$) y machos inmaduros ($B_i = 0.79$) son especialistas y que los machos maduros ($B_i = 0.14$) presentan una tendencia hacia generalista. Al comparar la interpretación del análisis gráfico del método de Amundsen y el índice de Levin, se encontró concordancia con los resultados.

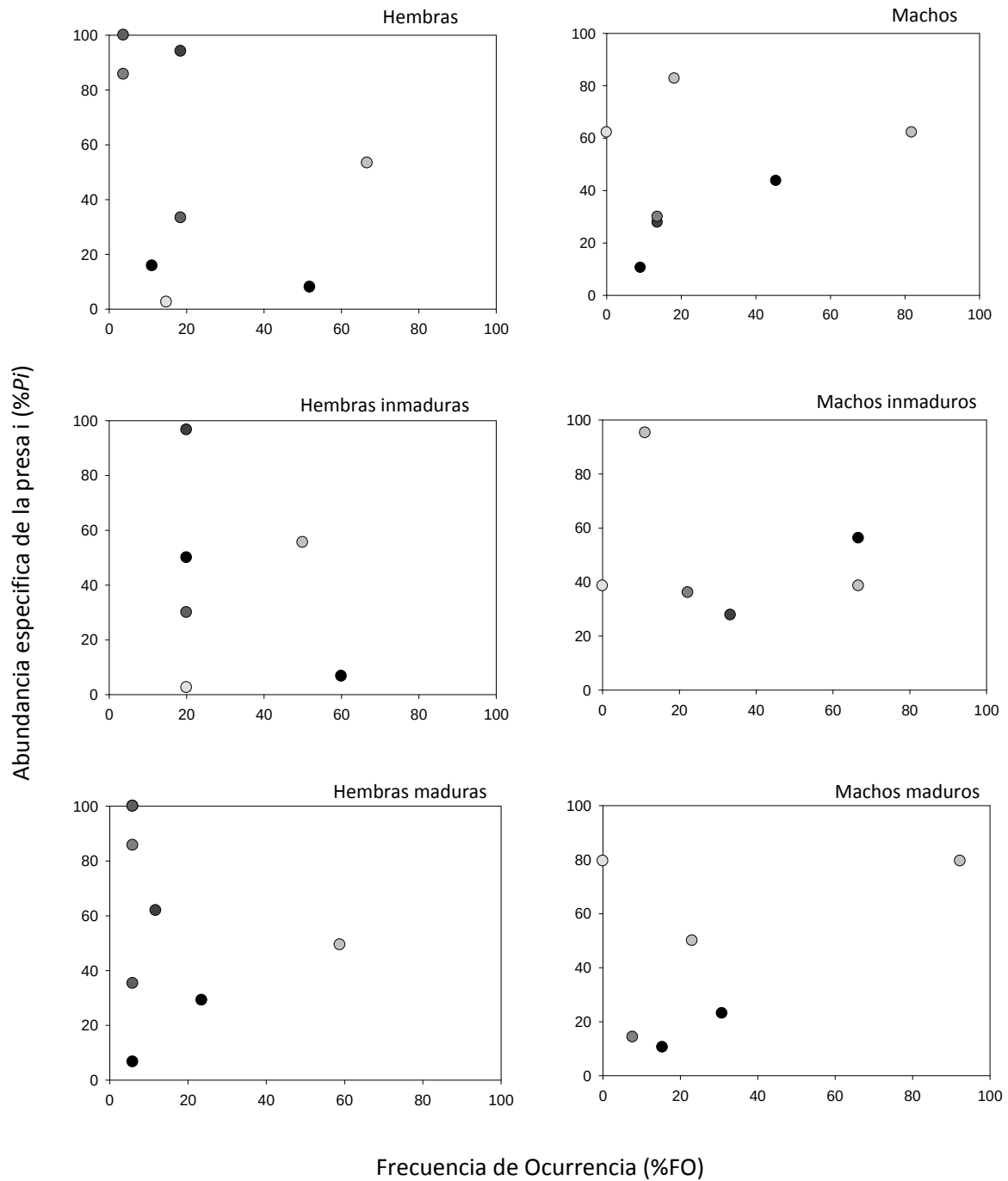


Figura 140. Estrategia de alimentación por el análisis gráfico del método de Amundsen para *Urotrygon rogersi* por sexo y estadio de madurez. Cada punto representa una categoría taxonómica de presas.

La distribución espacial de hembras y machos, y por estadio de madurez de acuerdo a sus dietas, muestra que no hay formación de grupos, por lo que se puede inferir que no hay diferencias entre las dietas de hembras y machos, ni entre sexos por estadio de madurez teniendo dietas similares (Fig. 141). Lo anterior, es evidente al calcular el traslapo de dietas y al realizar el análisis de similitud (Tabla LVI).

Tabla LVI. Comparaciones del traslapo de dietas, modelo nulo y análisis de similitud de *Urotrygon rogersi* por sexo (H= hembras, M = machos) y estadio de madurez (INM= inmaduro, MAD= maduro). (IS = índice simulado).

Comparaciones	Traslado de dietas		Análisis de Similitud (ANOSIM)
	Índice de Pianka	Modelo nulo	
H vs M	$P_{ij} = 0.542$ Dietas ~diferentes	IS = 0.4571 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.723$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.277$	Estadístico R=0.034 Nivel de significancia 11.1% Similitud alta
HINM vs HMAD	$P_{ij} = 0.540$ Dietas ~diferentes	IS = 0.429 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.894$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.106$	Estadístico R=0.083 Nivel de significancia 10.1% Similitud alta
MINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.731$ Dietas similares	IS = 0.410 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.929$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.071$	Estadístico R=0.24 Nivel de significancia 0.6% Separación reducida
HINM vs MINM	$P_{ij} = 0.433$ Dietas ~diferentes	IS = 0.370 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.559$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.441$	Estadístico R=0.039 Nivel de significancia 24.2% Similitud alta
HMAD vs MMAD	$P_{ij} = 0.817$ Dietas similares	IS = 0.490 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.936$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.064$	Estadístico R=0.032 Nivel de significancia 18.8% Similitud alta
HINM vs MMAD	$P_{ij} = 0.195$ Dietas diferentes	IS = 0.297 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.394$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.604$	Estadístico R=0.305 Nivel de significancia 0.2% Separación reducida
HMAD vs MINM	$P_{ij} = 0.737$ Dietas similares	IS = 0.612 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.799$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.201$	Estadístico R=0.034 Nivel de significancia 32.1% Similitud alta

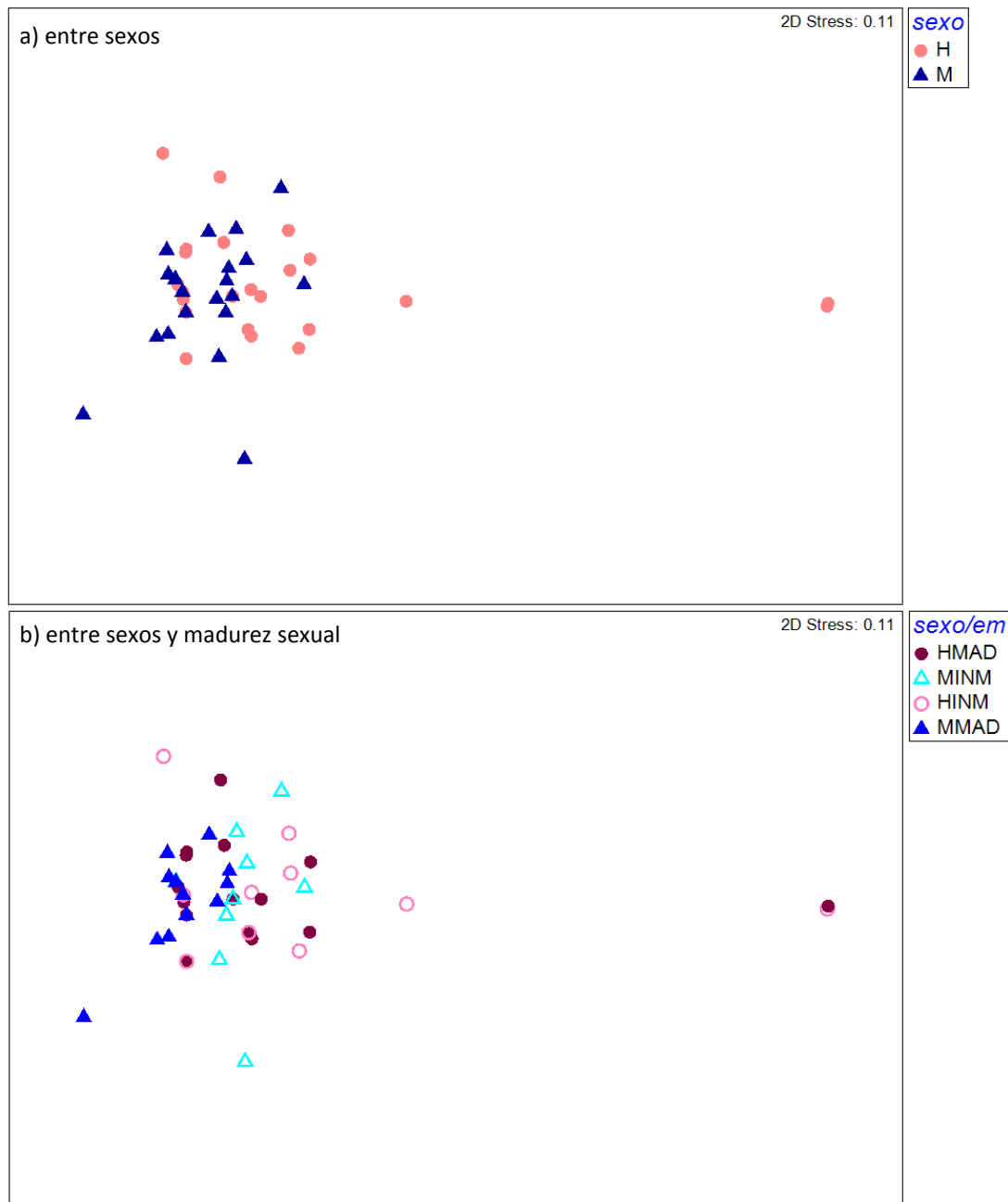


Figura 141. Distribución espacial de *Urotrygon rogersi* por sexo y estadio de madurez en función de la composición de dietas, utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS). (H= hembras, M= machos, INM= inmaduro, MAD= maduro).

III.2.5.6. COMPARACIÓN DE LAS DIETAS ENTRE ESPECIES

Se analizaron 451 estómagos, de los cuales 362 presentaron alimento y el resto (89) se encontraban vacíos. Se compararon los estómagos analizados para cada especie depredadora y se construyeron las curvas acumulativas con los estómagos analizados y categorías taxonómicas de presas (Fig. 142).

La proporción de dieta descrita en todos los casos fue mayor al 90% y el valor de la pendiente fue < 0.1 , por lo que la comparación de dietas entre especies con su respectivo tamaño de muestra es lo suficientemente fiable (Tabla LVII).

Tabla LVII. Valores de los estimados calculados en la construcción de las curvas acumulativas de las especies depredador analizadas.

ESTIMACIONES	ESPECIES DEPREDADOR ANALIZADAS				
	<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	<i>Urobatis halleri</i>	<i>Urotrygon aspidura</i>	<i>Urotrygon chilensis</i>	<i>Urotrygon rogersi</i>
# estómagos	152	93	31	37	49
Asíntota	6.15	7.02	5.43	5.17	6.34
Pendiente	0.001	0.002	0.010	0.008	0.009
Proporción de dieta descrita	97%	99%	92%	97%	95%

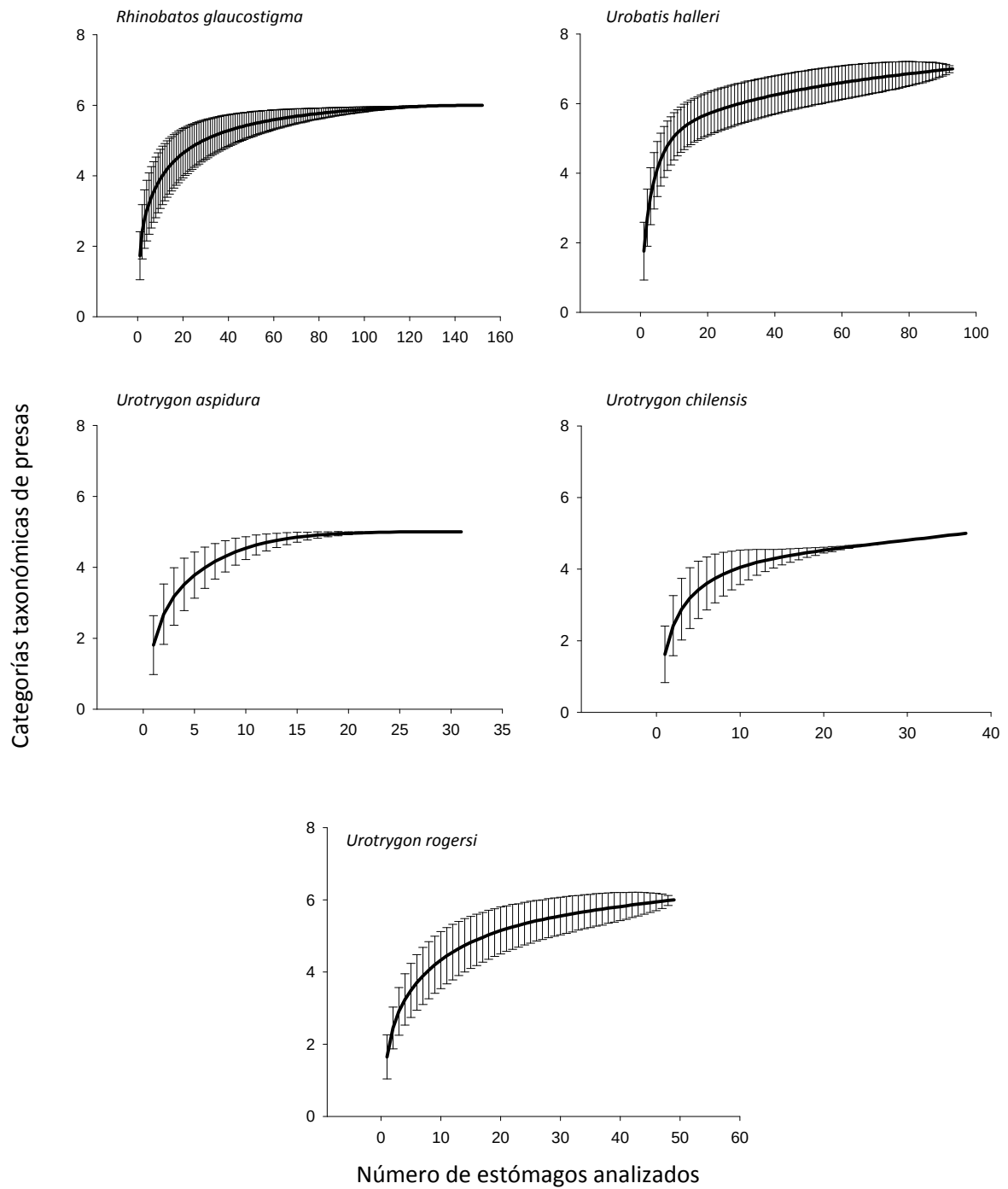


Figura 142. Evaluación del tamaño mínimo de muestra a través de curvas acumulativas con el número de estómagos analizados para cada especie.

Composición de dieta entre especies

En la composición de dieta de las especies se identificaron 4322 organismos que se ubicaron en 8 categorías taxonómicas de presas (Apéndice XVI). La mayoría de las especies presentaron un nivel trófico similar alrededor de 3.5 (Tabla LVIII).

Tabla LVIII. Niveles tróficos para cada especie.

Especie	Nivel trófico (NT)
<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	3.56
<i>Urobatis halleri</i>	3.57
<i>Urotrygon aspidura</i>	3.58
<i>U. chilensis</i>	3.61
<i>U. rogersi</i>	3.47

Los valores de las medidas relativas cuantitativas (RMPQ) muestran diferencias en cada categoría taxonómica de presas. Las especies *Urobatis halleri*, *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi* presentaron los mayores valores de las RMPQ en las categorías poliquetos errantes y poliquetos sedentarios, sin embargo, *U. chilensis* resulto tener mayor incidencia (%N, %P, %F) sobre los poliquetos errantes. Respecto a los crustáceos, *Rhinobatos glaucostigma*, *Urotrygon aspidura* y *U. rogersi* registraron los valores más altos en la categoría tipo camarón pequeños; *R. glaucostigma* sobre cangrejos y *U. aspidura* sobre estomatópodos. Moluscos y peces fueron las categorías que registraron los menores valores para las RMPQ, *Ub. halleri* y *U. aspidura*, respectivamente figuraron como especies que se alimentaron de estos grupos (Tabla LIX).

Tabla LIX. Composición de la dieta por especie depredadora y categorías taxonómica de presas, expresada en porcentaje en número (% N), porcentaje en peso (% P) y porcentaje en frecuencia de ocurrencia % FO.

Categorías taxonómicas de presas	# especies presa	Especie depredadora /Medidas relativas cuantitativas											
		<i>R. glaucostigma</i>			<i>Ub. halleri</i>			<i>U. aspidura</i>			<i>U. chilensis</i>		
		%N	%P	%F	%N	%P	%F	%N	%P	%F	%N	%P	%F
Poliquetos errantes	#	--	--	--	39.3	73.1	24.7	4.5	22.6	1.8	52.6	73.0	50.7
											25.0	53.1	31.1
Poliquetos sedentarios	#	0.2	1.3	0.4	39.3	40.9	42.2	--	--	--	36.2	48.6	28.9
											33.7	73.5	50.0
Cangrejos	#	15.2	77.6	56.9	3.1	19.4	9.2	2.5	16.1	9.3	4.2	24.3	17.9
											1.2	10.2	3.6
Tipo camarón pequeño	#	81.6	64.5	21.6	14.5	23.7	6.4	59.0	67.7	24.8	3.8	13.5	2.4
											38.9	20.4	14.0
Estomatópodos	#	1.9	17.8	5.0	0.1	1.1	0.4	28.3	64.5	53.2	--	--	0.2
											0.2	2.0	0.4
Moluscos	#	0.5	3.9	1.1	3.0	15.1	14.4	--	--	--	--	--	--
Peces	#	0.6	7.9	14.7	0.6	3.2	2.7	5.7	9.7	10.8	3.3	2.7	0.1
											1.0	6.1	0.8

La preferencia de presas de acuerdo al %IG para *R. glaucostigma* como presas principales mostró al grupo de tipo camarón pequeño; presas secundarias: cangrejos; y presas terciarias: el resto de las categorías taxonómicas de presas. Los poliquetos errantes y sedentarios fueron las presas secundarias de *Ub. halleri* y el tipo camarón pequeño, cangrejos, moluscos, estomatópodos y peces como presas terciarias, no se observaron presas principales. Para *U. aspidura*, el tipo camarón pequeño y estomatópodos fueron las presas principales; peces, poliquetos errantes y cangrejos como presas secundarias; no se registraron presas terciarias. Ambos grupos de poliquetos fueron la presa principal de *U. chilensis*; como secundarias cangrejos, tipo camarón pequeño y peces, no se registraron presas terciarias. Para *U. rogersi* se observaron tres presas principales: el tipo camarón y poliquetos, 3 presas secundarias: cangrejos, peces y estomatópodos y ninguna presas terciaria (Fig. 143).

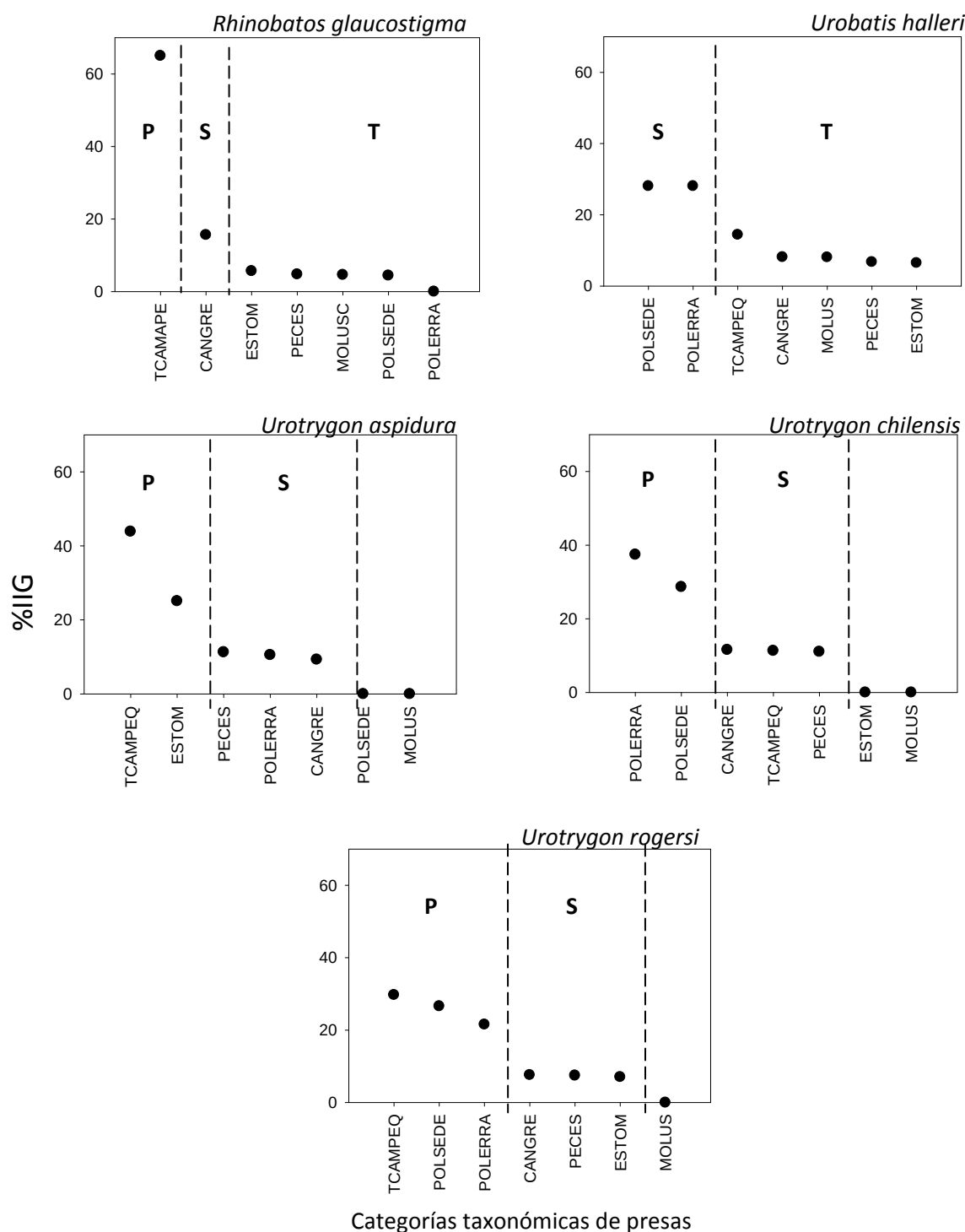


Figura 143. Preferencia de presas para cada especie depredadora determinada con el índice de importancia geométrica (%IIG) por categorías de presas. (POLERRA= Poliquetos errantes; POLSEDE= Poliquetos sedentarios; TCAMPEQ= Tipo camarón pequeño; ESTOM= Estomatópodos; CANGRE= Cangrejos; MOLUS= Moluscos; P = presas principales; S = presas secundarias; T = presas terciarias).

Al comparar las proporciones de consumo por especie depredadora en cada categoría de presas, se observaron variaciones (Fig. 144, ver apéndice XVI). Estadísticamente se encontraron diferencias significativas para todas las categorías ($P < 0.05$) con excepción de los peces.

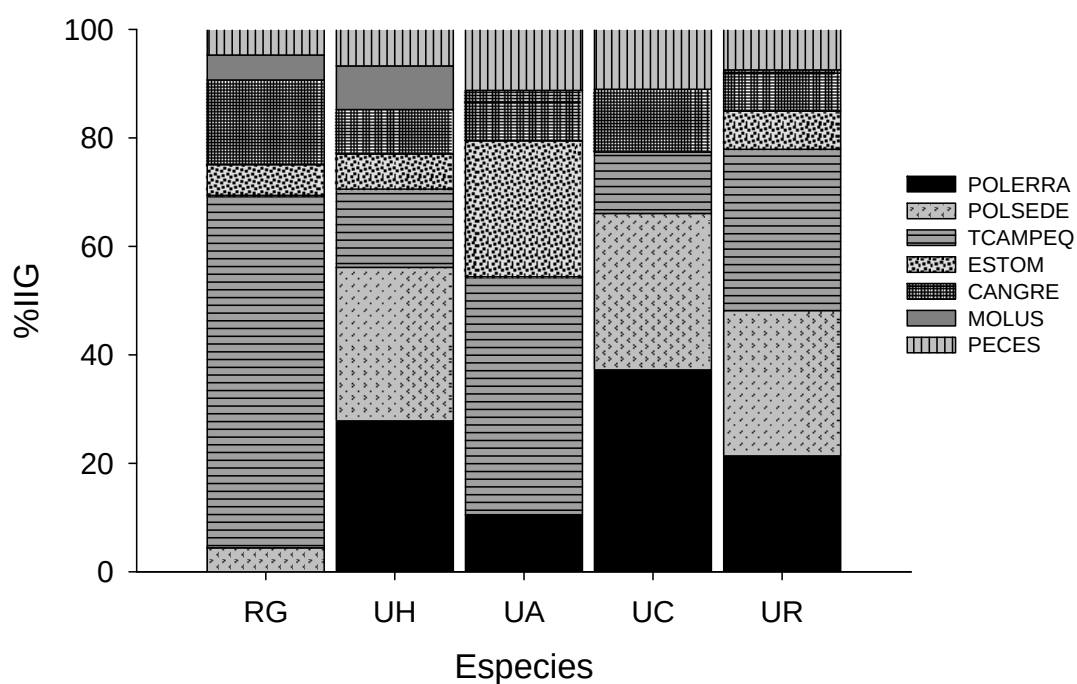


Figura 144. Variación en la proporción de las especies depredadoras respecto de consumo por categorías taxonómicas de presas al índice de importancia geométrico (%IIG). (RG= *Rhinobatos glaucostigma*, UH= *Urobatis halleri*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*, POLERRA= poliquetos errantes, POLSEDE= poliquetos sedentarios, TCAMPEQ= tipo camarón pequeño, ESTOM= estomatópodos, CANGRE= cangrejos, MOLUS = moluscos).

El análisis gráfico de Amundsen para cada especie muestra que *R. glaucostigma* es especialista sobre el grupo tipo camarón pequeño considerado como dominante en su importancia. Aunque también se alimenta de presas raras. El resto de las especies aunque presentan cierto grado de especialización por uno o dos grupos de presas, la dispersión de puntos indica que presentan una estrategia de alimentación mezclada (especialista y generalista) (Fig. 145).

El índice de amplitud de dietas (Levin) indica que existe una tendencia hacia la estrategia de alimentación especialista para las cinco especies, presentando el menor valor *R. glaucostigma* ($Bi = 0.089$) y el más alto *U. rogersi* ($Bi = 0.410$) (Tabla LX). Comparado con el gráfico de Amundsen, existe concordancia con ambos resultados para *R. glaucostigma*. Sin embargo, por el método gráfico las especies presentan estrategia de alimentación mezclada, lo que puede ser interpretado por los valores “intermedios” del índice de Levin.

Tabla LX. Valores del índice de Levin por especie depredadora

Especie depredadora	Amplitud de dietas (índice de Levin)
<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	$Bi = 0.089$ especialista
<i>Urobatis halleri</i>	$Bi = 0.335$ especialista
<i>Urotrygon aspidura</i>	$Bi = 0.325$ especialista
<i>Urotrygon chilensis</i>	$Bi = 0.357$ especialista
<i>Urotrygon rogersi</i>	$Bi = 0.410$ especialista

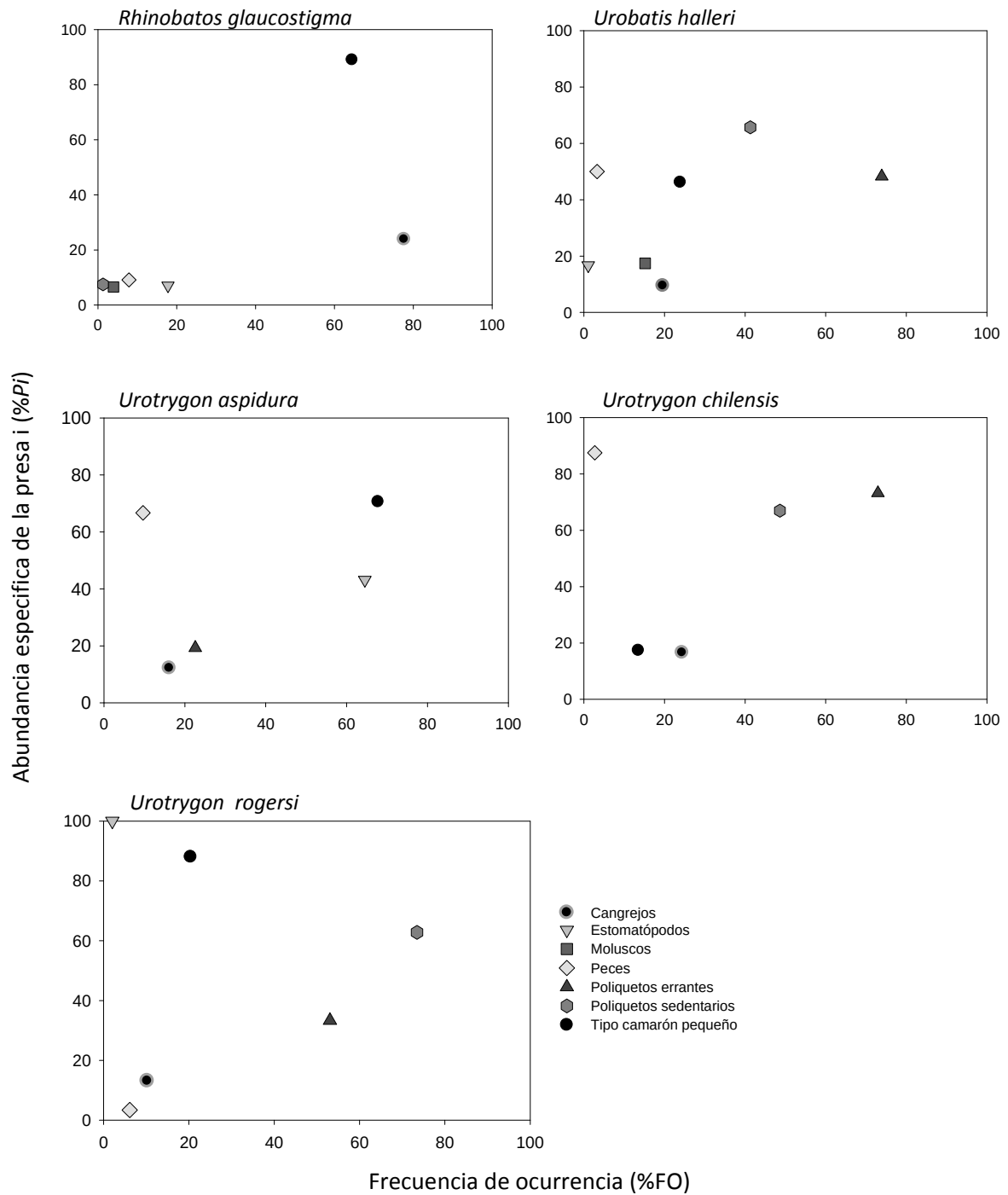


Figura 145. Gráfico del método de Amundsen por especie para determinar la estrategia de alimentación.

La distribución espacial de las especies depredadores en función de sus dietas (MDS) presenta cierto grado de agrupación. A groso modo, se observa la formación de dos grupos: 1) *R. glaucostigma* y 2) *Urobatis halleri*, *Urobatis aspidura*, *Urotrygon chilensis* y *Urotrygon rogersi*. Dentro del segundo grupo la dieta *U. aspidura* parece estar entre las dietas de *R. glaucostigma* y el resto de las especies. Esto sugiere que la dieta entre especies cercanas (Urotrygones y UbH) es similar. Si tomamos como punto de referencia a *R. glaucostigma* como especie depredadora menos cercana al resto de especies depredadoras, la dieta entre especies menos cercanas es no similar (Fig. 146).

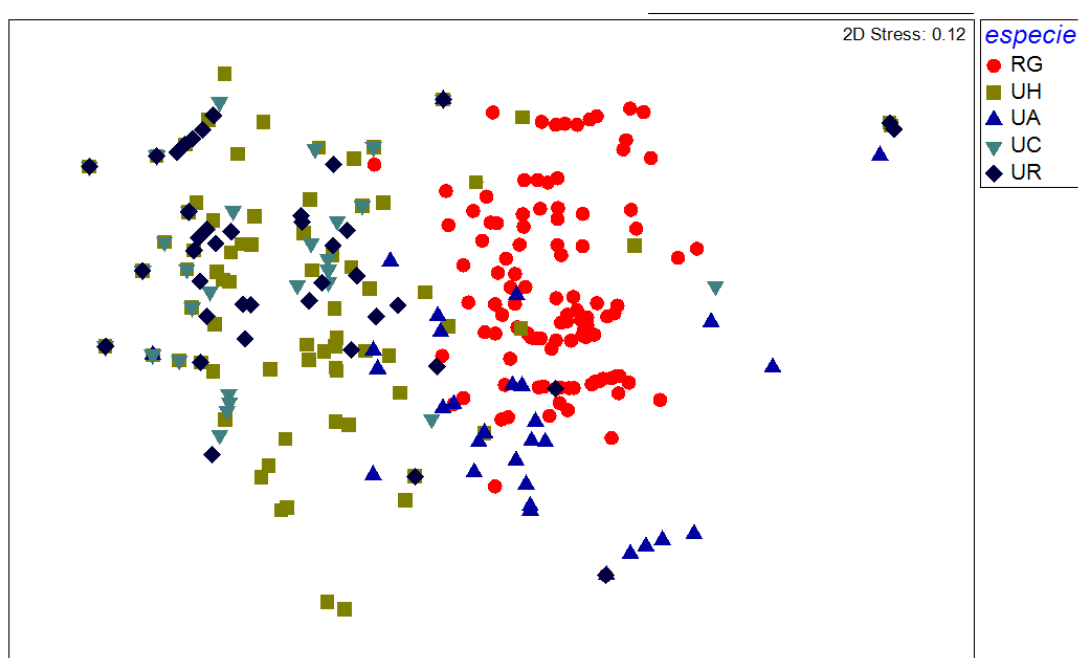


Figura 146. Distribución espacial de las especies depredador en función de su composición de dietas utilizando el escalamiento multidimensional métrico (MDS). (RG= *Rhinobatos glaucostigma*, UbH= *Urobatis halleri*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*).

Al comparar el traslapo de dietas para las especies depredadoras los resultados muestran que *R. glaucostigma* presenta dietas diferentes respecto a *Ub. halleri* y *U. chilensis* ($P_{ij} < 0.4$) y dietas con cierta similitud con *U. aspidura* y *U. rogersi* ($P_{ij} > 0.7$). Sin embargo, los valores obtenidos a partir del ANOSIM indican traslapo de dietas diferenciado o reducido entre *R. glaucostigma* y las especies de urotrygones y *Ub. halleri* (Tabla LXI).

La especie *Ub. halleri* mostró que al comparar la dieta con *U. aspidura* las dietas tienden a ser diferentes ($P_{ij} = 0.517$) y respecto a *U. chilensis* y *U. rogersi* presentan dietas similares ($P_{ij} > 0.9$). El ANOSIM coincide con los resultados del traslapo de dietas, señala un traslapo reducido de *Ub. halleri* con *U. aspidura* (Estadístico $R > 0.4$) y un traslapo alto de *Ub. halleri* con *U. chilensis* y *U. rogersi* (Estadístico $R < 0.1$) (Tabla LXI).

La dieta de *U. aspidura* tiende a ser diferente de la dieta de *U. chilensis* ($P_{ij} = 0.409$; Estadístico $R = 0.538$) y dieta similar con *U. rogersi* según el traslapo de dietas pero de acuerdo a ANOSIM se indica un traslapo diferenciado ($P_{ij} = 0.736$; Estadístico $R = 0.528$, respectivamente). Finalmente, *U. chilensis* mostró dieta similar con *U. rogersi* ($P_{ij} = 0.863$, Estadístico $R = 0.077$) (Tabla LXI).

Los resultados obtenidos de manera gráfica (MDS) (Fig. 148) y los obtenidos por el traslapo de dietas y ANOSIM (Tabla LXI) apoyan la evidencia de que existe un grado diferencial en la similitud de dietas entre especies cercanas y no cercanas.

Tabla LXI. Comparaciones del traslapo de dietas y análisis de similitud entre especies depredadoras (RG= *Rhinobatos glaucostigma*, UbH= *Urobatis halleri*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*). (IS = índice simulado).

Comparaciones	Traslado de dietas		Análisis de Similitud (ANOSIM)
	Índice de Pianka	Modelo nulo	
RG vs UbH	$P_{ij} = 0.427$ Dietas ~diferentes	IS = 0.476 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.577$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.423$	Estadístico R=0.593 Nivel de significancia 0.1% Traslado diferenciado
RG vs UA	$P_{ij} = 0.880$ Dietas similares	IS = 0.408 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.929$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.071$	Estadístico R=0.328 Nivel de significancia 0.1% Traslado reducido
RG vs UC	$P_{ij} = 0.317$ Dietas ~diferentes	IS = 0.408 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.360$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.640$	Estadístico R=0.671 Nivel de significancia 0.1% Traslado diferenciado
RG vs UR	$P_{ij} = 0.704$ Dietas similares	IS = 0.454 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.845$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.155$	Estadístico R=0.673 Nivel de significancia 0.1% Traslado diferenciado
UbH vs UA	$P_{ij} = 0.517$ Dietas ~diferentes	IS = 0.599 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.375$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.625$	Estadístico R=0.425 Nivel de significancia 0.1% Traslado reducido
UbH vs UC	$P_{ij} = 0.957$ Dietas similares	IS = 0.632 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.993$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.003$	Estadístico R=-0.041 Nivel de significancia 86% Traslado alto
UbH vs UR	$P_{ij} = 0.919$ Dietas similares	IS = 0.674 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.948$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.052$	Estadístico R=0.056 Nivel de significancia 3.2% Traslado alto
UA vs UC	$P_{ij} = 0.409$ Dietas ~diferentes	IS = 0.520 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.333$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.667$	Estadístico R=0.538 Nivel de significancia 0.1% Traslado diferenciado
UA vs UR	$P_{ij} = 0.736$ Dietas similares	IS = 0.579 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.807$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.193$	Estadístico R=0.528 Nivel de significancia 0.1% Traslado diferenciado
UC vs UR	$P_{ij} = 0.863$ Dietas similares	IS = 0.600 $p(\text{obs} \leq \text{exp}) = 0.938$ $p(\text{obs} \geq \text{exp}) = 0.062$	Estadístico R=0.077 Nivel de significancia 0.4% Traslado alto

III.2.6. DISCUSIÓN

Para esta sección se consideró que las diferencias entre los valores de %IIR y %IIG poseen fundamento matemático, donde existe una ponderación al calcular el %IIR (Bizzarro et al., 2007) y se decidió realizar el resto de la descripción de las dietas para cada especie de acuerdo al %IIG pues facilita la interpretación de los resultados a partir de las RMPQ (Assis, 1996) (ver discusión en la sección III.1.6 más detallada).

Rhinobatos glaucostigma

La dieta de *R. glaucostigma* estuvo dominada por el grupo de los crustáceos, lo cual, coincide con los hábitos alimentarios de los rhinobatidos. Conforme a los hábitos alimentarios de *R. productus* en las costas de California, Pacífico de Baja California Sur y Alto Golfo de California (Talent, 1982; Bizzarro, 2005; Downton-Hoffman, 2007; ver subcapítulo III.1); *R. typus* en costas de Australia (White et al., 2004); *R. leucorhynchus* en Colombia (Navia et al., 2007). Para *R. glaucostigma* se ha registrado que en las costas de Colima y Jalisco se alimenta de crustáceos y peces; siendo los estomatópodos (*Eurysquilla veleronis* y *Meiosquilla swetti*) y decápodos (*Processa peruviana*) las presas principales. Se observó que existe un cambio en composición de la dieta temporal; en otoño hubo mayor consumo de estomatópodos y menor en verano, inversamente con los decápodos (Valadez-González, 2000, 2007; Valadez-González et al., 2006). Estos cambios en la preferencia de las presas podría ser un reflejo de la abundancia temporal de las presas.

Valadez-González (2000;2007) y Valadez-González et al (2006) observaron variación en las proporciones respecto a la talla, teniendo que organismos de 18-43 y 57-69 cm LT prefieren estomatópodos y de 44-56 y 70-82 cm LT prefieren los decápodos (Valadez-González, 2000, 2007; Valadez-González et al., 2006). Se podría sugerir que existe una relación respecto a la talla del organismo con la presa, sin embargo, el número de estómagos (tamaño de muestra) para hacer las comparaciones es pequeño: e.g. los intervalos de talla de 31-43 cm LT (n=4) y 70-82 (n=3) por lo que no se evidencia un patrón definido.

Los resultados del presente estudio sugieren que la composición de dieta entre sexos y estadio de madurez fue considerada como similar. Solo se presentaron variaciones en las proporciones de consumo en las 11 categorías taxonómicas de presas, aunque estas variaciones no fueron suficientes para detectarse diferencias estadísticas significativas. Se sugiere que hembras y machos son especialistas sobre el grupo crustáceos pero ocasionalmente consumen otras categorías de presas, lo cual, disminuye la competencia interespecífica a pesar de que consuman las mismas categorías de presas.

Aunque en este estudio se no se consideraron las variaciones estacionales, los crustáceos resultaron ser el grupo preferencial por *R. glaucostigma*. Las diferencias de las especies presa en la dieta de la especie en Santa Cruz de Miramar respecto a Colima y Jalisco, son consecuencia de la composición de la comunidad de bentónica que habita cada hábitat, misma que está relacionada con variables físico químicas.

Urobatís halleri

Para especies del género *Urobatís*, se ha descrito a grandes rasgos que presentan preferencia alimentaria por crustáceos, peces pequeños y poliquetos; e.g. *U. concentricus* (De la Cruz-Agüero et al., 1997; Michael, 1993; Robertson and Allen, 2008), *U. halleri* (Robertson and Allen, 2008; Stanley Babel, 1967; Valadez-González, 2000, 2007; Valadez-González et al., 2001; Valadez-González et al., 2006), *U. jamaicensis* (Michael, 1993; Yáñez-Arancibia and Amezcua-Linares, 1979), *U. maculatus* (Robertson and Allen, 2008) y *U. tumbesensis* (Robertson and Allen, 2008).

Estudios más específicos sobre hábitos alimentarios, se encuentra el realizado por Yáñez-Arancibia y Amezcua-Linares (1979) en la Laguna de Términos (Golfo de México). Registraron que los poliquetos mostraron los mayores porcentajes en peso (%G) y frecuencia (%F) en la temporada de secas (43.3% y 75%) y lluvias (31.9 y 50%), aunque el número de estómagos analizados de *U. jamaicensis* fue bajo (n =11).

Respecto a *U. halleri*, en las costas de California se registro que el espectro trófico estuvo compuesto por los grupos de pelecípodos, poliquetos y crustáceos como presas principales y peces. Se observó un cambio en la preferencia en los hábitos alimentarios respecto a la edad: crustáceos, pelecípodos y poliquetos dominaban la dieta de organismos pequeños; y peces en organismos grandes, aunque no figuran como presa importante. Sin embargo, los poliquetos estuvieron presentes en todas las tallas siendo más evidentes en los organismos maduros (Stanley Babel, 1967).

En las costas de Jalisco y Colima, se encontró que la dieta de la especie está integrado por dos grupos principales: crustáceos incluyendo estomatópodos (*Squilla*, *E. veleronis*, *M. swetti*), anfípodos, anomuros, braquiuros (portunidae mas representativo) y peces en menor proporción. Se observaron diferencias estacionales en la composición de dieta, en otoño los estomatópodos y decápodos fueron los más representativos (%IRI); en invierno estomatópodos y anfípodos; primavera anfípodos, portunidos y estomatópodos; en verano braquiuros y estomatópodos. Además, se reportó un cambio en las proporciones de consumo de presas por tallas, destacándose dos clases de tallas, 23-33 cm LT y 34-44 cm LT (Valadez-González, 2000, 2007; Valadez-González et al., 2001; Valadez-González et al., 2006).

En este estudio, se observo que los poliquetos y crustáceos fueron la presa principal para la especie. Sin embargo, existe una mayor preferencia por el grupo de los poliquetos como lo reporta Stanley Babel (1997) a diferencia de lo descrito en Jalisco y Colima (Valadez-González, 2000, 2007; Valadez-González et al., 2001; Valadez-González et al., 2006). Aunque geográficamente Santa Cruz de Miramar está más cercano a Jalisco y Colima que a California EU, se podría inferir que la composición de la comunidad bentónica es similar, sin embargo, los resultados de la composición de la dieta podrían reflejar estas diferencias.

Entre sexos se encontró similitud en la composición de la dieta, siendo los poliquetos la presa principal. Por lo que se sugiere que existe una especialización hacia este grupo de presas. A pesar de que no se encontraron diferencias en dieta entre estadio de madurez, por el numero de muestras se recomienda no hacer inferencias más allá de una descripción.

Urotrygonidos

Robertson y Allen (2008) consideran a algunas especies del género *Urotrygon* como carnívoras que se alimentan de poliquetos bentónicos móviles, crustáceos, gastropodos/bivalvos, cefalópodos y peces óseos. e.g. *U. aspidura*, *U. caudispinosus*, *U. cimar*, *U. chilensis*, *U. munda*, *U. nana*, *U. peruanus*, *U. reticulata*, *U. serrula* y *U. simulatrix*. Excepto *U. rogersi* que su dieta se reduce a crustáceos y peces óseos.

Urotrygon aspidura* y *U. chilensis

No existen descripciones de la dieta

Urotrygon rogersi

Se reportó que estomatópodos y decápodos fueron los grupos de presas más representativos en la dieta de *U. rogersi* en Jalisco y Colima. Existiendo variaciones estacionales; en otoño e primavera, dominando el consumo de los estomatópodos; y en invierno y verano los decápodos (Valadez-González, 2000, 2007; Valadez-González et al., 2006). A diferencia de los resultados obtenidos en este estudio, si bien la *U. rogersi* se alimenta de poliquetos y crustáceos, estos últimos son mysidacos y cumaceos, presas de menor tamaño que los estomatópodos y decápodos de Jalisco y Colima.

Comparación entre especies

Las cinco especies se encuentran en el mismo nivel trófico (≈ 3.5), esto coincide con Treolar et al. (2007) quienes mencionan que especies cuya dieta está conformada principalmente por invertebrados su valor de NT es 3.5.

Considerando que las cinco especies de rayas están presentes en la misma área, tienen por lo menos siete opciones (categorías de presas funcionales) para alimentarse, a pesar de que muestren similitud en el tipo de presas que componen sus dietas. El hecho de que exhiban preferencia por un grupo u otro, está sugiriendo la especialización sobre ese grupo en particular.

Valores cercanos a cero de acuerdo al índice de Levin, indican que existe una amplitud de trófico limitado, es decir, la dieta está restringida hacia un número reducido de presas. Los resultados indican que las especies depredadoras muestran una especialización hacia un grupo, en el análisis del gráfico del Amundsen también se aprecia que algunos individuos (dentro de cada especie depredadora) se alimentan de otras categorías de presas ocasionalmente. Este comportamiento se le considera como adaptabilidad trófica donde existe cierta ventaja sobre el recurso alimentario que se encuentre disponible en un tiempo particular (Consoli et al., 2008) . Lo cual, se ve reflejado en la descripción de dietas para cada especie y la comparación entre ellas.

Al comparar el traslapo de dietas entre las especies *R. glaucostigma*, *U. halleri* y *U. rogersi* en este estudio se observó que existe un traslapo alto dando lugar a similitud de dietas, a diferencia de lo encontrado por Valadez-Gonzalez (2007) donde se obtuvo que el traslapo de dietas entre estas especies en Jalisco y Colima fue bajo, sin embargo, no se menciona en ese estudio como fue calculado el traslapo de dietas, por lo que la comparación puede ser subjetiva.

También se observa que el tamaño de las presas está relacionado con el tamaño del depredador (rayas). Es decir, la composición de las dietas de cada especie las presas dominantes poliquetos sedentarios, tipo camarón pequeño (misidaceos, cumaceos, carideos, peneidos) que miden aproximadamente 3 cm de longitud total (observación personal).

Sobre el proceso de alimentación de estas especies no hay información, solo de manera generalizada para los rhinobatidos (Wilga y Motta, 1998; White et al., 2004), el cual se discutió en el subcapítulo I. Sin embargo, considerando el tipo de dientes observados para cada especie en la descripción de la dentición del capítulo II, se podría inferir que en especies de urotrygones la función de los dientes en la alimentación por lo menos en los organismos maduros no limitan la elección de las presas, pues hembras y machos presentan dientes de forma diferente y a pesar de ello, no se encontraron diferencias en la composición de las dietas.

Como se mencionó anteriormente, en este estudio no se analizó la abundancia de las especies presa. No obstante, los hábitos alimentarios de las especies de rayas podrían fungir como un indicador de abundancia. Ya que si las cinco comparten algunas especies presa y estas son dominantes en su dieta, podría ser porque estas son abundantes en el medio, por tanto, son un recurso disponible, abundante y de fácil acceso para los depredadores, lo que disminuiría la competencia interespecífica, dando lugar a una repartición de recursos (Roughgarden y Feldman, 1975; Bizzarro 2005).

Finalmente, se sugiere que la repartición de recursos entre estas especies de batoides está dada por la especialización de cada especie depredador por un grupo de presas con una ocasional incidencia sobre otros grupos de presa, este comportamiento de ocasional cambio en la alimentación permite que la competencia disminuya, intra e interespecífica. Así, especies depredadoras que sean cercanas filogenéticamente aunque presenten dietas similares pueden coexistir.

III.3 DISCUSION GENERAL

La coexistencia entre las especies se puede dar a través de la repartición de recursos, la estrategia de alimentación (Platell et al., 1998; Wetherbee y Cortes, 2004; Marshall et al., 2008) y por la segregación parcial del hábitat (Platell et al., 1998). Sin embargo, la repartición de recursos es el mecanismo que mejor explica cómo se lleva a cabo la coexistencia (Magraña y Gilberto, 2007; Allesina y Pascual, 2008), ya sea por diferencias en las proporciones de consumo de las presas entre las especies, entre hembras y machos (San Martín et al., 2007; Marshall et al., 2008) o entre organismos inmaduros y maduros de una misma especie (Rinewalt et al., 2007), por lo que las especies muestran diferencias en sus requerimientos ecológicos para poder coexistir (Pianka, 1974).

En las especies analizadas en los dos subcapítulos, la repartición de recursos es el mecanismo que mejor representado está. Sin embargo, la estrategia de alimentación y la segregación de hábitat también se pudieron distinguir. Por lo que se podría decir que las tres actúan para que la coexistencia de especies pueda llevarse a cabo.

La repartición de recursos se ve reflejada en la composición de las dietas por la diferencia en las proporciones de consumo de los grupos de especies presa, en donde *i*) especies que son más cercanas filogenéticamente presentan composición de dieta similar, no obstante, se diferencian por las proporciones de consumo sobre cada grupo de presas, *ii*) las dietas entre hembras y machos se diferencian por las proporciones de consumo de las presas, sin embargo, su composición es similar, y *iii*) especies que son menos cercanas aunque compartan algunos grupos de especies presas, los grupos principales que están depredando son diferentes.

En los casos *i*) y *ii*) el traslapo de dieta entre las especies existe pero no es intensa pues aparentemente los grupos de presa son abundantes, son un recurso disponible y de fácil acceso, lo que sugiere que la competencia por recursos alimentarios entre las especies cercanas no es tan fuerte y al disminuir la competencia estas pueden coexistir en un mismo hábitat. Aunque además de la repartición de recursos, la estrategia de alimentación también

interviene. Cuando las especies depredadoras se alimenten de presas similares, al ser un depredador especialista les da la ventaja de evitar o disminuir la competencia a las especies que son más cercanas, presentan una morfología corporal similar y distribución en la columna de agua.

En el caso *iii*) intervienen los tres mecanismos: en especies que son menos cercanas, y presentan morfología diferente, la segregación del hábitat (e.g. hábitos demersales y hábitos bentónicos) permite el acceso a presas diferentes, permitiendo que la estrategia de alimentación especialista sobre un grupo de presas favorezca la repartición de recursos y por tanto coexistir.

Finalmente, si caracteres morfológicos como la forma de los dientes aparentemente no intervienen en la composición de las dietas de las especies, entonces ¿qué características se relacionan con las dietas? En el siguiente capítulo se hace un análisis cualitativo de la relación de la morfología bucal con las dietas, para finalmente tratar de contestar la pregunta sobre cómo se está llevando la coexistencia entre las especies de batoideos desde el punto de vista de la ecomorfología.

CAPÍTULO IV.

RELACIÓN ENTRE LA MORFOLOGÍA BUCAL Y TIPO DE DIETA DE BATOIDEOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

IV.1 INTRODUCCIÓN

La relación entre la forma de un organismo y la ecología ha sido un tópico de interés sobre varios grupos de especies (Wainwright, 1994, 1996). La correspondencia entre la morfología y la ecología pueden modificarse por variaciones en el comportamiento, por ejemplo: el sistema de alimentación puede restringir la elección de presas de cada individuo, ya sea por su tamaño o su capacidad de captura. Teniendo entonces como supuesto en ecomorfología que los patrones generalizados de correspondencia entre el fenotipo (morfología) y el ambiente tienen un significado evolutivo. Se puede validar esta relación a través de correlaciones de medidas morfológicas y ambientales, y por la concordancia de las correlaciones en una asociación de especies (Ricklefs and Miles, 1994). La utilidad de las variables morfológicas como indicadores ecológicos dependerá de que tan claro se conoce que la variable morfológica afecta la habilidad del organismo para que tenga cierto comportamiento (Fig. 147) (Wainwright, 1996).

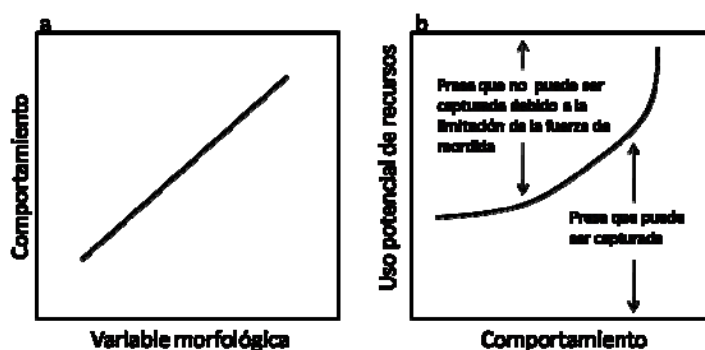


Figura 147. Modelo conceptual que involucran variables morfológicas como indicadores de variables ecológicas. a) correlación entre la variable morfológica y el comportamiento, b) relación del comportamiento (fuerza de mordida) y el uso potencial de los recursos (tamaño de las presas). Modificado de Wainwright (1996).

Si consideramos que el sistema de alimentación es un sistema mecánico complejo: el cráneo que contiene al aparato bucal, está conformado por dos arcos viscerales, cada uno controlado por dos grupos de músculos (Dean et al., 2005), entonces, la capacidad de comportamiento representa el nicho potencial que comparado con el nicho realizado o patrones del uso de las presas que va a estar dado por la proporción de la composición de las dietas (Wainwright y Barton, 1994).

Desde el punto de vista morfológico, se ha señalado que en peces, la repartición está dada por la morfología funcional de la boca actuando sobre la elección de la presa (Meyer, 1989). La boca y los dientes son estructuras que pueden reflejar más claramente los hábitos de alimentación en ciertas especies (Holmgren and Nilsson, 1999). Las diferencias entre las especies de peces, las diferencias en los mecanismos de alimentación y forma de alimentación permite a especies simpátricas que coexistan pues se minimiza o evita la competencia interespecífica (Labropoulou and Eleftheriou, 1997).

Karpouzi y Stergiou (2003) sugieren que el nivel trófico del depredador está en función del área mandibular, esto es, que existe una relación entre los recursos utilizados y los caracteres morfológicos utilizados en la explotación de recursos. Dörner y Wagner (2003) atribuyen a la talla de los peces (depredador) la variación en la talla de las presas consumidas.

Wainwright y Barton (1995) evaluaron la utilidad del tamaño del cuerpo, la fuerza de la boca y los mecanismos de elevación de la mandíbula en dos comunidades de peces arrecifales en el Caribe y lago Otario para predecir patrones del uso de las presas. Encontraron patrones que agrupaban a los peces en grupos funcionales de acuerdo a las características de comportamiento y la capturabilidad de sus presas.

En los elasmobranquios se ha reconocido que existen diferentes modos de alimentación: morder, succionar o filtrar (Motta and Wilga, 2001; Wilga et al., 2001; Wilga et al., 2007). La captura de las presas está representada por medio de la succión, en los tiburones primitivos y en la mayoría de los batoideos. Este modo de alimentación permite separar y remover material succionado, a través de la manipulación en la cavidad oral o escupiendo y

reisuccionando el alimento (Dean et al., 2005). Por el diseño craneal, la proyección de la mandíbula es primordial en la alimentación pues esta permite reducir la distancia entre el depredador y la presa, cerrar la boca durante la succión y reorientar los dientes para una mordida más efectiva (Dean and Motta, 2004b; Dean et al., 2005).

Lucifora et. al (2000) relacionan el tamaño de la presa y el ancho de la boca en la raja *Dipturus chilensis* a través de la descripción de su dieta y la talla de las presas. Los autores mencionan que existe un límite en el tamaño de las presas consumidas de acuerdo a la talla del depredador, encontrando una correlación significativa entre ambas variables.

Utilizando a la ecomorfología como una herramienta para elucidar patrones entre la morfología y la ecología. En este capítulo se trato de relacionar características morfológicas, de alimentación y generalidades de las siete especies de batoideos pertenecientes a dos órdenes taxonómicos y 3 familias, tratando de encontrar patrones y/o relación entre estas. Para así contestar la pregunta inicial a resolver de esta tesis ¿Cómo se está llevando a cabo la coexistencia entre las especies de batoideos? Aquí se evalúan las relaciones entre el aparato bucal, las dietas, o la interacción entre ellas, que podrían contestar esta pregunta.

IV. 2 OBJETIVOS

General

Relacionar cualitativamente la morfología bucal y hábitos de las siete especies de batoideos con los principales grupos de presas

IV.3 MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizó un cuadro comparativo entre las especies, donde se consideraron **1) características generales** como: tipo de hábitat, estilo de nado, modo de reproducción, dimorfismo sexual; **2) características de alimentación**: estrategia de alimentación, grupos principales de presas, tamaños máximos de las presas, hábitos de presas, nivel trófico del depredador, y **3) características de la mandíbula**: proporción en porcentaje del área mandibular respecto al área corporal, proporción en porcentaje de área de inserción total mandibular respecto al área mandibular y dentario: dimorfismo sexual dental ontogénico, número de filas y series de dientes en dentario superior e inferior, número de dientes, tamaño de dientes y tipo de dientes. La información del cuadro en su mayoría proviene de los resultados obtenidos en los capítulos II y III, para algunos datos se usó la información proveniente de la literatura disponible publicada. Para fines del análisis en este capítulo, en la tabla LXII se señalan algunas de las características generales y de alimentación de manera dicotómica y sus respectivas descripciones

Tabla LXII. Descripción de algunas características utilizadas en el análisis de la relación entre morfología mandibular, las dietas y generalidades entre especies de batoideos.

Característica	Descripción	
Preferencia de hábitat	Bentónico	Organismo que vive sobre o dentro de los sedimentos de los fondos acuáticos, desde pozas de marea, la plataforma continental hasta las zonas abisales (De la Cruz-Agüero, <i>comm pers</i> , 2010).
	Demersal	Organismo que vive cerca o alrededor de los fondos de las zonas acuáticas (De la Cruz-Agüero, <i>comm pers</i> , 2010).
Tipo de nado	Oscilatorio	Movimiento propulsado por aletas pectorales, presentando menos de una onda en un tiempo dado (Rosenberger, 2001; Schaefer and Summers, 2005)
	Axial ondulatorio	Movimiento propulsado por cuerpo y cauda (tipo tiburón) (Rosenberger, 2001)

	Ondulatorio	Movimiento propulsado por aletas pectorales, presentando más de una onda en un tiempo dado (Rosenberger, 2001; Schaefer and Summers, 2005).
Modo de Reproducción	Vivípara	Existe fertilización interna, el embrión se desarrolla dentro del útero (Hamlett and Koob, 1999).
	Vivípara aplacentada	Involucra la producción y secreción en la cavidad uterina, la cual es rica orgánicamente y es ingerida por el embrión o absorbida por los filamentos branquiales externos (Hamlett and Koob, 1999).
	Vivípara lecitotrofica	Los embriones se alimentan únicamente del saco vitelino (Romo-Curiel, 2007).
Dimorfismo	Sexual	Hembras y machos de la misma especie difieren en talla, forma, color u otra característica; cuando uno de los sexos tiene características sexuales secundarias distintivas.
	Dental ontogénico	Hembras y machos durante su ontogenia presentan cambios en la forma de los dientes
Estrategia de alimentación	Especialista	Ocurre si pocos individuos consumen presas que presentan una alta abundancia específica y baja frecuencia de ocurrencia (Amundsen et al., 1996).
	Generalista	Ocurre si la mayoría de los individuos consumen presas con baja abundancia específica y alta frecuencia de ocurrencia (Amundsen et al., 1996).
	Oportunista	Ocurre cuando no se presenta un patrón definido de especialización o generalista hacia presas (Amundsen et al., 1996), este término se le designa a la categoría No definido, pero bajo criterio de este estudio se considera como oportunista a esta estrategia de alimentación.

Se calculó el **área mandibular (AM)** a partir de las medidas de Longitud Total de la Mandíbula (LTM) y la Abertura Máxima (AMax) siguiendo la forma geométrica de una elipse ($A = \pi ab$). El **área corporal (ACor)** se obtuvo como una aproximación, utilizando formas geométricas de acuerdo a la forma corporal (Fig. 2). El **área de inserción total muscular (AITM)**, se obtuvo con la suma de todas las áreas calculadas previamente en el capítulo II (ver métodos para obtención de áreas). Se obtuvieron las proporciones del AM respecto a ACor, y AITM respecto a AM.

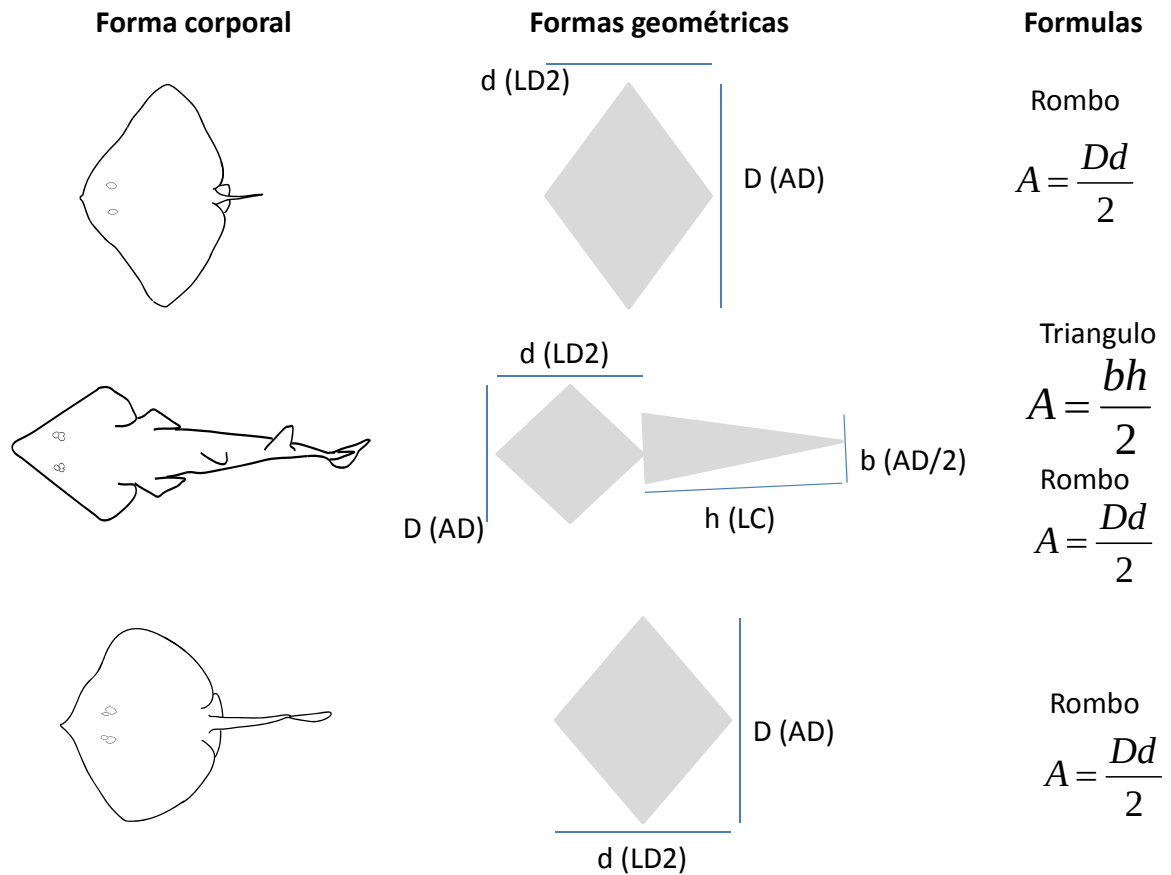


Figura 148. Obtención del área corporal (ACor) a partir de su similitud geométrica, con su respectiva fórmula matemática. (AD= Ancho de Disco, LD2= Longitud de la segunda aleta Discal, LC= Longitud Caudal, D y d=diagonales, b= base, h=altura).

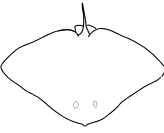
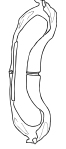
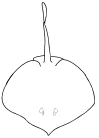
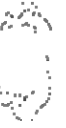
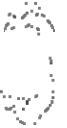
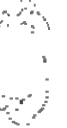
V.4 RESULTADOS

De manera general, se encontraron tres grupos en la comparación de las características morfológicas, de alimentación y de hábitos de los batoideos analizados. Estos tres grupos corresponden a lo encontrado mediante el análisis de las mandíbulas típicas descritas en el capítulo II: de gymnuridos, rhinobatidos y urotrygonidos.

En la tabla LXIII se puede observar de manera sintetizada los resultados de la comparación entre las especies. Teniendo entonces que las tres familias de batoideos se diferencian por algunas características, además del tipo de mandíbula. En los gymnuridos, *Gymnura marmorata* presenta las características más diferentes al resto de las especies. Siendo la abertura de boca, el área mandibular, el área de inserción muscular total, el tipo de dieta, el tipo de hábitat y el tipo de nado, las características que evidencian esta diferenciación. Los rhinobatidos se diferencian por un el número de dientes, el área mandibular, el área mandibular respecto al ancho de disco, el área de inserción muscular, la dieta y el tipo de nado; *Rhinobatos glaucostigma* presenta una mayor área mandibular que *Rhinobatos productus*, así como una menor área de inserción muscular total. Los urotrygonidos se diferencian por el número de dientes, el área de inserción muscular total, tipo de dieta y tipo de nado: *Urobatis halleri* se diferencia dentro de los urotrygonidos por presentar una mayor área de inserción muscular total y *Urotrygon chilensis* por tener un área mandibular respecto al ancho de disco y respecto al área corporal menor que sus congéneres.

La tabla completa de la comparación de las características se encuentra en el apéndice XVI.

Tabla LXIII. Resumen de la comparación de las características morfológicas, de alimentación y generales de las especies de batoideos analizados. Abreviaciones: H= hembras, M= machos, INM= inmaduro, MAD= maduro, DSD= dimorfismo sexual dental; AM= área mandibular, Acor= área corporal, AD= ancho de disco, AIMT= área de inserción muscular total, EA= estrategia e alimentación: E= especialistas, O= oportunistas; TH= tipo de hábitat: D= demersal, B= bentónico; TN= Tipo de nado: OS= oscilatorio, AO= axial ondulatorio, ON= ondulatorio; DS= dimorfismo sexual: X= presencia, N=no hay información.

Forma corporal de las especies de batoides	Forma abertura de la boca	Forma mandibular	Tipo de diente	Tamaño dientes	# dientes	D S D	AM $\pm$ DE mm ²	%AM de ACOR $\pm$ DE	%AM de AD $\pm$ DE	%AIMT de AM	E A	Grupos principal de presas	T H	T N	D S
<i>Gymnura marmorata</i> 			Punteado	0.05-0.4 mm ²	650-1500 H 400-1150 M	X	1628.6 $\pm$ 1116.6	2.79 $\pm$ 0.18	10.93 $\pm$ 2.92	4.2	E	Peces	D	O S	X
<i>Rhinobatos glaucostigma</i> 			Redondo (HINM Y MINM) Punteado (HMAD MMAD)	0.3-1.4 mm ²	1350-2750 H 1150-2100 M	X	1074.4 $\pm$ 609.7	1.77 $\pm$ 0.14	17.65 $\pm$ 1.31	7.5	E	Crust. tipo camarón pequeño	B	A O	N
<i>Rhinobatos productus</i> 			Redondo	0.05-1.0 mm ²	1098-4826 H 1220-3120 M	X	741.2 $\pm$ 41.5	2.53 $\pm$ 0.02	21.23 $\pm$ 1.15	9.3	E	Crust. tipo camarón pequeño	B	A O	X
<i>Urotrygon aspídura</i> 			Redondo (H Y MINM) Punteado (MMAD)	0.1-0.4 mm ²	450-1400 H 450-850 M	X	430.8 $\pm$ 377.7	2.35 $\pm$ 0.60	10.32 $\pm$ 1.33	15	O	Crust. tipo camarón pequeño y estomat	B	O N	X
<i>Urotrygon chilensis</i> 			Redondo (H Y MINM) Punteado (MMAD)	0.1-0.4 mm ²	350-1100 H 300-750 M	X	271.7 $\pm$ 132.0	2.14 $\pm$ 0.34	9.99 $\pm$ 0.70	17	O	Poliquetos errantes y seden.	B	O N	X
<i>Urotrygon rogersi</i> 			Redondo (H Y MINM) Punteado (MMAD)	0.1-0.4 mm ²	450-1000 H 400-1100 M	X	341.4 $\pm$ 151.8	2.24 $\pm$ 0.07	10.31 $\pm$ 0.28	15	O	Crust tipo camarón pequeño y Poliquetos	B	O N	X
<i>Urobatis halleri</i> 			Redondo (H Y MINM) redondo y Punteado (MMAD)	0.1-0.4 mm ²	200-1350 H 50-1200 M	X	415.8 $\pm$ 220.8	2.52 $\pm$ 0.19	11.37 $\pm$ 0.42	19	O	Poliquetos errantes y seden	B	O N	X

V.4.1.Principales características de las especies para fines de comparación (Tabla LXIII y Apéndice XVI)

Gymnura marmorata

Se presenta en hábitats demersales, nado oscilatorio, reproducción vivípara aplacentada y dimorfismo sexual. La estrategia de alimentación es especialista sobre el grupo de peces; Batracoidiformes, Cupleiformes, Perciformes y Ophidiformes son algunos componentes dentro de la dieta, las presas miden entre 20 y 50 cm longitud total (LT) como talla máxima, mismas que presentan hábitos demersales, pelágico costero o bentónicos. Se ubica en el nivel trófico 4.15.

Respecto a la mandíbula, el área mandibular (abertura máxima de la boca) representa 2.8 % del área corporal y el área de inserción muscular 4.2 % respecto al área mandibular. No existe dimorfismo sexual dental ontogénico, hembras y machos a lo largo de la ontogenia presentan dientes punteados; 51-89 filas y 8-16 series de dientes en el dentario superior y 52-80 filas y 8-16 series de dientes en el dentario inferior. Las hembras presentan 660-1500 dientes y los machos de 400-1150 dientes. Los dientes miden entre 0.05-0.4 mm².

Rhinobatos glaucostigma

Se encuentra en hábitat bentónico, nado axial ondulatorio, reproducción vivípara y dimorfismo sexual. La estrategia de alimentación es especialista sobre el grupo de crustáceos; decápodos y cumaceos que no miden más de 11 cm longitud total y presentan hábitos bentónico, epipelagicos. Se ubica en el nivel trófico 3.56.

Respecto a la mandíbula, el área mandibular representa 1.8 % del área corporal. El área de inserción muscular representa 7.5 % respecto al área mandibular. Existe dimorfismo sexual dental ontogénico, organismos inmaduros presentan dientes redondos y organismos maduros dientes punteados; 65-88 filas y 18-24 series de dientes en el dentario superior (1320-2122 dientes las hembras, 1170-1826 dientes los machos) y 71-101 filas y 22-29 series de dientes en el dentario inferior (1628-2727 dientes las hembras, 1633-2070 dientes los machos). Los dientes miden entre 0.54 a 1.4 mm².

Rhinobatos productus

Se encuentra en hábitat bentónico demersal, nado axial ondulatorio, reproducción vivípara lecitotrofica. La estrategia de alimentación es especialista sobre el grupo de crustáceos; decapodos y carideos que no miden más de 11 cm LT y presentan hábitos bentónico y epipelágicos. Se ubica en el nivel trófico 3.65.

El área mandibular representa 2.5% del área corporal. El área de inserción muscular total 7.8% del área mandibular. La especie no presenta un claro dimorfismo sexual dental ontogénico: los individuos inmaduros y hembras maduras presentan cúspide redonda y en el dentario superior se observaron algunos dientes en cupiste. Los machos maduros presentan cúspide redonda, sin embargo, entre la sínfisis y comisura presentan dientes punteados. En el dentario superior: 61-111 filas y 18-30 series de dientes (1098-3330 dientes las hembras, 1220-2349 dientes los machos). En el dentario inferior: 72-127 filas y 19-38 series (1512-4826 dientes las hembras, 1425-3120 dientes los machos). Los dientes miden de 0.05-1.00 mm².

Urotrygon aspidura

Se encuentra en hábitat bentónico, nado ondulatorio, reproducción vivípara y dimorfismo sexual. La estrategia de alimentación no está definida, aunque presentan preferencia por el grupo de los crustáceos; decápodos, carideos y estomatópodos, la talla máxima registrada está entre 5-13 LT. La especie se ubica en el nivel trófico 3.81.

El área mandibular representa 2.4% del área corporal. El área de inserción muscular total corresponde 15% del área mandibular. La especie presenta dimorfismo sexual dental ontogénico; hembras y machos inmaduros exhiben dientes redondos y machos maduros dientes punteados; 33-46 filas y 12-20 series de dientes en el dentario superior (450-950 dientes en hembras; 450-550 en machos) y 29-52 filas y 15-26 series de dientes en el dentario inferior (450-1400 dientes en hembras; 600-850 en machos). Los dientes miden entre 0.1-0.4 mm².

Urotrygon chilensis

Se encuentra en hábitat bentónico, nado ondulatorio, reproducción vivípara y dimorfismo sexual. La estrategia de alimentación no está definida, aunque presentan preferencia por el grupo de poliquetos (errantes y sedentarios). La especie se ubica en el nivel trófico 3.61.

El área mandibular representa 2.1% del área corporal. El área de inserción muscular total corresponde 17% del área mandibular. La especie presenta dimorfismo sexual dental ontogénico; hembras y machos inmaduros tienen dientes redondos y machos maduros dientes punteados; 29-41 filas y 12-22 series de dientes en el dentario superior (348-950 dientes en hembras; 450-750 en machos) y 32-44 filas y 16-24 series de dientes en el dentario inferior (600-1100 dientes en hembras; 300-550 en machos). Los dientes miden entre 0.1-0.4 mm².

Urotrygon rogersi

Se encuentra en hábitat bentónico, nado ondulatorio, reproducción vivípara y dimorfismo sexual. La estrategia de alimentación no está definida, aunque presenta preferencia por crustáceos tipo mysidáceos y poliquetos (sedentarios y errantes). La especie se ubica en el nivel trófico 3.47.

El área mandibular representa 2.2% del área corporal. El área de inserción muscular total corresponde 15% del área mandibular. La especie presenta dimorfismo sexual dental ontogénico; hembras y machos inmaduros presentan dientes redondos y los machos maduros dientes punteados; 29-41 filas y 14-21 series de dientes en el dentario superior (450-850 dientes en hembras; 400-650 en machos) y 32-44 filas y 19-24 series de dientes en el dentario inferior (600-1000 dientes en hembras; 700-1100 en machos). Los dientes miden entre 0.1-0.4 mm².

Urobatis halleri

Se encuentra en hábitat bentónico, nado ondulatorio, reproducción vivípara y dimorfismo sexual. La estrategia de alimentación no está definida pero muestran preferencia por el grupo de los poliquetos (errantes y sedentarios). La especie se ubica en el nivel trófico 3.57.

El área mandibular representa 2.5% del área corporal. El área de inserción muscular total corresponde 19% del área mandibular. La especie presenta dimorfismo sexual dental ontogénico; hembras y machos inmaduros poseen dientes redondos y los machos maduros dientes punteados y redondos; 19-41 filas y 11-26 series de dientes en el dentario superior (200-1100 dientes en hembras; 450-900 en machos) y 26-44 filas y 16-30 series de dientes en el dentario inferior (400-1350 dientes en hembras; 450-1200 en machos). Los dientes miden entre 0.1-0.4 mm².

IV. 5 DISCUSIÓN

Cuando se utilizan variables morfológicas en estudios de ecomorfología se tiene que distinguir, cuáles son las implicaciones funcionales de la morfología para poder determinar patrones que se asocien entre la forma y la ecológica (Wainwright, 1996). Ricklefs y Miles (1994) mencionan que por medio de correlaciones se puede validar la relación entre las medidas morfológicas y las variables ambientales. Siguiendo con el modelo teórico propuesto por Wainwright (Fig. 147) con los resultados obtenidos de las características de la mandíbula y las dietas se podría validar la relación entre la variable morfológica y las dietas. La proporción entre el área de inserción muscular y el tamaño de la mandíbula nos permiten predecir dos tipos de función: 1) la fuerza de la mordida y 2) la capacidad de succión (Fig. 149). En donde existirían dos opciones: se esperaría que mientras mayor sea la proporción entre el área de inserción muscular y el tamaño de la mandíbula, es mayor la fuerza de la mordida y por lo tanto la capacidad de depredar presas de tallas mayores que se reflejarían en las dietas (Fig. 149a). O se esperaría que si la proporción de inserción es mayor, la capacidad de succión será mayor, permitiendo que se capturen presas de menor tamaño y difícil acceso (Fig. 149b).

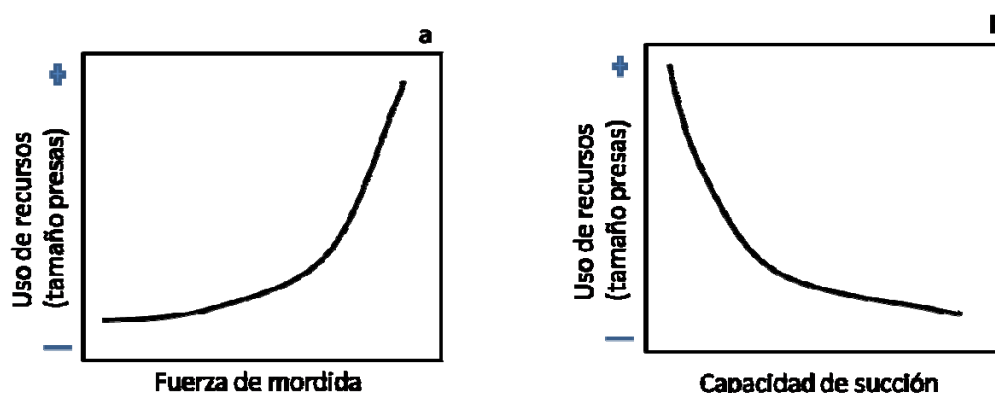


Figura 149. Modelo teórico de la relación entre comportamiento y el uso de recursos inferido a partir de la correlación de un comportamiento hipotético y una variable morfológica. a) Relación entre el uso de los recursos y la fuerza de mordida con el supuesto de que a mayor área de inserción mayor será la fuerza de de mordida y por tanto la utilización de presas con mayor talla, b) Relación entre el uso de los recursos y la capacidad de succión con el supuesto de que a mayor área de inserción mayor será la capacidad de succión y por tanto se pueden explotar presas de menor tamaño.

En los resultados obtenidos, las características que diferencian entre las especies están el área de inserción muscular, tamaño de la mandíbula y dietas. Observándose un gradiente claro en el área de inserción muscular y en el tamaño de las presas, con una relación inversamente proporcional. Los gymnuridos presentan una menor área de inserción muscular pero el tamaño de las presas es mayor (peces), los rhinobatidos presentan valores intermedios y finalmente los urotrygonidos presentan una mayor área de inserción muscular pero el tamaño de las presas es menor (poliquetos y crustáceos). Por lo que, este patrón coincide con el comportamiento de capacidad de succión descrito en la Fig. 148b. Al ubicar a las especies de acuerdo a su capacidad de succión y el tamaño de las presas, se observa claramente el gradiente (Fig. 150). Sin embargo, el componente evolutivo no es tan evidente.

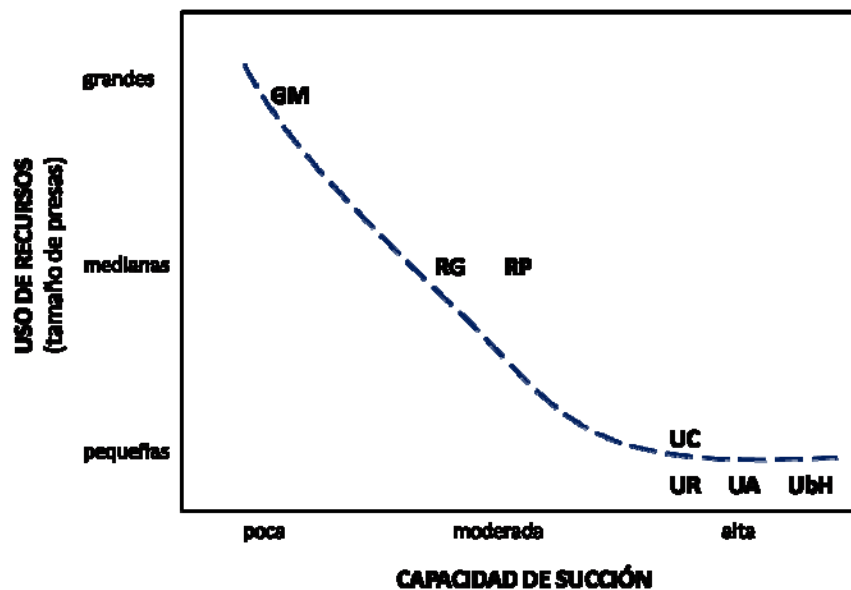


Figura 150. Relación entre la capacidad de succión de las especies de batoideos y el uso de recursos (tamaño de presas). GM= *Gymnura marmorata*, RG= *Rhinobatos glaucostigma*, RP= *Rhinobatos productus*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*, UbH= *Urobatis halleri*.

El incremento en la diversidad en los neoselaquios (elasmobranquios) sugiere que existe una tendencia general hacia la coexistencia un gran número de taxa. Probablemente esto se deba al grado de partición de nicho a través del tiempo. Este incremento en la diversidad se observa en el Jurásico y Cretácico (Underwood, 2006).

De acuerdo al análisis realizado por Underwood (2006), los primeros registros fósiles de batoideos ocurrieron en el Jurásico. Este autor menciona que los Rajiformes aparecen en el Kimmeridgiano en el Jurásico tardío al igual que la familia Rhinobatidae en el Tithoniano y la familia Gymnuridae al final del Cretácico temprano en el Albiano. En este caso los Rajiformes son un grupo que incluye a las familias Pristinidae y Torpedinoidea, y los géneros *Rhina*, *Zanobatus*, *Hexatrygon*, *Plesiobatis*, *Urolophus*, *Urobatis* y *Urotrygon*. Haciendo estas consideraciones entonces tendríamos una concordancia entre la aparición en el registro fósil de las especies y su capacidad de succión, es decir, los batoideos entre más primitivos sean mayor capacidad de succión presentarán.

En los batoideos, en el grupo de los Torpediniformes una de las especies que se caracteriza por presentar una especialización en el aparato mandibular es *Narcine brasiliensis*. Aunque es generalizado el desacoplamiento entre el esqueleto y la musculatura en el grupo de los batoideos. La mandíbula de *Narcine brasiliensis* está diseñada para excavar, es muy protractil y flexible manipulado a través del control muscular y debido a la reducción en la distancia entre el lado izquierdo y derecho de los arcos mandibulares (mandíbula superior e inferior) ayudando a extender las mandíbulas como si fueran un tubo (Dean and Motta, 2004a, 2004b). Se ha ubicado a los Torpedinoideos como ancestro basal de los batoideos (Compagno, 1977), y siguiendo con la relación entre morfología primitivo y capacidad de succión, entonces se evidencia una evolución en estos caracteres hacia una disminución en la capacidad de succión, de torpedinoideos hasta myliobatidos, estos últimos son los últimos en aparecer en el registro fósil. Sin embargo, de acuerdo a la filogenia de los batoideos propuesta por Dean y Motta (2004a) de los Pristiformes se derivan los Rhinobatidos, seguidos por Torpediniformes y como clados hermanos Rajiformes y Myliobatiformes. Con lo cual, la concordancia entre la forma primitiva y la capacidad de succión se debilita. Aún cuando la evolución en la capacidad de

succión fuera resultado de un proceso de divergencia dentro de los Torpediniformes; se divide en grupos Torpedinoidea y Narcinoidea, no se explica claramente el patrón general de la capacidad de succión dentro de los batoideos. La superfamilia Torpedinoidea se caracteriza por ser piscívoros, mordida amplia sin labio cartilaginoso y cartílago hiomandibular extendido en la parte media. La familia Narcinoidea se caracteriza por presentar un órgano electrogénico que se deriva del musculo branquial, y no presenta músculos basihial y coracohioideo (Dean and Motta, 2004a).

Dentro de los elasmobranquios se ha reconocido que existen diferentes modos de alimentación: morder, succionar o filtrar (Motta and Wilga, 2001; Wilga et al., 2001; Wilga et al., 2007). Se ha considerado que el tipo de suspensión mandibular define o juega un papel importante en los mecanismos de alimentación en este grupo. Teniendo una evolución entre el tipo de suspensión mandibular y el modo de alimentación. Se sugiere que el modo de alimentación por medio de la mordida como base ancestral correspondiendo a la suspensión autodiastílica (gnastomos) y al modo de succión como modo de alimentación reciente con una suspensión euhiotílica (batoideos). Una suspensión autodiastílica se caracteriza porque la mandíbula superior tiene articulaciones etmoidales y basales con el cráneo (Wilga et al., 2007). Una suspensión euhiotílica se caracteriza por la pérdida de la articulación orbital y ligamentos etmopalatinos, y a la hiomandíbula funcionando como soporte de la mandíbula (Dean et al., 2005; Wilga et al., 2007).

En el grupo de los tiburones se ha planteado la hipótesis de que un ancestro de tiburón se adaptó morfológicamente para morder pero podía utilizar a la succión. Y consideran que la succión como modo de alimentación es una especialización morfológica y funcional que se ha repetido dentro de los elasmobranquios (Motta and Wilga, 2001; Wilga et al., 2007). La especialización de la succión como modo de captura está asociada a especies de hábitos bentónicos, con algunas excepciones (tiburón ballena). Los organismos que succionan a sus presas presentan bocas subterminales o terminales (batoideos), dientes relativamente pequeños y músculos abductores hipertrofiados (Wilga et al., 2007).

El mecanismo de alimentación en los batoideos se divide en cuatro fases: 1) preparatoria o de movimiento y patrones motores durante la succión de la presa captura, 2) la manipulación y mordida, 3) el transporte de succión y 4) el transporte de compresión. En cada una de las fases los músculos que se encuentran en la mandíbula se activan de manera diferente (Wilga and Motta, 1998), se ha reconocido que los batoideos se caracterizan por ser efectivos en la fase de manipulación lo que permite la explotación de invertebrados con exoesqueleto (Dean et al., 2005). Para que sea efectiva la alimentación por medio de la succión, se requiere permitir la entrada de agua rápidamente a la cavidad oral para evitar que la presa se escape (Wilga et al., 2007).

Desde el punto de vista evolutivo, la mayoría de los batoideos son especialistas, desarrollando una morfología aplanada que les permite explotar y evitar depredadores en ambientes de fondos suaves. Se ha sugerido que los rhinobatidos y rajoides presentan una estrategia de alimentación generalista, y usan la succión y mordida como modo de alimentación, donde el tamaño de la boca grande, la proyección de la mandíbula superior y dientes pequeños facilitan la extracción de presas pequeñas que se encuentran dentro del sustrato blando (Wilga et al., 2007). Sin embargo, los myliobatidos (más recientes evolutivamente) se les consideran como especialistas que explotan presas duras. La anatomía de las mandíbulas sugieren una combinación entre ligamentos que limitan la mordida y la sínfisis bien fusionada, lo que incrementa la fuerza de los músculos abductores durante el “aplastado” de las presas (Summers, 2000).

Si fuera comprobada la hipótesis que relaciona el tamaño de la presas con la capacidad de succión, se podría predecir entonces que los myliobatidos la proporción de área muscular entre el tamaño de la mandíbula debiera ser menor, colocándose cerca de los gymnuridos alimentándose de presas grandes y los narcinidos debiesen ubicarse cerca de los urotrygonidos capturando presas pequeñas. Sin embargo, algunas especies de myliobatidos su dieta está compuesta por especies de moluscos pequeños

En el caso de las familias de especies de batoideos analizadas, se tendría entonces que los gymnuridos al presentar una mayor área mandibular o abertura de boca le permite explotar

presas de mayor talla, mismas que son posibles capturar en el ambiente demersal por el tipo de nado oscilatorio, y los dientes en forma de punteada ayudan a evitar que la presa escape. Lo contrario estaría representado por los urotrygonidos, los cuales presentan una mayor área de inserción muscular y menos dientes que permite una mayor manipulación de las presas que se encuentran en ambiente bentónicos, algunas de ellas bajo el sustrato. Entre estos dos extremos, se encuentran los rhinobatidos con un área mandibular y área de inserción muscular intermedia, donde el número y forma de los dientes facilitan la explotación de las presas de ambientes bentónicos. Por lo que, la combinación de las características morfológicas del aparato mandibular, de alimentación y generalidades están explicando la coexistencia entre las especies. Cada una aunque se encuentren en ambientes similares explota de forma diferente a los recursos, ya sea por capacidad de succión, nado, número de dientes, abertura de la boca.

V. CONCLUSIONES GENERALES

Las características respecto a la forma y tamaño de las mandíbulas de las especies de elasmobranquios aquí analizadas están estrechamente relacionadas con su filogenia, en donde especies con una menor cercanía filogenética exhiben mayores diferencias mandibulares, por ende especies con mayor cercanía filogenética mostraron mayores similitudes. Respecto a la dentición, en algunas especies se observó un dimorfismo sexual dental. Por lo que, las formas mandibulares y el dimorfismo sexual sugieren un patrón similar en la composición de dietas.

La composición de dietas reflejó las tres formas mandibulares aquí descritas: gymnuridos, rhinobatidos y urotrygonidos. Encontrándose grupos principales de presas diferentes para cada una de las formas. Por lo que se puede concluir que la morfología del aparato bucal es un buen predictor de las dietas.

Dentro de la misma familia, la composición de la dieta fue similar. Sin embargo, las diferencias mandibulares morfométricas de las hembras y machos no se vieron reflejadas en las dietas. No obstante, tomando en cuenta sólo las dietas, la repartición de recursos alimentarios, interpretada como las diferencias en las proporciones de preferencia sobre los grupos de presa, la estrategia de alimentación, así como el posible uso de la columna de agua, permiten elucidar cómo se lleva a cabo la coexistencia entre las especies analizadas.

La relación entre variables morfológicas y ecológicas puede funcionar para responder cómo se da la coexistencia de las siete especies de batoides aquí analizadas desde el punto de vista de la ecomorfología. La función que mejor explica las diferencias entre las familias fue la capacidad de succión. No obstante, la combinación de la capacidad de succión, número y forma de dientes están dando la pauta para diferenciar entre las familias en donde se encontraron tres patrones: Los urotrygonidos al tener una mayor capacidad de succión, se les facilita la capturar de las presas pequeñas como poliquetos, ya sean sedentarios o errantes. Los gymnuridos más que una capacidad de succión, lo que les da una ventaja en la captura es el tipo o forma de dientes que presentan, funcionando como algo semejante a alfileres que no

permiten que las presas escapen. En los rhinobatidos la capacidad de succión y el tamaño de las presas es intermedio, por lo que la forma y el número de dientes también le darían la ventaja de la captura de las presas.

Tomando en cuenta lo anterior, se puede concluir que la ecomorfología, como una herramienta, permitió explicar la coexistencia entre las siete especies de batoideos aquí analizadas.

VI. LITERATURA CITADA

- Allesina, S., and Pascual, M.** 2008. Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology* 1:55-64.
- Álvarez-Borrego, S.** 1983. Gulf of California. In: Ketchum, B.H., (ed), *Estuaries and enclosed seas.*, Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam. 427-449 p.
- Álvarez-Borrego, S., and Schwartzlose, R.** 1979. Masas de agua del golfo de California. *Ciencias Marinas* 6(1y2):41-60.
- Amundsen, P., Gabler, H., and Staldvik, F.** 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48:607-614.
- Anónimo.** 2005. Plan Estatal del desarrollo 2005-2011-Gobierno del Estado de Nayarit. VI. Nayarit desde sus regiones. Región norte.
- Aragón-Noriega, E., and García-Juárez, A.** 2002. Reclutamiento de postlarvas de camarón azul *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson, 1871) a condiciones antiestuarinas provocadas por actividades antropogénicas. *Hidrobiológica* 12(1):37-46.
- Assis, C.** 1996. A generalised index for stomach contents analysis in fish. *Scientia Marina* 60:385-389.
- Barrón-Mayorquín, C., Patrón-Sánchez, R., Cuevas-González, M.A., Fonseca-Morales, A., Rosales-Mier, J., Ibarra-Delgado, O., González-Fuentes, J.A., Luna-Puentes, O.O., and Rosales, M.** 2009. Enciclopedia de los municipios de México, Nayarit. In: Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. Gobierno del Estado de Nayarit.
- Baumgartner, T., and Christensen, N.** 1985. Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. *Journal of Marine Research* 43:825-848.
- Belleggia, M., Mabragaña, E., Figueroa, D., Scenna, L., Barbini, S., and Díaz de Astarloa, J.** 2008. Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *Scientia Marina* 72(4):701-710.
- Bethea, D., Buckel, J., and Carlson, J.** 2004. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Marine Ecology Progress Series* 268:245-264.
- Bethea, D., Hale, L., Carlson, J., Cortés, E., Manire, C., and Gelsleichter, J.** 2007. Geographic and ontogenic variations in the diet and daily ration of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the eastern Gulf of Mexico. *Marine Biology* 152:1009-1020.
- Bizzarro, J.J.** 2005. Fishery biology and feeding ecology of rays in Bahía Almejas, Mexico. Thesis of Master of Science, San Francisco State University. 468 p.
- Bizzarro, J.J., Robinson, H.J., Rinewalt, C.S., and Ebert, D.A.** 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environmental Biology of Fishes* 84:241-241.
- Böhning-Gaese, K., Schuda, M., and Helbig, A.** 2003. Weak phylogenetic effects on ecological niches of *Sylvia* warblers. *Journal of Evolutionary Biology* 16:956-965.
- Bourdon, J.** 1996. The Life and Times of Long Dead Sharks. < www.elasmo.com >
- Braccini, A., and Chiaramonte, G.** 2002. Intraspecific variation in the external morphology of the sand skate. *Journal of the Fish Biology* 61:959-972.
- Braccini, A., and Perez, J.** 2005. Feeding habits of the sand skate *Psammionotis extenta* (Garman, 1913): sources of variation in dietary composition. *Marine and Freshwater Research* 56:395-403.

- Cabrera, H., and González, J.** 2005. Manejo y eficiencia en la pesquería de camarón del Alto Golfo de California. *Estudios sociales* 14 (27):124-137.
- Calmaestra, R., and Moreno, E.** 2000. Ecomorphological patterns related to migration: a comparative osteological study with passerines. *Journal of Zoology, London* 252:495-501.
- Cervantes-Duarte, R., Mueller, J., Trees, C., Maske, H., Alvarez-Borrego, S., and Lara-Lara, R.** 2000. Profundidad de la zona eufótica, atenuación de la irradiancia y K490 de sensores remotos en provincias bioópticas del golfo de California. *Ciencias Marinas* 26(3):533-560.
- Clarke, K.** 1993. Non-parametric multivariate analysis of change in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143.
- Clarke, K., and Warwick, R.** 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E Ltd.
- COFETUR.** 2010. Puerto Peñasco, Sonora Turismo. In. Comisión del Fomento al Turismo. <www.sonoraturismo.gob.mx/puerto-penasco-sonora.htm>
- Collar, D., and Wainwright, P.** 2006. Discordance between morphological and mechanical diversity in the feeding mechanism of centrarchid fishes. *Evolution* 60:2575-2584.
- Compagno, L.** 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *American Zoologist* 17(2):303-322.
- Compagno, L.** 1998. Endoskeleton. 514 In: Hamlett, W., (ed), *Sharks, Skates, and Rays. The biology of elasmobranch fishes*. The Johns Hopkins University Press, Londres. 514 p.
- CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA.** 2007. *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad marina de México: océanos, costas e islas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura, A.C. , México, D.F.
- Consoli, P., Romeo, T., Battaglia, P., Castriota, L., Esposito, V., and Andaloro, F.** 2008. Feeding habits of the albacore tuna *Thunnus alalunga* (Perciformes, Scombridae) from central Mediterranean Sea. *Mar Biol* 155:113-120.
- Cortés, E.** 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *Journal of Marine Science* 56:707-717.
- Cudney Bueno, R., and Turk Boyer, P.** 1998. Pescando entre mareas del Alto Golfo de California: una guía sobre la pesca artesanal, su gente y sus propuestas de manejo. CEDO Intercultural, Puerto Peñasco, Son.
- Cushing, J., Levarge, S., Chitnis, N., and Henson, S.** 2004. Some discrete competition models and the competitive exclusion principle. *Journal of Difference Equations and Applications* 10(13-15):1139-1151.
- Davies, J., Meiri, S., Barraclough, T., and Gittleman, J.** 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology letters* 10:146-152.
- Dávila-Ortiz, J.** 2002. Revisión taxonómica, biología reproductiva y distribución espacio temporal del género *Gymnura* (van Hasselt, 1823), en bahía Almejas, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura, UABCS. 38 p.
- De la Cruz-Agüero, J., Arellano-Martínez, M., Cota-Gómez, V.M., and De la Cruz-Agüero, G.** 1997. Catalogo de los peces marinos de Baja California Sur, La Paz, México.
- De la Rosa-Meza, K.** 2005. Fauna de acompañamiento de camarón en bahía Magdalena, B.C.S. México. *Tesis de Maestría*. Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B.C.S. 76 p.

- Dean, M., and Motta, P.** 2004a. Anatomy and functional morphology of the feeding apparatus of the Lesser Electric Ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). *Journal of Morphology* 262:462-483.
- Dean, M., and Motta, P.** 2004b. Feeding behavior and kinematic of the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Batoidea). *Zoology* 107:171-189.
- Dean, M., Wilga, C., and Summers, A.** 2005a. Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanisms in cartilaginous fishes. *Biology Letters* doi:10.1098/rsbl.2005.0319:1-5.
- Dean, M., Wilga, C., and Summers, A.** 2005b. Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanisms in cartilaginous fishes. *Biology letters*:published online doi:10.1098/rsbl.2005.0319.
- Delgado-Ramirez, C.** 2009. Los pescadores Seri, Yaqui y Kineños: un estudio comparativo sobre la inserción del capitalismo en tres comunidades pesqueras del golfo de California. In. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social. *Tesis de Maestría*, Chihuahua. 175 p.
- Díaz-Murillo, P.** 2006. Catálogo de otolitos de peces marinos de las costas adyacentes a Baja California Sur. Tesis de Licenciatura. UABCS, México. 168 p.
- Douady, C., Dosay, M., Shivji, S., and Stanhope, M.** 2003. Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:215-221.
- Downton-Hoffman, C.** 2007. Biología del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856), en Baja California Sur, México. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN México. 194 p.
- Dunn, K., McEachran, J.D., and Honeycutt, R.** 2003. Molecular phylogenetics of myliobatiform fishes (Chondrichthyes: Myliobatiformes), with comments on the effects of missing data on parsimony and likelihood. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 259-270.
- Ebert, D.A., and Bizzarro, J.** 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes* DOI 10.1007/s10641-007-9227-4.
- Ellis, J.R., Pawson, M.G., and Shackley, S.E.** 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the North-East Atlantic. *J. mar. biol. Ass U.K.* 76:89-106.
- Emerson, S.** 1991. The ecomorphology of Bornean tree frogs (family Rhacophoridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 101:337-357.
- Espinosa-Carreón, L., and Valdez-Holguín, E.** 2007. Variabilidad interanual de clorofila en el golfo de California. *Ecología aplicada* 6 (1,2):1-10.
- Fahy, D., Spieler, R., and Hamlett, W.** 2007. Preliminary observations on the reproductive cycle and uterine fecundity of the yellow stingray, *Urobatis jamaicensis* (Elasmobranchii: Myliobatiformes: Urolophidae) in Southeast Florida, U.S.A. *The Raffles Bulletin of Zoology* Supplement No. 14:131-139.
- Feduccia, A., and Slaughter, B.** 1974. Sexual dimorphism in Skates (Rajidae) and its possible role differential niche utilization. *Evolution*. 28:164-168.
- Ferry-Graham, L., Bolnick, D., and Wainwright, P.** 2002. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integrative and Comparative Biology*. 42:265-277.
- Ferry, L., and Cailliet, G.M.** 1996. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? 71-80. In: D. MacKinlay, and Shearer, K., (eds), *Feeding ecology*

- and nutrition in fish: Proceeding of the Symposium of the Feeding ecology and nutrition in Fish. International Congress on the Biology of fishes.* American Fisheries Society, San Francisco. 71-80 p.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter, and V. Niem.** 1995a. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. FAO, Roma.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter, and V. Niem.** 1995b. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. FAO, Roma.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter, and V. Niem.** 1995c. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. FAO, Roma.
- Galindo-Bect, M.** 2003. Larvas y postlarvas de camarones peneidos en el Alto Golfo de California y capturas de camarón con relación al flujo del Río Colorado. In: Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C. 160 p.
- García-Godos Naveda, I.** 2001. Patrones morfológicos del otolito *sagitta* de algunos peces óseos del mar Peruano. *IMARPE* 20:1-2.
- García-Silva, G., and Marinone, S.** 2000. Caracterización dinámica y energética de la marea en el golfo de California. *Ciencias Marinas* 26(2):323-353.
- Gaxiola-Castro, G., Álvarez-Borrego, S., and Schwartzlose, R.** 1978. Sistema de bióxido de carbono en el golfo de California. *Ciencias Marinas* 5(2):25-40.
- Gerrodette, T., Fleischer, A., Pérez-Cortes, H., and Villa-Ramírez, B.** 1995. Distribution of the Vaquita, *Phocoena sinus*, based on sightings from systematic surveys. *Rep. Int. Whal. Commn.* 16 (Special issue):273-281.
- Gómez-Pompa, A., and Dirzo, R.** 1995. *Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México.* INE y CONABIO, México.
- González-Barba, G.** 2003. Descripción de asociaciones faunísticas de elasmobranchios fósiles del Eoceno superior (Priaboniano) de las formaciones Tepetate y Bateque en Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. 238 p.
- González-Isáis, M., and Montes-Domínguez, H.** 2004. Comparative anatomy of the superfamily Myliobatoidea (Chondrichthyes) with some comments of phylogeny. *Journal of Morphology* 262:517-535.
- Gotelli, N., and Entsminger, G.** 2001. EcoSim: Null models software for ecology. . In, 7.0 ed. Acquired Intelligence Inc and Kesey-Bear., VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>
- Gray A.E., T.J. Mulligan, and R.W. Hannah.** 1997. Food habits, occurrence, and population structure of the bat ray, *Myliobatis californica*, in Humboldt Bay, California,. *Environmental Biology of Fishes* 49:227-238.
- Gümüş, A., M. Yilmaz, and N. Polat.** 2002. Relative importance of food items in feeding of *Chondrostoma regium* Heckel, 1843, and its relation with the time of annulus formation. *Turkish Journal of Zoology.* 26:271-278.
- Hamlett, W., and Koob, T.** 1999. Female reproductive system. 398-443 In: Hamlett, W., (ed), *Sharks, Skates, and Rays. The biology of elasmobranch fishes.* The Johns Hopkins University Press, EUA. 398-443 p.
- Hansson, S.** 1998. Methods of studying fish feeding: a comment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:2706-2707.

- Hardin, G.** 1960. The competitive exclusion principle: an idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science* 131:1292-1297.
- Harvey, J., Loughlin, T., Perez, M., and Oxman, D.** 2000. Relationship between fish size and otolith length for 63 especies of fishes from the esatern north Pacific ocean. *NOAA Technical Report NMFS* 150:1-38.
- Hendrickx, M.** 1999a. Los camarones penaeoidea bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacifico mexicano. CONABIO y ICMYL-UNAM, México.
- Hendrickx, M.** 1999b. Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Dromiidae, hasta Leucosiidae) del Pacifico mexicano. CONABIO y ICMYL-UNAM, México.
- Hendrickx, M.** 1999c. Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacifico Mexicano CONABIO y ICMYL-UNAM, México.
- Hendrickx, M.** 1999 Los camarones pelágicos del Pacifico mexicano (Dendrobranchiata y Caridea). CONABIO y ICMYL-UNAM, México.
- Hernández, L., and Motta, P.** 1996a. Trophic consequences of differential perfomance: ontogeny of oral jaw-crushing performance in the Sheppshead *Archsargus prohatoccephalus* (Teleostei, Sparidae). *Journal of Zoology* 243:737-756.
- Hernández, L., and Motta, P.** 1996b. Trophic consequences of differential performance: ontogeny of oral jaw-crushing performance in the sheepshead, *Archsargus prohatoccephalus* (Teleostei, Sparidae). *Journal of Zoology, Lond.* 243:737-756.
- Hlohowskyj, I., and White, A.** 1983. Food resource partitioning and selectivity by the greenside, rainbow, and fantail darters (Pisces:Percidae). *Ohio. J. Sci.* 83:201-208.
- Holmgren, S., and Nilsson, S.** 1999. Digestive System. 144-173 In: Hamlett, W., (ed), *Sharks, Skates and Rays. The biology of elasmobranch fishes*. The Hohns Hopkins Univesity Press, London. 144-173 p.
- Hyndes, G.A., Platell, M.E., and Potter, I.C.** 1997. Relationships between diet and body size, mouth morphology, habitat and movements of six sillafinid species in coastal waters: implications for resource partitioning. *Marine Biology*. 128:585-598.
- Hyslop, E.** 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- INEGI.** 2006. Sistema de Cuentas Nacionales de México. Producto Interno Bruto por Entidad Federativa 2001-2006.
- Jiménez-Valverde, A., and J. Hortal.** 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:151-161.
- Kahru, M., Marinone, S., Lluch-Cota, S., Parés-Sierra, A., and Mitchell, G.** 2004. Ocean-color variability in the Gulf of California: scales from day to ENSO *Deep-Sea Research Part II* 51.
- Kajiura, S., and Tricas, T.** 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. *The Journal of Experimental Biology* 199:2297-2306.
- Karpouzi, V., and Stergiou, K.** 2003. The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology* 62:1353-1365
- King, A.** 2004. Ontogenetic patterns of habitat use by fishes within the main channel of an Australian floodplain river. *Journal of Fish Biology* 65:1582-1603.
- Labropoulou, M., and Eleftheriou, A.** 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological charactersitics in prey selection. *Journal of Fish Biology* 50:324-340.

- Liem, K., and Summers, A.** 1999. Muscular system. Gross anatomy and functional morphology of muscles. 515 In: Hamlett, W., (ed), *Sharks, Skates, and Rays. The biology of elasmobranch fishes*. The Johns Hopkins University Press, EUA. 515 p.
- Lima-Junior, S., and R. Goitein.** 2003. A new method for the analysis of fish stomach contents. *Acta Scientiarum* 23:421-424.
- Lluch-Cota, S., Aragón-Noriega, E., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Bautista-Romero, J., Brusca, R., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D., López-Martínez, J., Marinone, S., Nevárez-Martínez, M., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C., Schwartzlose, R., and Sierra-Beltrán, A.** 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography* 73:1-27.
- López-Medina, T.** 2008. Análisis de variables fisicoquímicas y micronutrientes relacionados con mareas rojas en la Bahía de Matanchén, San Blas Nayarit. Tesis de Licenciatura.. Universidad Autónoma de Nayarit, Tepic. 48 p.
- López-Molina, B., and Rodríguez-Sánchez, P.** 2008. Caracterización de la pesca artesanal de interes comercial en Santa Cruz de Miramar; Nayarit y diagnóstico socioeconómico del sector pesquero durante el 2006-2007. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera. Universidad Autónoma de Nayarit, San Blas. 151 p.
- Losos, J.** 1991. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian Anolis lizards: An evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60:369–388.
- Lucifora, L., Valero, J., Bremec, C., & Lasta, M.** 2000. Feeding habits and prey selection by the skate *Dipturus chilensis* (Elasmobranchii: Rajidae) from the south-western Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass U.K.* 80:953-954.
- Ludwig, J., and Reynolds, J.** 1988. Statistical ecology; a primer on methods and computing. John Wiley and Sons, Inc., EUA.
- Luque-Agraz, D., and Gómez, E.** 2007. La construcción de la región del golfo de California desde lo ambiental y lo indígena. *Ra Ximhal* 3(001):83-116.
- Mabragaña, E., and Gilberto, D.** 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shorfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthron and skate *P. rudis* Günther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *Journal of Marine Science* Advance access published:1-11.
- Marinone, S.** 1988. Una nota sobre la variabilidad estacional de la región central del golfo de California. *Ciencias Marinas* 14(4):117-134.
- Márquez-Farias, F.** 2002. The artisanal ray fishery in the Gulf of California: development, fisheries research and management issues. *The IUCN/SSC Shark Specialist Group Homepage*. <http://www.flmnh.ufl.edu/fish/Organizations/SSG/sharknews/sn14/s>.
- Márquez-Farias, F., and Blanco-Parra, M.d.P.** 2006. Las rayas del Golfo de California. 303-321 In: INP-SAGARPA, (ed), *Sustentabilidad y Pesca responsable en México. Evaluación y manejo*. INP-SAGARPA. 303-321.
- Marshall, A.D., Kyne, P.M., and Bennett, M.B.** 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranch (*Trygonoptera testacea*) Miller and Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley and Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *Journal of Fish Biology* 72:883-898.

- Matott, M.** 2003. An examination of modulation of feeding behavior in the nurse shark *Ginglymostoma cirratum* (Bonaterre 1788). Thesis PhD Departament of Biology. University of South Florida, Florida. 89 p.
- McCormick, H., Allen, T., and Young, W.** 1963. Shadows in the Sea. The sharks, skates and rays. Chilton books, a division of Chilton company, New York.
- McCourt, R., and Kerstitch, A.** 1980. Mating behavior and sexual dimorphism in dentition in the Stingray *Urolophus concentricus* from de Gulf of California. *Copeia* 4:900-901.
- McDonald, R.** 2002. Resouce partitioning among British and Irish mustelids. *Journal of animal ecology* 71:185-200.
- McEachran, J., and N. Aschliman.** 2004. Phylogeny of Batoidea. Pp. 596 in: Carrier, J., Musick, J., & Heithaus, M., (eds), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC. 596 p.
- McEachran, J.D., Boesch, D.F., and Musick, J.A.** 1976. Food division within two sympatric species-pairs of skates. *Marine. Biology.* 35:301-317.
- McEachran, J.D., Dunn, K., and Miyake, T.** 1996. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidei). 63-84 In: Stíassny, M., Parenti, R., and Johnson, G., (eds), *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego. 63-84 p.
- McEachran, J.D., and Notabartolo-Di-Sciara, G.** 1995. Peces batoideos. 754-798 In: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter, and V. Niem, (eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico central-oriental. Vol. II.* FAO. 754-798 p.
- McGarigal, K., S. Cushman, and S. Stafford.** 2000. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Springer, New York.
- Michael, S.W.** 1993. Reef sharks and rays of the world. A guide to their identification, behavior, and ecology. Sea Challengers, Monterey, California.
- Millán-Núñez, E.** 1992. Distribución espacial el fitoplancton en la parte norte del golfo de California. *Ciencias Marinas* 18(2):101-117.
- Millán-Núñez, R., Cajal-Medrano, R., Santamaría-del-Ángel, E., and Millán-Núñez, E.** 1993. Productividad primaria y clorofila *a* en la parte central del golfo de California (otoño 1978). *Ciencias Marinas* 19(1):29-40.
- Morales-Zárate, M.V., F. Arreguín-Sánchez, J. López-Martínez, and S.E. Lluch-Cota.** 2004. Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecological modelling* 174:331-345.
- Motta, P.** 1995. Prey capture behavior and feeding mechanism of elasmobranch. 165-202 In: Carrier, J., Musick, J., and Heithaus, M., (eds), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, New York. 165-202 p.
- Motta, P., Clifton, K., Hernández, P., and Eggold, T.** 1995. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. *Environmental Biology of Fishes* 44:37-60.
- Motta, P., Hueter, E., Tricas, T., and Summer, A.** 2002. Kinematic analysis of suction feeding in the Nurse Shark *Ginglymostoma cirratum* (Orectolobiformes, Ginglymostomatidae). *Copeia* 1:24-38.
- Motta, P., and Wilga, C.** 2001. Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. *Environmental Biology of Fishes* 60:131-156.
- Muñoz-Barbosa, A., Gaxiola-Castro, G., and Segovia-Zavala, J.** 1991. Variabilidad temporal de productividad primaria, clorofila y seston en la bahía de los Ángeles, golfo de California. *Ciencias Marinas* 17(4):47-68.

- Navia, A., P. Mejía-Falla, and A. Giraldo.** 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology* 7:1-10.
- Nelson, J.** 1994. Fishes of world. John Wiley and Sons, Inc, E.U.A.
- Nishida, K.** 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei. In: Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University Japan, 32(1-2):1-108.
- Nordell, S.** 1994. Observations of the mating behavior and dentition of the round stingray, *Urolophus halleri*. *Environmental Biology of Fishes* 39:219-229.
- Norton, S., Luczkovich, J., and Motta, P.** 1995. The role of ecomorphology studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of fishes* 44:287-304.
- Orlov, A.** 1998. The diets and feeding habit of deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands and Southerastern Kamchatka. *Alaska Fishery Research Bulletin* 5:1-17.
- Orozco-Ortiz, J.** 2008. Determinación de clorofila "a" en eventos relacionados con mareas rojas, en la Bahía de Matanchén, San Blas, Nayarit. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Nayarit, Tepic. 54 p.
- Papastamatiou, Y.P., Wetherbee, B.M., Lowe, C.G., and Crow, G.L.** 2006. Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Island: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 320:239-351.
- Pianka, E.** 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71:2141-2145.
- Piersma, T., and Drent, J.** 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in ecology and evolution* 18:228-232.
- Piet, G.J., Pet, J.S., Guruge, W.A.H.P., Vijerberg, J., and Van Densen, W.L.T.** 1999. Resource partitioning along three niche dimensions in a size-structured tropical fish assemblage. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:1241-1254.
- Platell, M., Potter, I., and Clarke, K.** 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Marine Biology* 131:719-734.
- Pouilly, M., Lino, F., Bretenoux, G., and Rosales, C.** 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62:1137-1158.
- Randall, P.J., and Myers, A.A.** 2001. Effects of resource matrix, gut region analysed and sample size on diet statistics in co-existing species of flatfish. *J. mar. biol. Ass U.K.* 81:1041-1048.
- Rasband, W.** Image J. In, 1.42q ed. National Institutes of Health, USA. p <http://rsb.info.nih.gov/ij>.
- Regalado-de-Dios, M.A.** 2007. Efecto de la fase lunar y el arte de pesca sobre la captura de pargo (*Lutjanus colorado*) en la zona de pesca de Santa Cruz de Miramar, Nayarit, durante el periodo 2004-2005. Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera. Universidad Autónoma de Nayarit y Universidad Autónoma de Guadalajara, San Blas. 70 p.
- Ricklefs, R., and Miles, D.** 1994a. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. In: Wainwright, P., and Reilly, S., (eds), *Ecological morphology: integrative organismal biology*, Chicago.
- Ricklefs, R., and Miles, D.** 1994b. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective 13-41pp. In: Wainwright, P., and Reilly, S., (eds), *Ecological morphology: integrative organismal biology*. The University of Chicago press, E.U.A.-Francia 367p.
- Rinewalt, C.S., D.A. Ebert, and G.M. Cailliet.** 2007. Food habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman, 1908) off central California: seasonal variation in diet linked to

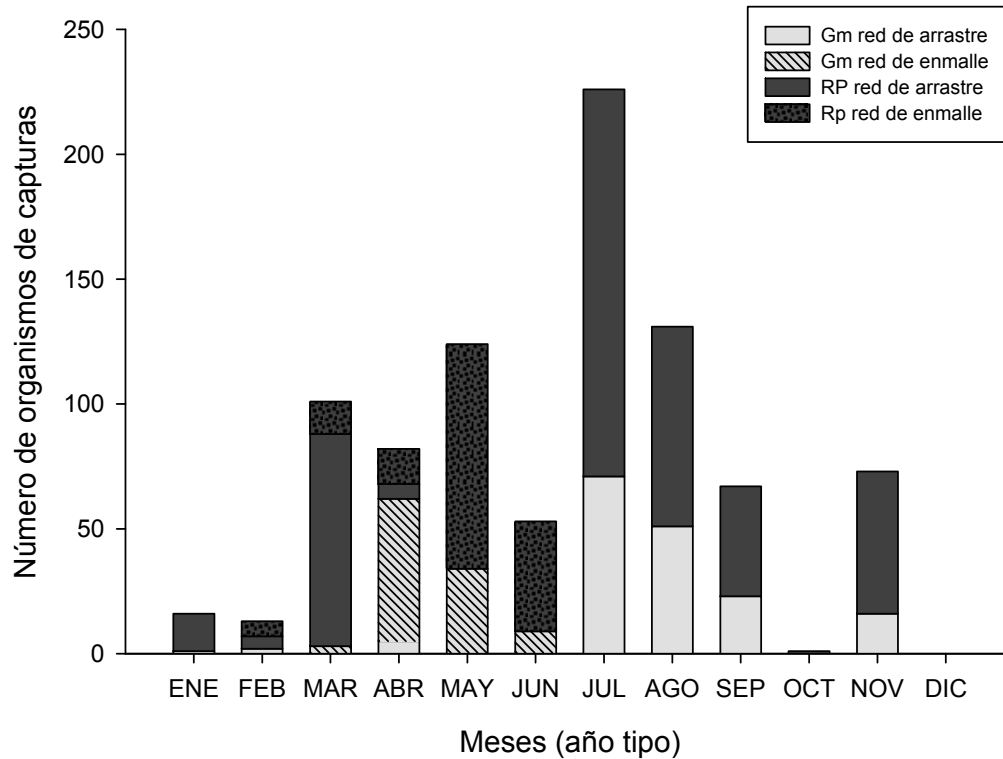
- oceanographic conditions. *Environmental Biology of Fishes*:DOI 10.1007/s10641-10007-19218-10645.
- Rivas, T., and Martínez-Arias, R.** 1991. Relación entre escalamiento multidimensional metrico y análisis de componentes principales. *Psicothema* 3:443-451.
- Robertson, R., and Allen, R.** 2008. Shorefishes of the tropical eastern Pacific. Online information system. version 1.0 In. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p www.neotropicalfishes.org/stfep, www.stri.org/stfep.
- Robinson, H.J., Caillet, G., and Ebert, D.A.** 2007. Food habits of the longnose skate, *Raja rhina* (Jordan and Gilbert, 1880), in central California waters. *Environmental Biology of Fishes*.
- Robles, M., and Marinone, S.** 1987. Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin of the Gulf of California. *Continental Shelf Research* 7(7):715-733.
- Rodríguez-Lorenzo, S.** 2007. Edad y crecimiento de la raya mariposa *Gymnura marmorata* (Cooper, 1863) del Alto Golfo de California, México. Tesis de Maestría, UABC. 80 p.
- Romo-Curiel, A.E.** 2007. Caracterización del modo de reproducción del pez guitarra *Rhinobatos productus* Ayres, 1856 con base en el desarrollo y alimentación embrionaria. Tesis de Maestría, CICESE-Ensenada. 57 p.
- Rosenberger, L.** 2001. Pectoral fin locomotion in batoid fishes: undulation *versus* oscillation *The Journal of Experimental Biology* 204:379-394.
- Roughgarden, J., and Feldman, M.** 1975. Species packing and predation pressure. *Ecology* 56:489-492.
- Sacco, T., and Van Valjenburgh, B.** 2004. Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *J. Zool., Lond.* 263:41-54.
- Sáez, S., and Laminilla, J.** 2004. Sexual homodonty in *Bathyrhaja griseocauda* (Norman 1973) from the Southern Eastern Pacific (Chile) (Chondrichthyes, Rajidae: Arhynchobatinae). *Journal of Applied Ichthyology* 20:189-193.
- San Martin, M.J., J.M. Bracchini, L.L. Tamini, G.E. Chiaramonte, and J.E. Perez.** 2007. Temporal and sexual effects in the feeding ecology of the marbled sand skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932. *Marine Biology* 151:505:513.
- Schaefer, J., and Summers, A.** 2005. Batoid wing skeletal structure: Novel morphologies, mechanical implications, and pylogenetic patterns. *Journal of Morphology* 264:298-313.
- Schaefer, S., and Lauder, G.** 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes. *Syst. Zool* 35:489-508.
- Séret, B., and Last, P.** 2003. Description of four news stingarees of the genus *Urolophus* (Batoidea: Urolophidae) from the Coral Sea, South-West Pacific. *Cybiurn* 27(4):307-320.
- Silva-Nicólas, G., and Torres-Huerta, A.** 2008. Distribución, abundancia y variación intraespecífica en la morfología externa de la raya chilena (*Urotrygon chilensis*) en el Golfo de Tehuantepec, México. In: Díaz-Sánchez, A., Pérez, J., Pérez-Orduña, R., and Mendoza-Vargas, O., editors. III Simposium Nacional de Rayas y Tiburones. UNAM, WWF, Telcel, SOMEPEC, Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, México, D.F.
- Simpfendorfer, C., Goodreid, A., and McAuley, R.** 2001. Size, sex and geographic variation in the diet of the shark *Galeocheilus cuvier*, from Western Australian waters. *Environmental Biology of Fishes* 61:37-46.
- Smith, W., Bizzarro, J., Richards, P., Nielsen, J., Márquez-Farías, F., and Shivji, S.** 2009. Morphometric convergence and molecular divergence: the taxonomic status and evolutionary history of *Gymnura crebipunctata* and *Gymnura marmorata* in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology* 75:761-783.

- Snelson, J., Timothy, J., and Williams, S.** 1984. Food habits, occurrence, and population structure of the Bull shark, *Charcharinus leucas*, in florida coastal Lagoons. *Bulletin of Marine Science* 34:71-80.
- Stanley Babel, J.** 1967. Reproduction, life history, and ecology of the round stingray, *Urolophus halleri* (Cooper). *California Fish and Game* 137:1-104.
- Stevens, J.** 1993. Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca* L.) off South-West England. *J. Marine Biology Ass U.K* 53:357-361.
- Summers, A.** 2000. Stiffening the Stingray skeleton- an investigation of durophagy in Myliobatid Stingrays (Chondrichthyes, Batoidea, Myliobatidae). *Journal of Morphology* 243:113-126.
- 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.
- Taniuchi, T., and Shimizu, M.** 1993. Dental sexual dimorphism and food habitats in the Stingray *Dasyatis akajei* from Tokyo Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkashi* 59:53-60.
- Treolar, M., Laurenson, J., and Stevens, J.** 2007. Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in south-eastern Australian waters. *Environmental Biology of Fishes* 80:181-196.
- Underwood, C.** 2006. Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. *Paleobiology* 32 (2):215-235.
- Valadez-González, C.** 2000. Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Tesis de Maestria. Universidad de Colima, Colima. 114 p.
- Valadez-González, C.** 2007. Distribución, abundancia y alimentación de rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México. Tesis de Doctorado. INP-CICIMAR, La Paz. 137 p.
- Valadez-González, C., Aguilar-Palomino, B., and Hernández-Vázquez, S.** 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urobatis halleri* (Cooper, 1863) (Chondrichthyes: Urolophidae) capturada en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Ciencias Marinas* 27:91-104.
- Valadez-González, C., Saucedo-Lozano, M., and Raymundo-Huizar, A.R.** 2006. Aspectos tróficos de las rayas bentónicas de Jalisco y Colima. In: Jimenez-Quiroz, M.d.C., and E. Espino-Barr, (eds), *Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. SAGARPA, Instituto Nacional de la Pesca, México.
- Waessle, J., C. Lasta, and M. Favero.** 2003. Otolith morphology and body size relationships for juvenile Sciaenidae in the Río de la Plata estuary (35-36 S) *Scientia Marina* 67:233-240.
- Wainwright, P.** 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Amer. Zool.* 31:680-693.
- Wainwright, P.** 1994a. Functional morphology as a tool in Ecological research. Pp. 367 in: Wainwright, P., and Reilly, S., (eds), *Ecological morphology: integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago. 367 p.
- Wainwright, P.** 1994b. Functional morphology as a tool in ecological research. 42- 59pp. in: Wainwright, P., and Reilly, S., (eds), *Ecological morphology: integrative organismal biology*. The University of Chigaco press, EUA. 367 p.
- Wainwright, P.** 1996. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology* 77(5):1336-1343.
- Wainwright, P., and Barton, R.** 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental biology of fishes*. 44:97-113.

- Ward Campbell, B., Beamish, R., and Kongchaiya, C.** 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology* 67:1266-1279.
- Wennhage, H., and Pihl, L.** 2002. Fish feeding guilds in shallow rocky and soft bottom areas on the Swedish west coast. *Journal of Fish Biology* 61:207-228.
- Wetherbee, B., and Cortés, E.** 2004. Food consumption and feedings habits. Pp. 596 in: Carrier, J., Musick, J., and Heithaus, M., (eds), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, EUA. 596 p.
- White, W.T., M. E. Platell, and I. C. Potter.** 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: implications for resource partitioning. *Marine Biology* 144:439-448.
- Wilga, C., Hueter, E., Wainwright, P., and Motta, P.** 2001. Evolution of upper jaw protrusion mechanism in elasmobranch. *American Zoologist* 41:1248-1257.
- Wilga, C., and Motta, P.** 1998. Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. *Journal of Experimental Biology* 201:3167-3184.
- Wilga, C., Motta, P., and Sanford, C.** 2007. Evolution and ecology of feeding in elasmobranch. *Integrative and Comparative Biology* 47(1):55-69.
- Winemiller, K., and Pianka E.** 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60:27-55.
- Xie, S., Cut, Y., and Li, Z.** 2001. Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology* 58:1714-1729.
- Yamaguchi, A., and Taniuchi, T.** 2000. Food variations and ontogenic dietary shift of the starspotted-dodfish *Mustelus manazo* at five locations in Japan and Taiwan. *Fisheries Science* 66:1039-1048.
- Yáñez-Arancibia, A.** 1978. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. *Centro Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México* 2:1-306.
- Yáñez-Arancibia, A., and Amezcua-Linares, F.** 1979. Ecología de *Urolophus jamacensis* (Cuvier) en Laguna de Terminos un sistema estuarino del sur del Golfo de Mexico (Pisces: Urolophidae). *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología* 6(2):<http://biblioweb.dgsca.unam.mx/cienciasdelmar/centro/1979-1972/articulo1976.html>.
- Zar, J.** 1999. Biostatistical analysis., 4th edition ed. Prentices Hall, Upper Saddle River, NJ.

APÉNDICE I

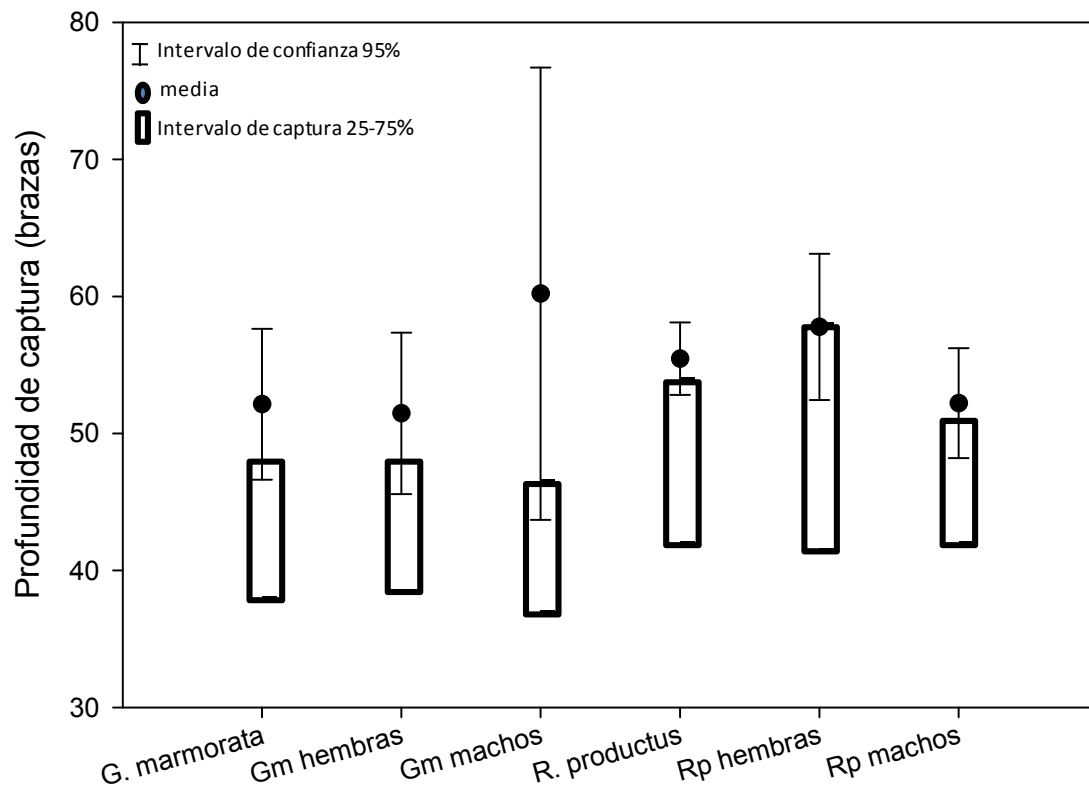
Temporalidad de las especies de acuerdo al tipo de red. Comparación de número de organismos de cada especie de acuerdo al tipo de red (prueba T de Student).



Comparación entre especies y artes de pesca (Prueba T)	t-value	Grados de diferencia	p
<i>G. marmorata</i> red de arrastre vs. <i>R. productus</i> red de arrastre	-1.41612	15	0.177171
<i>G. marmorata</i> red de arrastre vs. <i>R. productus</i> red de enmalle	-0.18848	13	0.853414
<i>G. marmorata</i> red de enmalle vs. <i>R. productus</i> red de arrastre	-1.18281	12	0.259791
<i>G. marmorata</i> red de enmalle vs. <i>R. productus</i> red de enmalle	-0.19597	10	0.848557

APÉNDICE II

Profundidad de capturas de los organismos capturados con redes de arrastre, para cada especie y entre sexos. Prueba t de Student entre especies e entre sexos.



Prueba T para muestras independientes	t- value	Grados de diferencia	p
<i>G. marmorata</i> vs. <i>R. productus</i>	-1.19499	570	0.232587
<i>G. marmorata</i> hembras vs <i>G. marmorata</i> machos	-1.25552	142	0.211350
<i>R. productus</i> hembras vs. <i>R. productus</i> machos	1.637834	261	0.102621

APÉNDICE III

Intervalo de tallas de los organismos capturados y tallas de primera madurez por sexo de las especies analizadas

Especie	Intervalo de tallas de los organismos capturados (cm)		Talla de primera madurez (cm)		Fuente
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	
<i>Gymnura marmorata</i>	35-115 AD	27-51.5; 117.5 AD	68 ³⁾	41 ³⁾	³⁾ Dávila-Ortiz, 2002
<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	22.6-87.8 LT	11.8-64.5 LT	57 ¹⁾	56 ¹⁾	¹⁾ Observación durante el muestreo
<i>R. productus</i>	27.5-117 LT	35-86 LT	60 ⁴⁾	67 ⁴⁾	⁴⁾ Romo-Curiel, 2007
<i>Urobatis halleri</i>	11-29.5 AD	14.8-23.4 AD	18 ¹⁾ 14.5 ²⁾	18 ¹⁾ 14.65 ²⁾	¹⁾ Observación durante el muestreo ²⁾ Stanley Babel (1967)
<i>Urotrygon aspidura</i>	9-33 AD	10.6-23 AD	18 ¹⁾	17 ¹⁾	¹⁾ Observación durante el muestreo
<i>U. chilensis</i>	12-25.2 AD	12-28.5 AD	16.5 ¹⁾	16 ¹⁾	¹⁾ Observación durante el muestreo
<i>U. rogersi</i>	12-32 AD	13.2-20.8 AD	16 ¹⁾	18 ¹⁾	¹⁾ Observación durante el muestreo

APÉNDICE IV (falta meter poliquetos)

Lista de literatura utilizada para la identificación de las presas

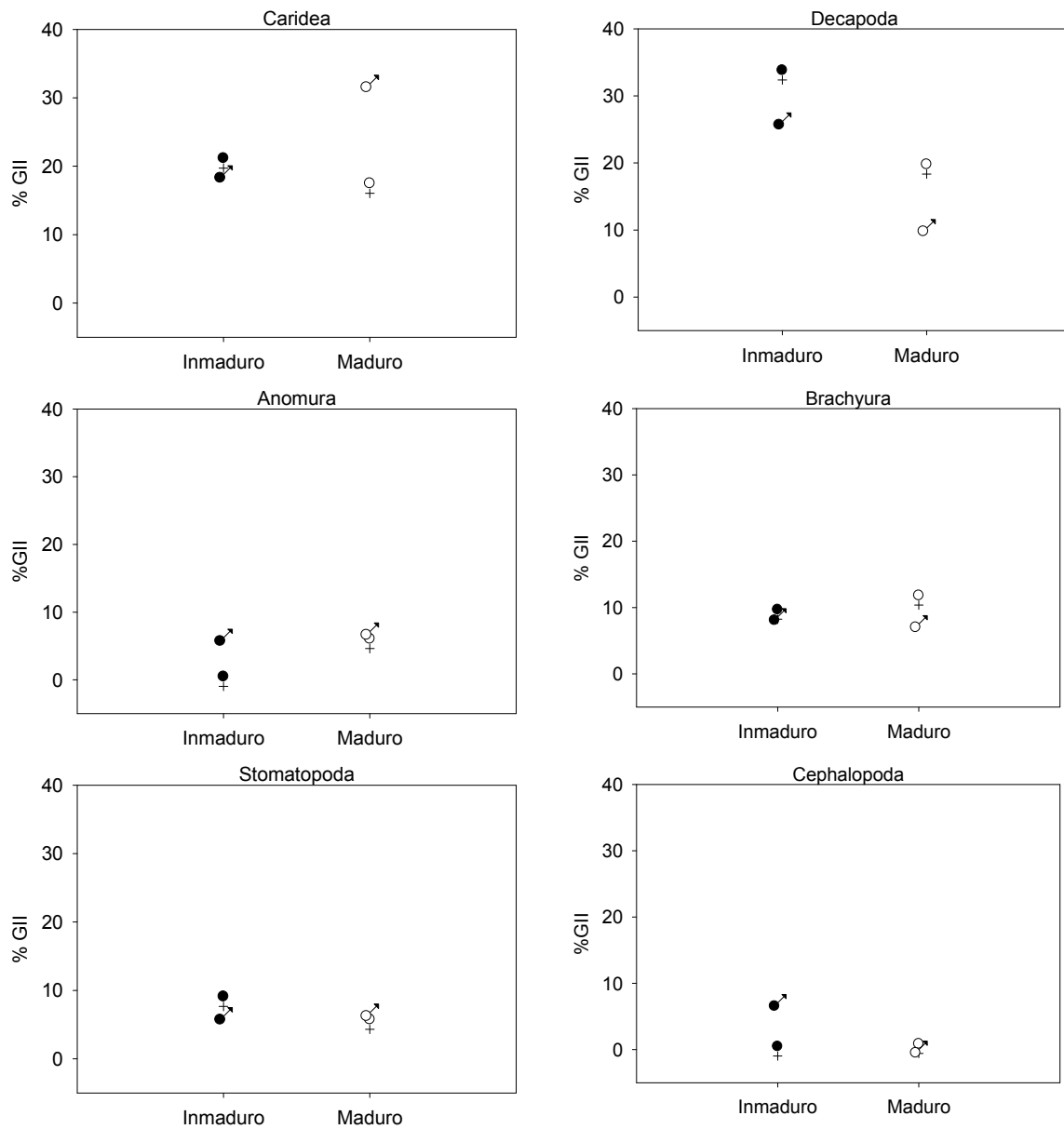
- CONABIO.** <http://conabioweb.conabio.gob.mx/bancoimagenes/doctos/index.htm>
- Díaz-Murillo, P.** 2006. Catálogo de otolitos de peces marinos de las costas adyacentes a Baja California Sur. In. UABCS, México. p 168.
- Dirk, N., & Tyler, J.** 2006. Otolith evidence concerning interrelationship of caproid, zeiform and tetradontiform fishes. . *Biology* 76:147-189.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K., & Niem, V.** 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. FAO, Roma. Vol I, 1-646 p.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K., & Niem, V.** 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la presa. Pacífico centro-oriental. FAO, Roma. Vol II parte 1, 647-1200 p.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K., & Niem, V.** 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la presa. Pacífico centro-oriental. FAO, Roma. Vol III parte 2, 1201-1813 p.
- García-Godos Naveda, I.** 2001. Patrones morfológicos del otolito *sagitta* de algunos peces óseos del mar Peruano. *IMARPE* 20:1-2.
- Harvey, J., Loughlin, T., Perez, M., & Oxman, D.** 2000. Relationship between fish size and otolith length for 63 especies of fishes from the esatern north Pacific ocean. *NOAA Technical Report NMFS* 150:1-38.
- Hendrickx, M.** 1983. Estudio de la fauna marina y costera del sur de Sinaloa, México. III. Clave de identificación de los cangrejos de la familia Portunidae (Crustacea: Decapoda). *Anales del instituto de Ciencias del Mar y Limnología*:<http://biblioweb.dgsca.unam.mx/cienciadelmar/instituto/1984-1981/articulo1168.html>.
- Hendrickx, M.** 1999. Los camarones penaeoidea bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacífico mexicano. CONABIO y ICMYL-UNAM, México. 149p
- Hendrickx, M.** 1999 Los camarones pelágicos del Pacífico mexicano (Dendrobranchiata y Caridea). CONABIO y ICMYL-UNAM, México. 157p.
- Hendrickx, M.** 1999. Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Dromiidae, hasta Leucosiidae) del Pacífico mexicano. CONABIO y ICMYL-UNAM, México. 178p.
- Hendrickx, M.** 1999. Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano CONABIO y ICMYL-UNAM, México. 281p.
- Hernández García, M., Martínez Peréz, J., Bautista Lopez, T., & Reséndiz Rodríguez, J.** 2004. Descripción morfológica de los otolitos de las familias Engraulidae, Haemulidae y Achiridae del sistema estuarino de Tecolutla, Veracruz. *Revista de Zoología*:7-13.
- Martin, J., & Davis, G.** 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles
- Mascareñas-Osorio, I., Aburto-Oropeza, O., & Balart, E.F.** 2003. Otolitos de peces de arrecife del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. , México.

- Morrow, J.** 1979. Preliminary keys to otoliths of some adult fishes of the Gulf of Alaska, Bering Sea, and Beaufort Sea. In: NOAA, editor. Technical report NMFS circular 420. National Oceanic and Atmosphere Administration. p 431.
- Neogene Marine Biota of Tropical America NMÍTA.** <http://eusmilia.geology.uiowa.edu/index.htm>
- North, A.W., Burchett, M.S., Gilbert, J.C., & White, M.G.** 1984. Identification of fish from the Southern Ocean by means of otoliths. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 62:83-94.
- Pascoe, P.** 1986. Fish otoliths from the stomach of a Thresher shark, *Alopias vulpinus*. *J. mar. biol. ass. U. K.* 66:315-317.
- Ratnasingham, S. & Herbet, P.** 2006. **BOLD: The Barcode of Life Data System. Identification system V2.5. Taxonomy browser.**
<http://www.barcodinglife.com/views/taxbrowser.php?taxon>
- Rouse, G., & Fauchald, K.** 1998. Recent review on the status, delineation and classification of the Annelidae. *Amer. Zool.* 38:953-964
- Salazar-Vallejo, S., & Lodoño-Mesa, M.** 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoológica* 75:9-97.
- Svetocheva, O., Stasenkov, N., & Fooks, G.** 2007. Guide to the bony fishes otoliths of white sea. The Northern Branch of Polar Institute IMR/PINRO Joint Report Series, Russia.
- Tsaparas, N., & Marcopoulou Diacontini, A.** 2005. Otoliths from the Middle to Upper Miocene of the Gavdos Island (South Greece). *Systematic-Paleontology*. 24:617-628.
- Tuset, V., Lombarte, A., & Assis, C.** 2008. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Scientia Marina*:7-198
- Walker, H.J., & Rosenblatt, R.H.** 1988. Pacific toadfishes of the genus *Porichthys* (Batrachoididae) with descriptions of three new species. *Copeia* 4:877-904.
- Waessle, J., Lasta, C., & Favero, M.** 2003. Otolith morphology and body size relationships for juvenile Sciaenidae in the Río de la Plata estuary (35-36 S) *Scientia Marina* 67:233-240.

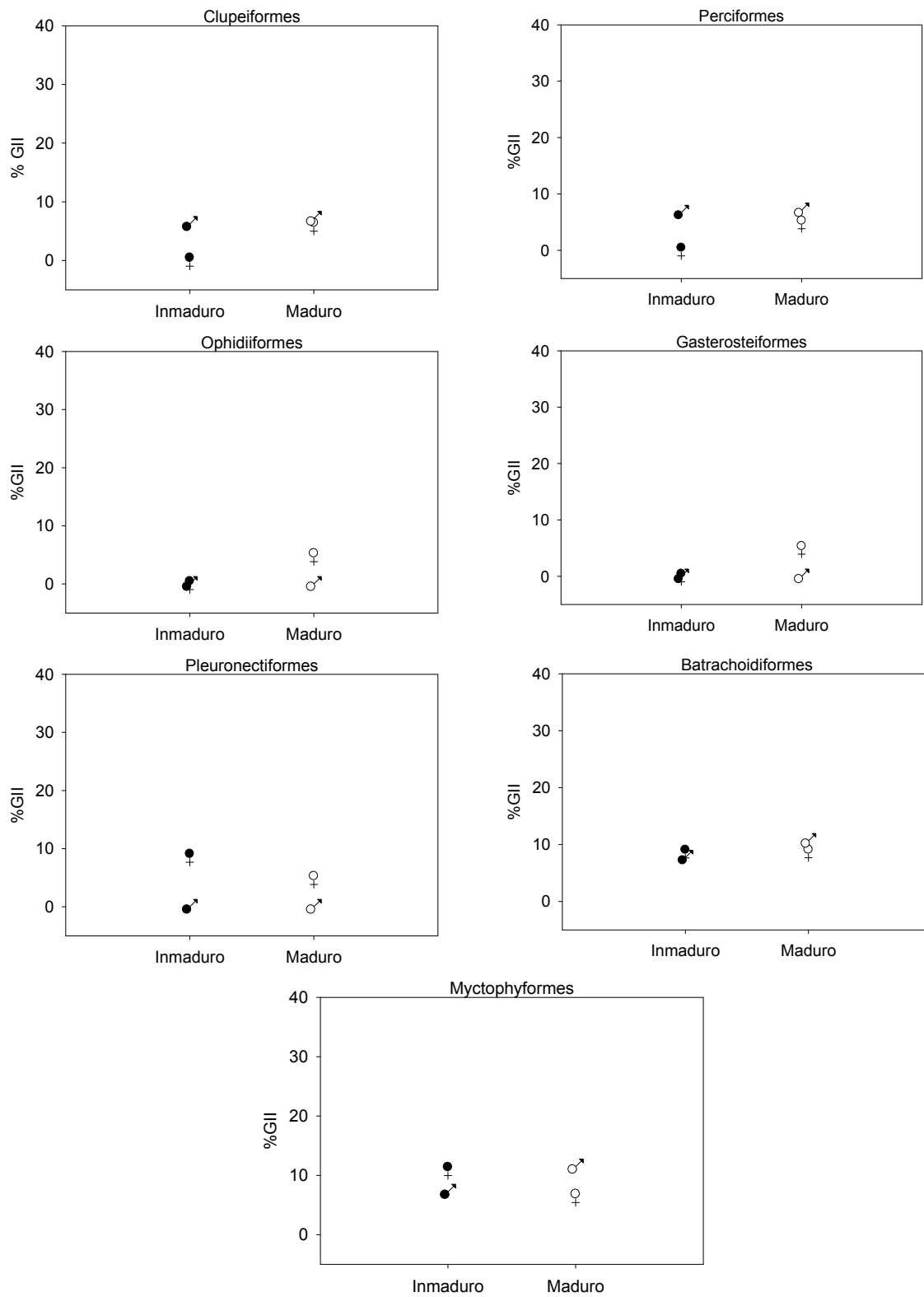
especie	8.0	0.4	7.9	2.5	7.2	1.1	3.1	4.9	0.9	3.0
PECES										
Clupeiformes										
Engraulidae										
<i>Centengraulis mysticetus</i>	27.6	12.8	30.2	45.5	26.2	2.2	24.4	9.7	10.9	6.0
Clupeidae										
<i>Opistonema libertate</i>	1.1	16.2	1.6	1.0	1.2	-	-	-	-	-
Myctophiformes										
Myctophinae										
<i>Benthoosema panamense</i>	-	-	-	-	-	3.9	0.7	7.6	1.5	5.7
<i>Symbolophurus</i> sp	-	-	-	-	-	1.2	0.0	1.6	0.1	1.4
Lampanyctinae										
<i>Diaphus</i> sp	-	-	-	-	-	0.3	0.0	0.5	0.0	0.4
Ophidiiformes										
Ophidiinae										
<i>Lepophidium padale</i>	2.3	3.8	3.2	0.7	2.5	0.6	1.6	2.7	0.3	1.7
Batrachoidiformes										
Porichthyinae										
<i>Porichthys notatus</i>	-	-	-	-	-	1.4	13.2	5.4	3.3	3.4
<i>P. myriaster</i>	24.1	2.4	31.7	31.5	25.3	6.0	8.1	19.5	11.6	12.7
Gasterosteiformes										
Syngnathinae										
<i>Syngathus</i> sp	-	-	-	-	-	0.7	0.5	1.6	0.1	1.2
Perciformes										
Carangidae										
<i>Trachurus symmetricus</i>	9.2	11.0	12.7	9.6	9.9	-	-	-	-	-
Gerridae										
<i>Eucinostomus dowi</i>	1.1	15.4	1.6	1.0	1.2	-	-	-	-	-
Sparidae										
<i>Pargus</i> sp	1.1	33.8	1.6	2.1	1.2	-	-	-	-	-
Scianidae										
<i>Micropogonias undulatus</i>	1.1	0.0	1.6	0.1	1.2	-	-	-	-	-
<i>Bardiella</i> sp	1.1	0.0	1.6	0.1	1.2	-	-	-	-	-
<i>Umbrina</i> spp	-	-	-	-	-	0.2	0.2	0.5	0.0	0.4
<i>Cynoscion</i> spp	4.6	1.9	6.3	1.5	5.0	0.3	0.0	1.1	0.0	0.7
Trichiurinae										
<i>Trichiurus lepturus</i>	-	-	-	-	-	0.7	4.4	2.7	0.6	1.7
Pleuronectiformes										
Paralichthyidae										
<i>Citharichthys xanthostigma</i>	-	-	-	-	-	0.5	0.1	2.2	0.1	1.3
<i>Etropus crossatos</i>	4.6	1.6	6.3	1.5	5.0					
Restos de peces	2.3	0.2	3.2	0.3	2.5	1.1	2.7	3.8	0.6	2.4

APÉNDICE VI

Variación en la composición de dieta de *R. productus* por sexo y estadio de madurez de aquellas categorías taxonómicas de presas (♀ hembras; ♂ machos)

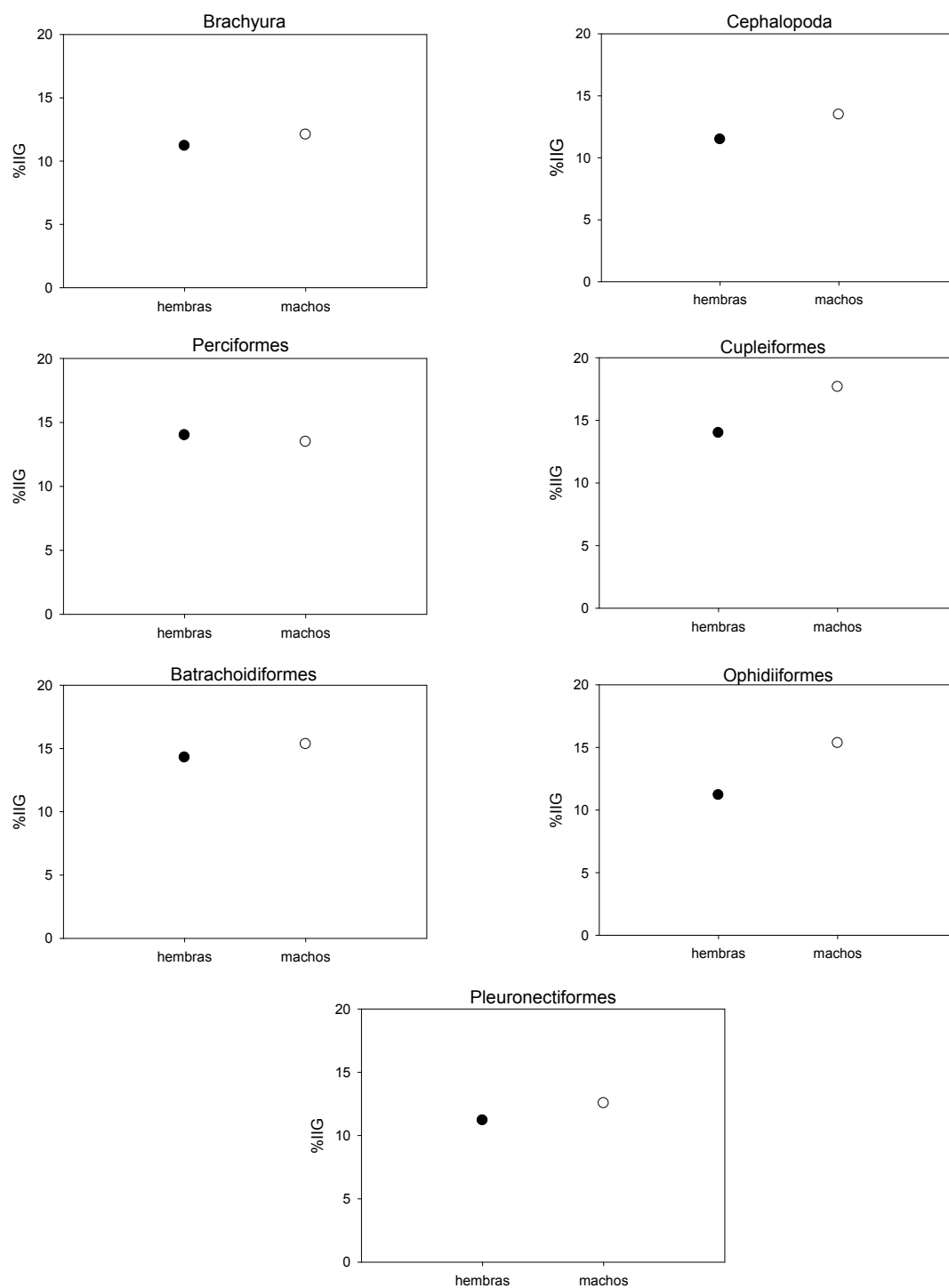


APÉNDICE VI continuación...



APÉNDICE VII

Variación en la composición de dieta de cada categoría taxonómica de presas para *G. marmorata* por sexo.



APÉNDICE VIII

Cuadro comparativo de las especies presa de *R. productus* y *G. marmorata* (AC = ancho de caparazón; LT = longitud total; LS = longitud estándar).

Especie presa	Talla máxima (cm)	Intervalo de profundidad (m)	Preferencia de hábitat	Distribución	Características (abundancia, comportamiento)
CRUSTACEOS					
Stomatopoda					
Squillidae					
<i>Squilla bigelowi</i>	14 LT (5)			Golfo de California (5)	Especie de estomatópodo con mayor densidad, abundante en la parte norte del Golfo de California donde es dominante (5)
Decapoda					
Sicyoniidae					
<i>Sicyona penicillata</i>	10 LT machos; 11 LT hembras (4,5)	< 1 – 180 (5)	Fondos arenosos (5)	Al suroeste de Punta Canoas, Baja California incluyendo el Golfo de California hasta Costa Rica (4)	Mayores densidades de 30-80 m, Abundante y Dominante (4,5)
Solenoceridae					
<i>Solenocera mutator</i>	8.7 LT machos; 9.6 LT hembras (4,5)	2-380 (5)	Bentónico (4) Fondos arenosos (4,5)	Punta Santa Bárbara, California incluyendo el Golfo de California hasta isla Lobos de Tierra, Perú (4)	Mayores abundancias a 90 m y dominante (5)
Sergestoidea					
<i>Sergestes similis</i>	4 LT (1)	50-2400 (1)	Migración en la columna de agua	Del mar de Bering al Golfo de California (1)	Máxima densidad entre 50-200 m por la noche y entre 200 y 800 en el día. Especie común del golfo de California (1)

Especie presa	Talla máxima (cm)	Intervalo de profundidad (m)	Preferencia de hábitat	Distribución	Características (abundancia, comportamiento)
CRUSTACEOS					
Caridea					
Pasiphaeidae					
<i>Pasiphaea pacifica</i>	5.2 LT (1)	26-236 (1)	Epipelágica (1)	De Alaska al golfo de California; Australia, África del sur y costa oriental de Rusia (1)	Ocasionalmente en grandes densidades cerca de la costa (1)
Alpheidae					
<i>Alpheus</i> spp					
Processidae					
<i>Processa peruviana</i>	4 LT (5)	26-180 (5)	Fondos arenosos (5)		
Anomura					
Galatheidae					
<i>Pleuconcodes planipes</i>	9-11 LT (5)		Bentónico y pelágico (5)		Dominante (5)
Brachyura					
Raninidae					
<i>Ranilia angustata</i>	3 AC (2)	Reporte hasta 18 m (2)		Golfo de California (2)	
Dorippida					
<i>Ethusa panamensis</i>		Litoral hasta 45 (2)	Fondos arenosos (2)	Golfo de California hasta Ecuador (2)	

Especie presa	Talla máxima (cm)	Intervalo de profundidad (m)	Preferencia de hábitat	Distribución	Características (abundancia, comportamiento)
CRUSTACEOS					
Leucosiidae					
<i>Ebalia cristata</i>		40-114 (2)	Fondos arenosos (2)	Punta Abreojos Pacifico de la península de Baja California y en el Golfo de California (2)	
Majidae					
<i>Stenocionops ovata</i>	13 AC machos; 9.8 hembras (5)	15-275 (5)	Fondos arenosos, lodosos o asociados a otros invertebrados (5)	Bahía Magdalena incluyendo el Golfo de California, hasta Valparaiso, Chile; Rocas Alijos, islas Revillagigedo, Guadalupe, del Coco y Galápagos (3)	Abundante (5)
Cancridae					
<i>Cancer amphioetus</i>	4.1 AC machos; 3.8 hembras (5)	Juveniles : 162-380 Adultos: 8-111 (5)	Fondos arenosos (5)	California, EUA hasta Golfo de California (5)	Aparece regularmente en las capturas de arrastres comerciales, así como en
Portunidae					
<i>Callinectes bellicosus</i>	17 AC machos; 14 hembras (5)	Intermareal-20 (5)	Bahía arenosas y lagunas costeras (5)	Costa Pacífica septentrional de México (5)	Abundante todo el año (5)
Pinnotheridae					
<i>Tumidotheres margarita</i>				Costa oeste de Baja California incluyendo el Golfo de California, hasta Bahía Panamá (6)	

Especie presa	Talla máxima (cm)	Intervalo de profundidad	Preferencia de hábitat	Distribución	Características (abundancia, comportamiento)
CEFALOPODOS					
PECES					
Clupeiformes					
Engraulidae					
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	17.5 LT (7)	Hasta 25 (7,9)	Pelágico costero; fondos fangosos (9)	Costa suroeste de Baja California hasta Perú, incluyendo el Golfo de California (9)	Forma cardúmenes grandes cerca de la cosa, aparentemente no hace migraciones (9)
Clupeidae					
<i>Opisthonema libertate</i>	30 LT (9)	Promedio 50 (9)	Pelágico costero (9)	Santa Rosalita, Baja California hasta Punta Picos, Perú; incluyendo el Golfo de California (9)	Cardúmenes densos; aparentemente es la especie más abundante del genero en el Pacifico (9)
Myctophiiformes					
Myctophinae					
<i>Benthosema panamensis</i>		Dia 200-1200; noche 10-100	Pelágico-oceanico (9) Epipelágico a meso pelágico cercano a costas	Pacifico noreste, incluyendo el Golfo de California (9)	Forman densas agregaciones en la noche (9)
<i>Symbolophurus</i> sp					

Especie presa	Talla máxima (cm)	Intervalo de profundidad	Preferencia de hábitat	Distribución	Características (abundancia, comportamiento)
PECES					
Lampanyctinae					
<i>Diaphus</i> sp					
Ophidiiformes					
Ophidiinae					
<i>Lepophidium padale</i>	19.3 LS (8,9)	0-250 (9)	Demersal; Fondos fangosos (9)	Golfo de California hasta Perú (9)	
Batrachoidiformes					
Porichthinae					
<i>Porichthys notatus</i>	34 LS (7)	Intermareal hasta 303 (7)	Demersal		
<i>P. myriaster</i>	43 LS (7)	Intermareal hasta 126 (7)	Demersal (7)		
Gasterosteiformes					
Syngnathinae					
<i>Syngathus</i> sp					
Perciformes					
Carangidae					
<i>Trachurus symmetricus</i>	80 LT (9)	0-400 (9)	Pelágico costero y oceánico (8,9)	Sureste de Alaska hasta el sur de Baja California; incluyendo al Golfo de California (9)	Cardúmenes grandes; los juveniles permanecen agrupados en bosques de kelps o en muelles (9)
Gerridae					
<i>Eucinostomus dowi</i>	20 LT (9)		Demersal; Fondos arenosos (9)	Golfo de California; Panamá-Perú (9)	Aguas someras (9)

Especie presa	Talla máxima (cm)	Intervalo de profundidad (m)	Preferencia de hábitat	Distribución	Características (abundancia, comportamiento)
PECES					
Sparidae					
<i>Pargus</i> sp	60 LT	Hasta 80 (9)	Aguas costeras (9)	Pacífico centro oriental (9)	
Scianidae					
<i>Micropogonias undulatus</i>	55 LT (8)	Hasta 100 (8)	Demersal (8)		
<i>Bardiella</i> sp	30 LT (9)		Zona de rompientes (9)		
<i>Umbrina</i> spp	51 LT (9)	Hasta 45 (9)	Aguas someras, fondos arenosos		
<i>Cynoscion</i> spp	60 LT (cm)		Aguas costeras, fondos arenosos (9)		
Trichiurinae					
<i>Trichiurus lepturus</i>	234 LT (9)	0-589; usualmente 100-300 (9)	Bentopelágico; fondos fangosos (9)	California hasta Perú	Forman cardúmenes segregados entre adultos y juveniles; presentan migración en la columna opuesta entre estadios ontogénicos (9)
Pleuronectiformes					
Paralichthidae					
<i>Citharichthys xanthurus</i>	25 LT (9)	2-210 (9)	Demersal; fondos arenosos (9)	Bahía de Monterey, California hasta Costa Rica (9)	
<i>Etropus crossotus</i>	20 LT (9)	0-65; promedio 0-30 (9)	Demersal; fondos fangosos (9)	Pacífico Este; Baja California hasta Perú (9)	
(1) (Hendrickx, 1999a) (4) (Hendrickx, 1999) (2) (Hendrickx, 1999b) (5) (Fischer et al., 1995b) (3) (Hendrickx, 1999c) (6) (Campos, 1989)					
(7) (Fischer et al., 1995c) (8) (Fischer et al., 1995a) (9) www.fishbase.org					

APÉNDICE IX

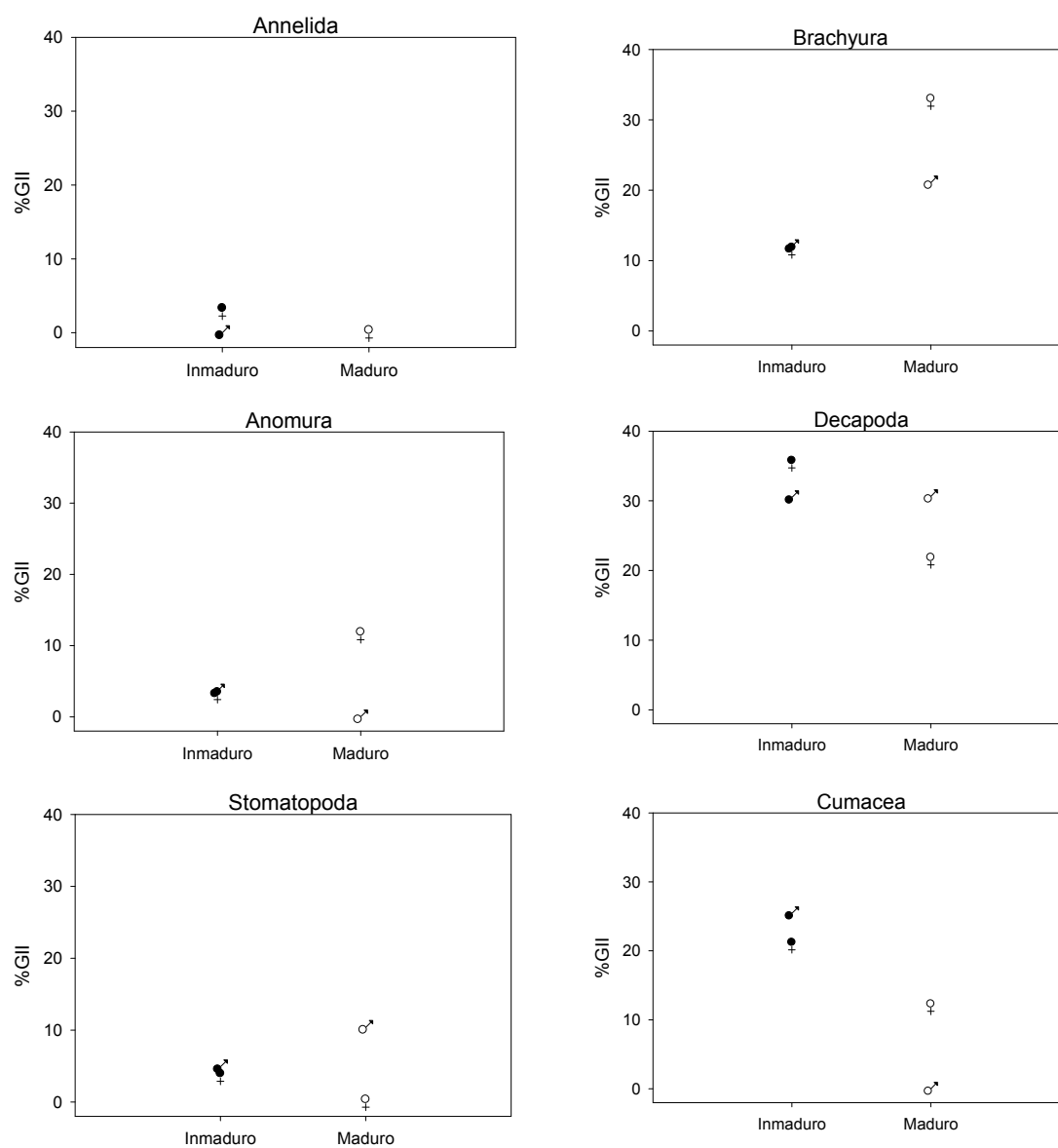
Tabla de las categorías taxonómicas de presas para cada especie, entre paréntesis el número de categorías.

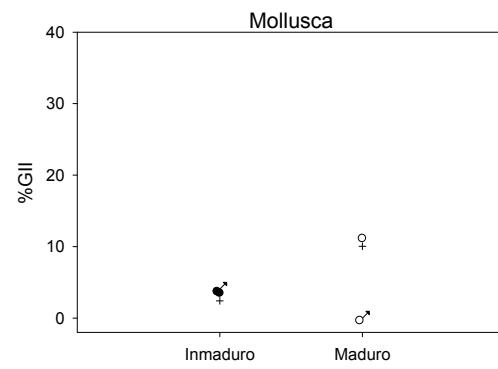
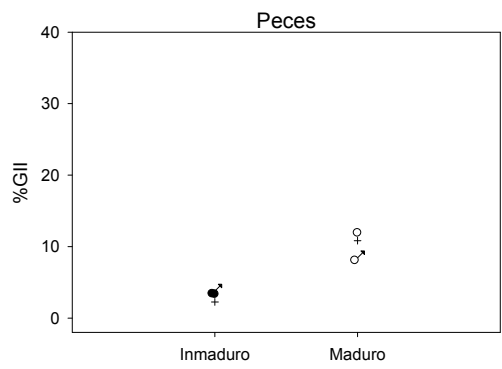
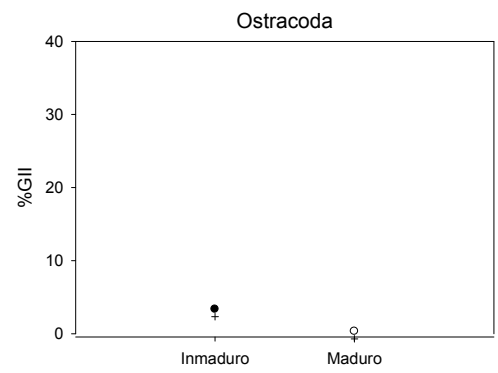
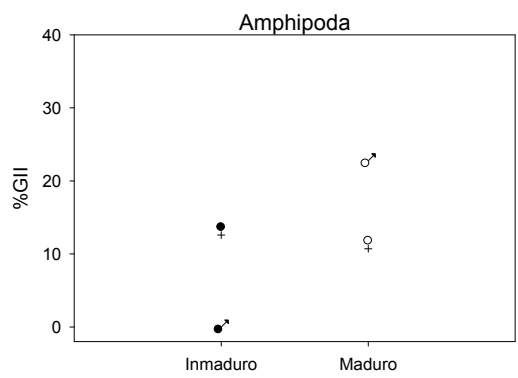
Categorías taxonómicas de presas	ESPECIES ANALIZADAS				
	<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	<i>Urobatis halleri</i>	<i>Urotrygon aspidura</i>	<i>Urotrygon chilensis</i>	<i>Urotrygon rogersi</i>
	Annelidae	Scoleida Eunicida Spionida Phyllodocida Terebellidae Poliquetos No Identificados	Eunicida Phyllodocida	Scoleida Eunicida Phyllodocida Poliquetos No Identificados	Scoleida Eunicida Phyllodocida Poliquetos No Identificados
	Molusca	Molusca			
	Ostracoda Amphipoda Cumacea	Amphipoda Myscidacea	Amphipoda Cumacea	Amphipoda Cumacea	Cumacea Myscidacea
	Decapoda Stomatopoda Anomura Brachyura Crustaceos No identificados	Decapoda Stomatopoda Brachyura	Decapoda Stomatopoda Brachyura	 Brachyura	Stomatopoda Brachyura
	Peces	Myctophidae	Peces	Peces	Myctophidae
	(11)	(13)	(8)	(8)	(9)

PRESAS/ESPECIES	RG		UH		UA		UC		UR	
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M
Cumacea										
Cumacea	x	x					x	x		x
Decapoda										
Caridea	x	x			x	x				
Alpheidae										
<i>Alpheus sp</i>				x						
Penaeoidea					x	x				
Solenoceridae										
<i>Solenocera mutator</i>	x	x								
Sycionidae	x	x								
<i>Syciona sp</i>			x	x						
Anomura										
Albuneidae	x									
Hippidae	x	x								
Brachyura										
Cancridae	x	x								
Grapsidae	x	x	x	x	x	x	x	x		
Portunidae							x	x	x	x
Portunidae	x	x	x	x						
<i>Arenaeus mexicanus</i>	x	x	x	x						
<i>Callinectes bellicosus</i>	x	x								
Dromiidae							x	x		
Dynomenidae		x								
Leucosiidae			x	x						
Pinnotheridae										
<i>Pinnotheres</i>	x	x								
Xanthidae	x	x								
Cangrejos No identificados	x	x								
Stomatopoda										x
Squillidae	x	x	x	x						
<i>Squilla sp</i>					x	x				
<i>Squilla mantoidea</i>					x	x				
Crustaceos No identificados		x								
PECES										
Myctophidae					x		x	x	x	
Peces no identificados	x	x								

APÉNDICE XI

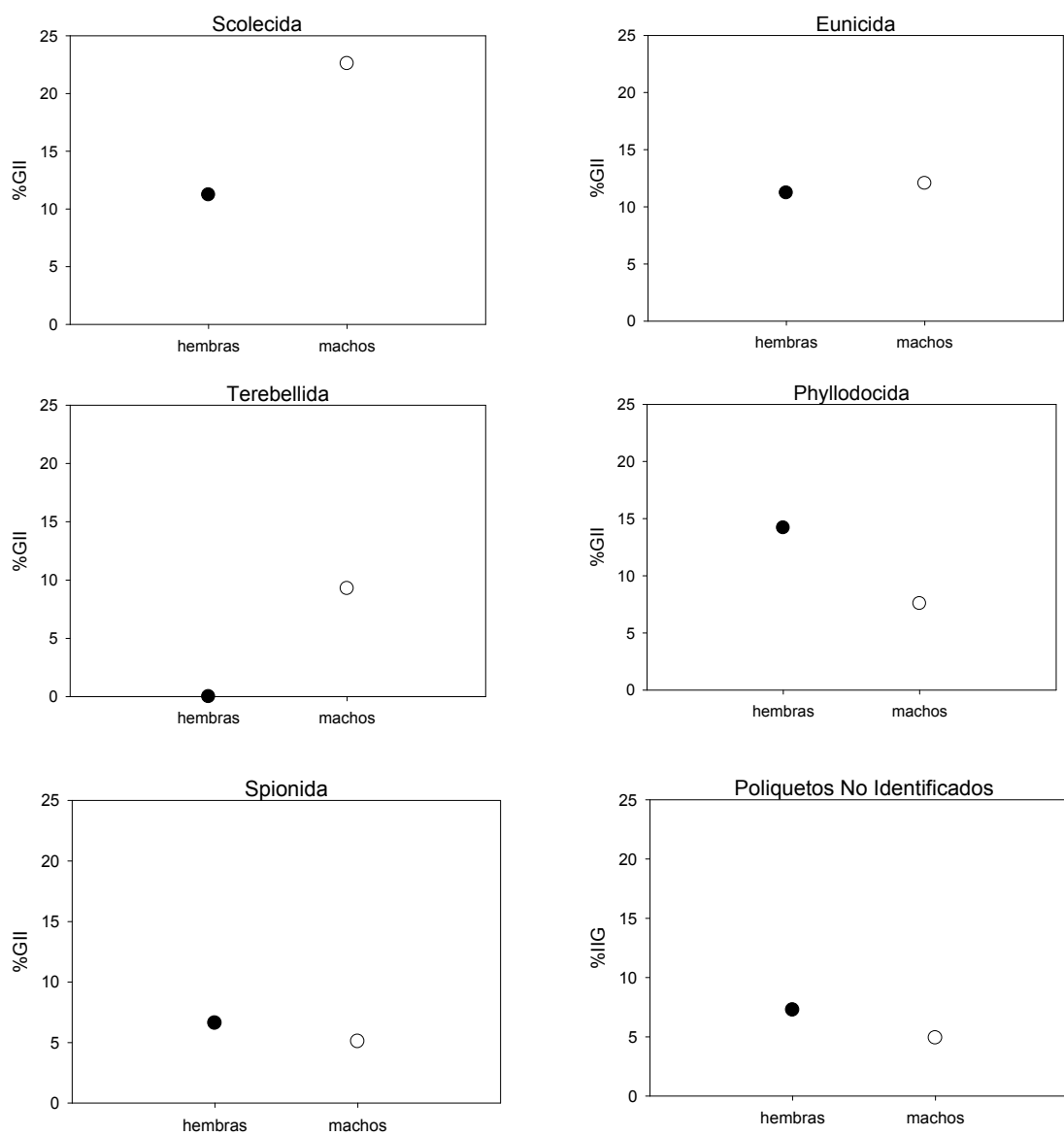
Variación en la proporción de consumo de *Rhinobatos glaucostigma* por sexo y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas principales (♀ = hembras; ♂ = machos)

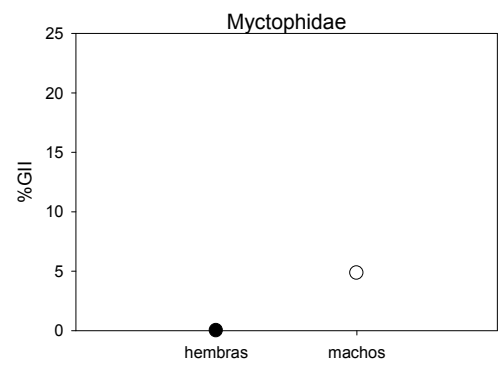
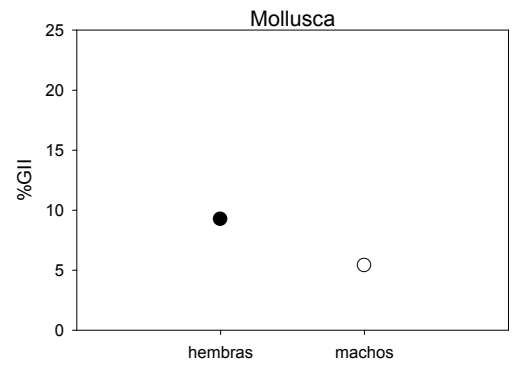
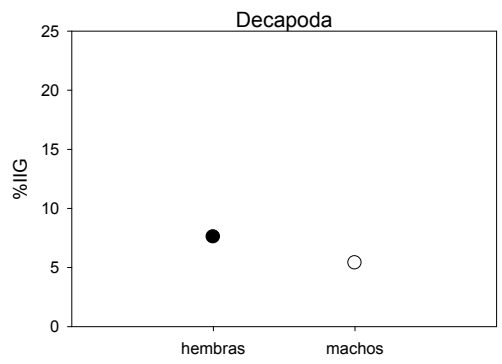
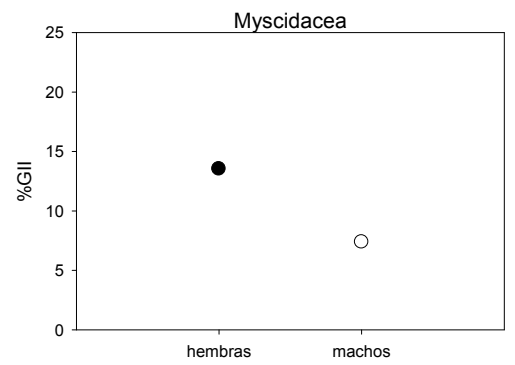
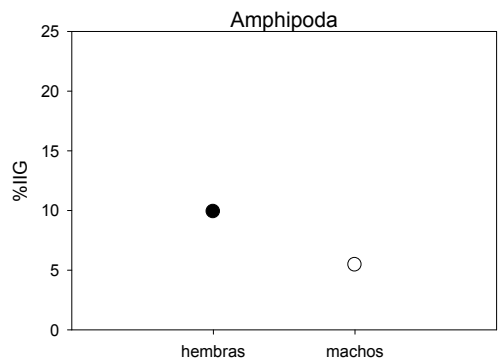
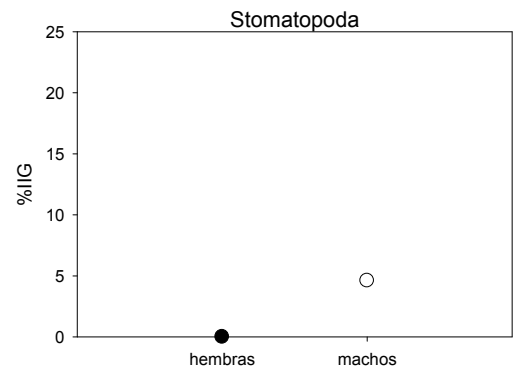
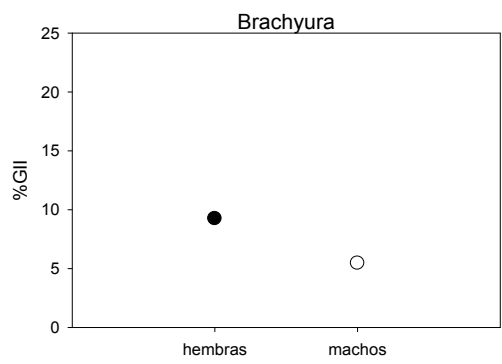




APÉNDICE XII

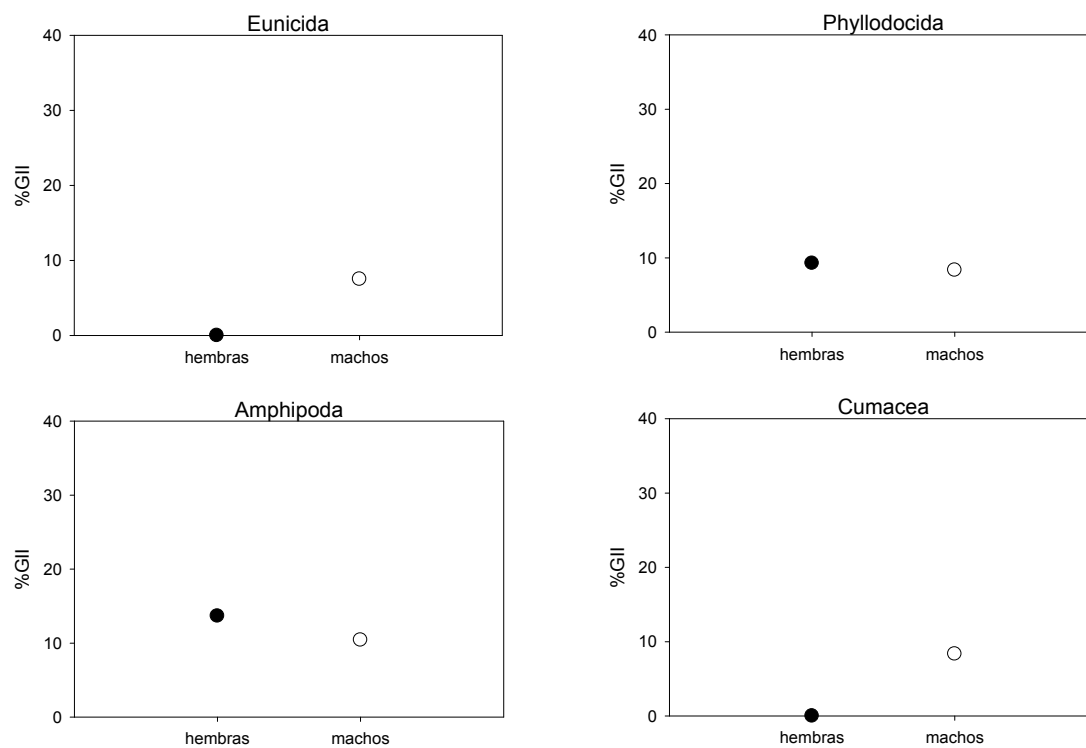
Variación en la proporción de consumo de *Urobatris halleri* por sexos para las categorías taxonómicas de presas.

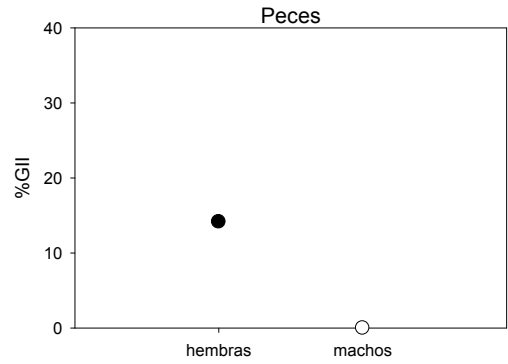
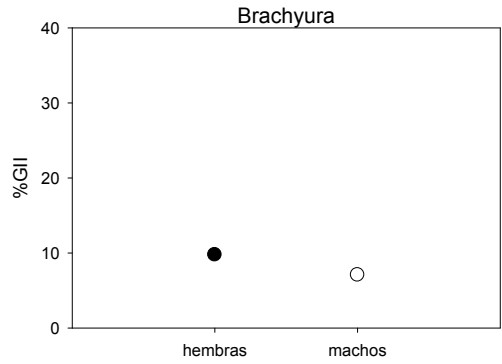
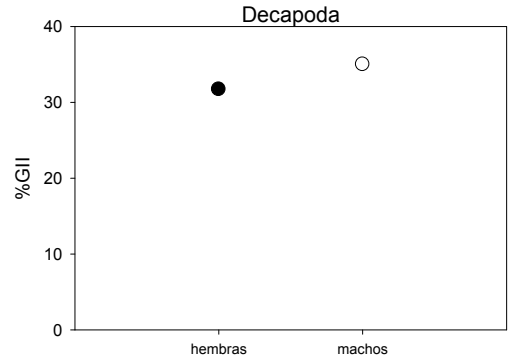
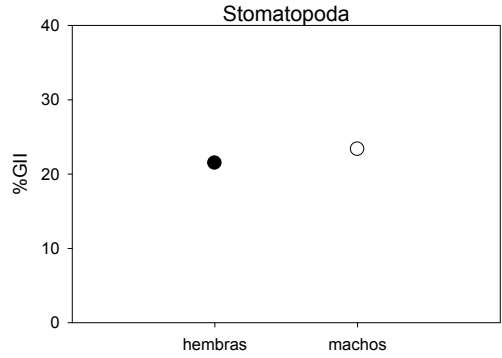




APÉNDICE XIII

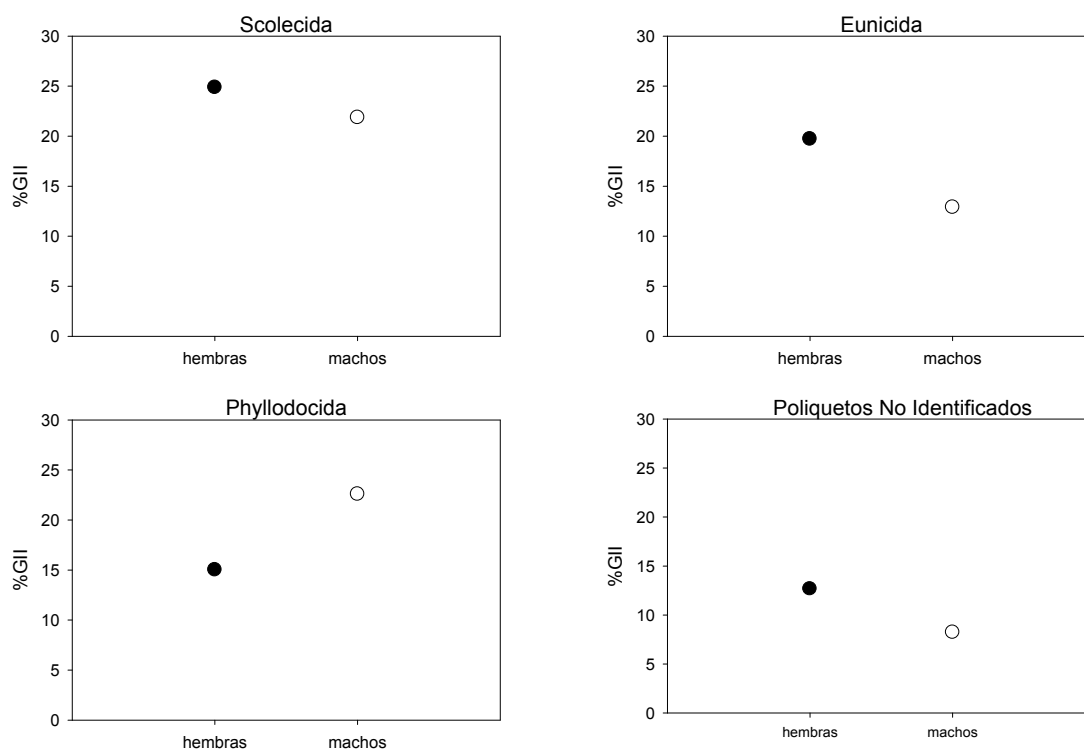
Variación en la proporción de consumo de *Urotrygon aspidura* por sexos en las categorías taxonómicas de presas.

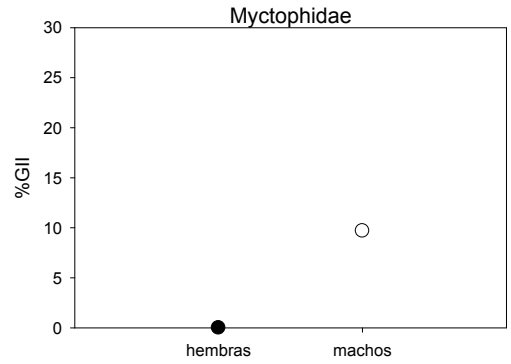
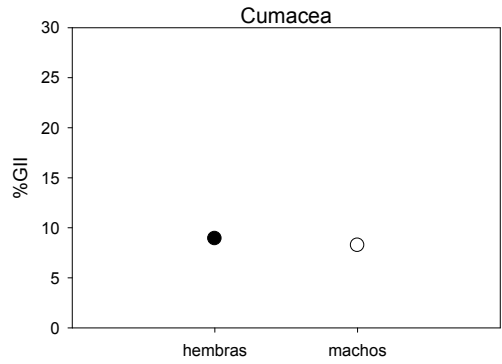
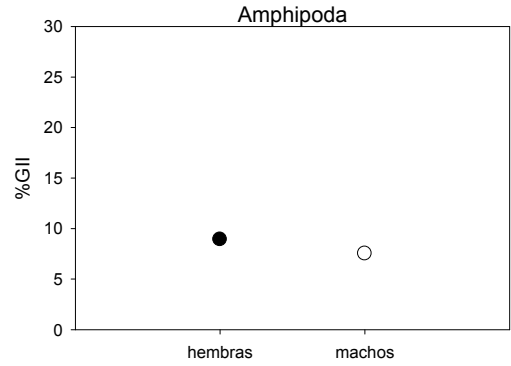
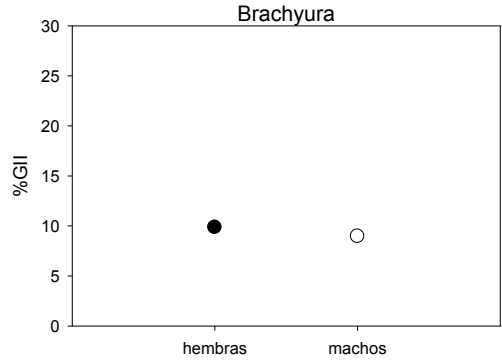




APÉNDICE XIV

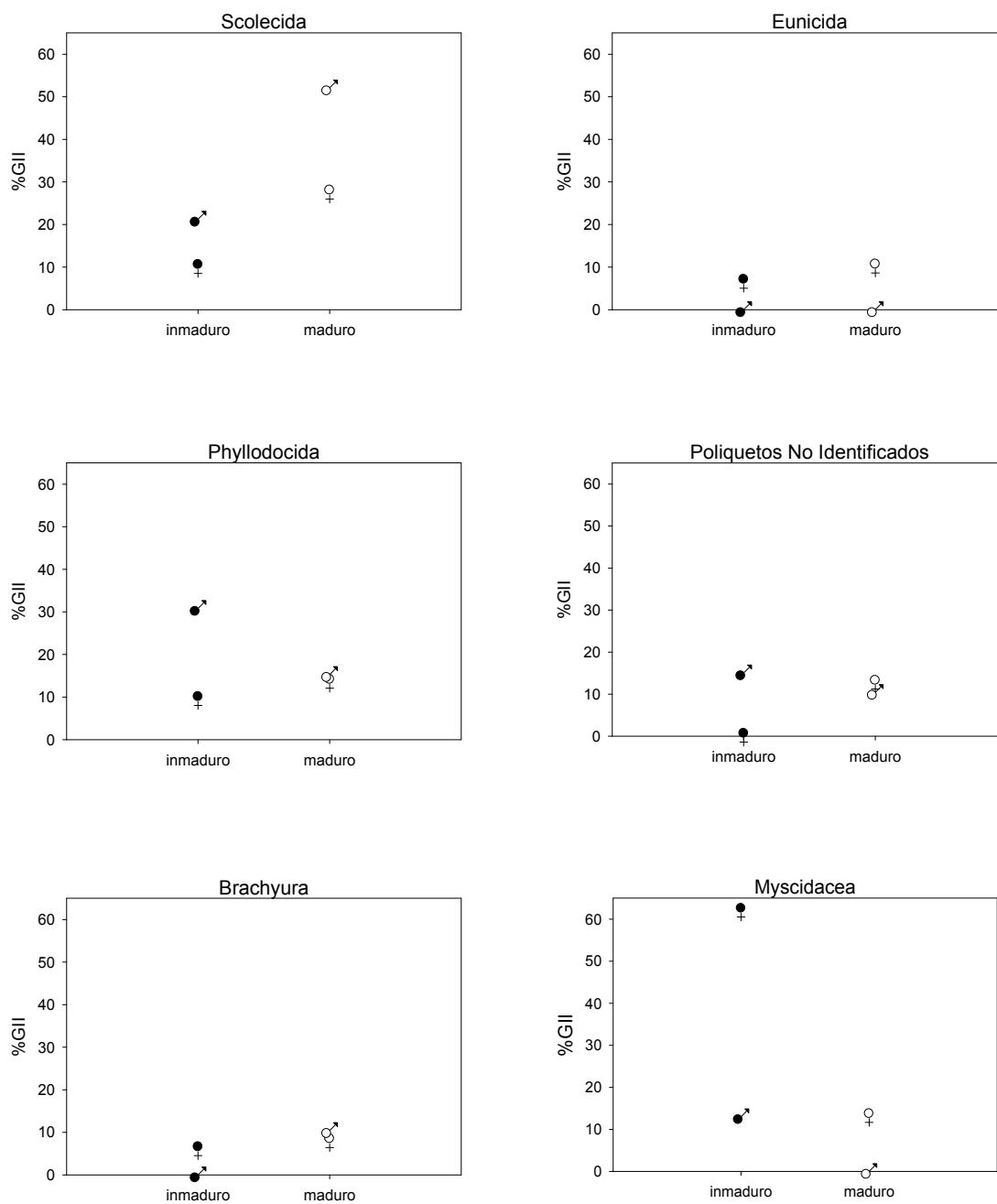
Variación en la proporción de consumo de *Urotrygon chilensis* por sexos por categorías taxonómicas de presas principales

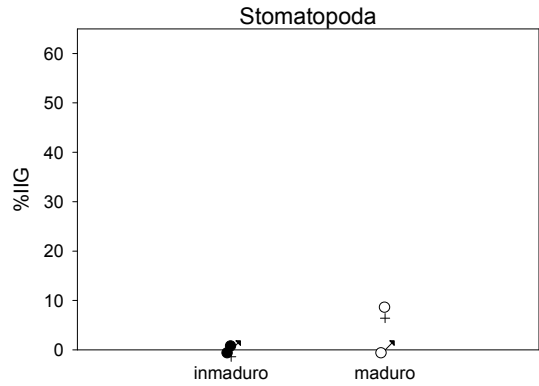
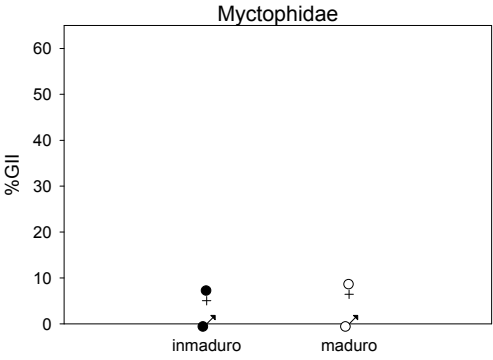
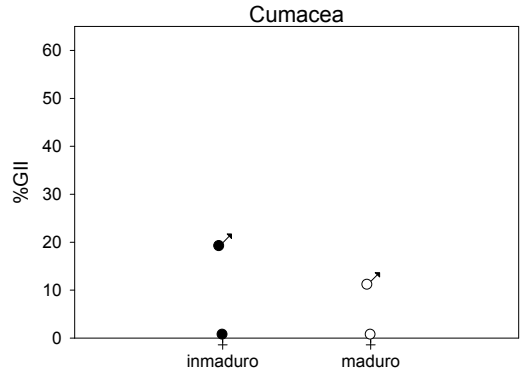




APÉNDICE XV

Variación en la proporción de consumo de *Urotrygon rogersi* por sexos y estadio de madurez para las categorías taxonómicas de presas principales. (♀ = hembras; ♂ = machos)





APÉNDICE XVI

Variación en la proporción de consumo por categorías taxonómicas de presas de las especies respecto al índice de importancia geométrico (%IG). (RG= *Rhinobatos glaucostigma*, UH= *Urobatis halleri*, UA= *Urotrygon aspidura*, UC= *Urotrygon chilensis*, UR= *Urotrygon rogersi*).

