

Diet composition of batoids on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, Mexico

Composición trófica de batoideos en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa, México

JA Navarro-González¹, J Bohórquez-Herrera^{1,2}, AF Navia^{1,2}, VH Cruz-Escalona^{1*}

¹ Departamento de Pesquerías y Biología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Colonia Playa Palo de Santa Rita, Apartado postal 592, CP 23096 La Paz, Baja California Sur, México.

² Fundación Colombiana para la Investigación y Conservación de Tiburones y Rayas, SQUALUS, Carrera 79 #6-37, Cali, Colombia.

* Corresponding author. E-mail: vescalon@ipn.mx, vicreshu@gmail.com

ABSTRACT. Since elasmobranchs are frequently apex predators in marine ecosystems, information on their diet is essential for understanding trophic relationships in these systems. Trophic similarity between six batoid species (*Rhinoptera steindachneri*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Dasyatis dipterura*, *Urotrygon aspidura*, *U. nana*, and *U. rogersi*) was examined by analyzing the stomach contents of 140 individuals. Specimens were caught by the commercial shrimp fishery in the central Mexican Pacific. In total, 88.6% of the stomachs were completely to partially full, allowing the identification of 77 types of prey. The primary dietary components were crustaceans, followed by annelids and mollusks. Values of diet breadth for the six species indicated low diversity in prey items. Diet similarity suggested two trophic guilds: *R. glaucostigma*, *U. nana*, and *U. aspidura* belong to the cancritrophic guild ($P < 0.05$) and *U. rogersi* and *D. dipterura* to the annelid-crustacean guild. *Rhinoptera steindachneri* showed no evident pattern of association (feeding primarily on ophiuroids). In light of these results, we argue that a distribution of alimentary resources (niche partitioning) between the six species favors their coexistence.

Key words: rays, feeding habits, guitarfish, trophic overlap.

RESUMEN. Dado que los elasmobranquios son frecuentemente depredadores tope en los ecosistemas marinos, la información sobre su dieta es esencial para entender las relaciones tróficas en estos sistemas. La similitud trófica entre seis especies de batoideos (*Rhinoptera steindachneri*, *Rhinobatos glaucostigma*, *Dasyatis dipterura*, *Urotrygon aspidura*, *U. nana* y *U. rogersi*) fue examinada por medio del análisis de contenidos estomacales de 140 individuos. Los especímenes fueron capturados en la pesquería comercial de camarón en el Pacífico central mexicano. En total, el 88.6% de los estómagos analizados estaban parcial o completamente llenos, permitiendo la identificación de 77 tipos de presa. Los principales componentes en la dieta fueron los crustáceos, seguidos por anélidos y moluscos. Los valores de amplitud de dieta en las seis especies indicaron baja diversidad en los ítems presa. El análisis de similitud de dietas sugirió dos grupos funcionales: *R. glaucostigma*, *U. nana* y *U. aspidura* pertenecen al grupo “cancritrófico” ($P < 0.05$) y *U. rogersi* y *D. dipterura* al grupo de anélidos y crustáceos. Para *R. steindachneri* no hubo un patrón evidente de asociación (se alimenta principalmente de ofiuros). Con base en estos resultados, se argumenta que la distribución de recursos alimenticios (partición del nicho) entre las seis especies favorece su coexistencia.

Palabras clave: rayas, hábitos alimentarios, pez guitarra, superposición trófica.

INTRODUCTION

Interspecific relationships within ecosystems and their impact on the dynamics and stability of those species are questions of particular interest in studies of trophic networks (Pimm 2002, De Ruiter *et al.* 2005). In such studies, sharks and rays are considered species with considerable ecological importance because of their role as predators (Myers *et al.* 2007, Heithaus *et al.* 2008, Navia *et al.* 2010). Because of their potential importance, several authors have highlighted the need to quantify and describe in detail the diets of different species of cartilaginous fish (Wetherbee and Cortés 2004).

INTRODUCCIÓN

Las relaciones inter-específicas dentro de los ecosistemas y su impacto sobre la dinámica y estabilidad de las especies han sido un tema central de estudio en redes tróficas (Pimm 2002, De Ruiter *et al.* 2005). En estos estudios, los tiburones y rayas son considerados especies de alto valor ecológico debido a su función como depredadores (Myers *et al.* 2007, Heithaus *et al.* 2008, Navia *et al.* 2010). Debido a su importancia potencial, varios autores han destacado la necesidad de cuantificar y describir de manera detallada la dieta de diferentes especies de peces cartilagosos (Wetherbee y Cortés 2004).

In general, most batoids are benthic predators that consume a wide range of prey found near the sea floor, with invertebrates being the most important food component for many species (e.g., Smith and Merriner 1985, Ellis *et al.* 1996, Almeida *et al.* 2000, Skjaeraasen and Bergstad 2000, Muto *et al.* 2001, Ismen 2003, Bizzarro 2005, Scenna *et al.* 2006, Bornatowski *et al.* 2010, Navia *et al.* 2011). However, for some species of batoids (Rajoidei), teleosts compose the primary food source (Orlov 1998, Koen-Alonso *et al.* 2001, Morato *et al.* 2003, Dolgov 2005).

Few studies have focused on the diets and trophic ecology of batoids inhabiting the Mexican Pacific continental shelf (i.e., Valadez-González 2000, 2001, 2007; Valadez-González *et al.* 2001; Flores-Ortega *et al.* 2011). They describe the diets of several species of batoids along the continental shelf off Jalisco and Colima, Mexico, noting that stomatopods and decapods are the most important components of the alimentary spectrum of *Rhinobatos glaucostigma*, *Urobatis halleri*, *Urotrygon munda*, and *U. rogersi*. In addition, polychaetes have been reported as the primary prey of *Narcine entemedor*, while anomurans, amphipods, brachyurans, and fish compose only a minor portion of their diet (Valadez-González 2007). Regarding the dietary overlap of sympatric species, Bizzarro and Cailliet (2004) report a low level of similarity in the diets of *Rhinobatos productus*, *Dasyatis dipterura*, and *Rhinoptera steindachneri* in Almejas Bay, Baja California (Mexico), because each species primarily feeds on different species of crustaceans, mollusks, and teleosts.

The goal of this study was to describe and analyze the feeding habits and dietary similarities of six batoids from the continental shelf off Nayarit and Sinaloa (central Mexican Pacific).

MATERIAL AND METHODS

The samples were collected from the commercial shrimp trawling fishery operating on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, Mexico (fig. 1), from September 2006 to March 2007. Fishing occurred between 2 and 36 km from the coast, at depths of 10 to 76 m. The captured batoids were identified, measured (total length and disk width), and eviscerated, conserving the frozen stomachs for subsequent laboratory analysis. Next, each stomach was opened and the prey counted, weighed, and identified to the lowest taxonomic level possible.

We calculated the vacuity index (%V) as the percentage of empty stomachs in the whole sample of stomachs. A stomach was considered to be empty when it only contained a small amount of digested and unidentified material, sediment or parasite specimens. Diets were quantified using three numerical indices: (1) percentage by number (%N), relating the number of individuals of a given prey (*i*) identified in stomachs to the total number of prey in all of the stomachs with contents; (2) percentage by weight (%W), relating the

En general, la mayoría de los batoideos son depredadores bentónicos que consumen una amplia gama de presas asociadas a los fondos marinos, y los invertebrados son el componente alimentario más importante para muchas especies (e.g., Smith y Merriner 1985, Ellis *et al.* 1996, Almeida *et al.* 2000, Skjaeraasen y Bergstad 2000, Muto *et al.* 2001, Ismen 2003, Bizzarro 2005, Scenna *et al.* 2006, Bornatowski *et al.* 2010, Navia *et al.* 2011). Sin embargo, para algunas especies de batoideos (Rajoidei), los teleósteos constituyen la principal fuente de alimento (Orlov 1998, Koen-Alonso *et al.* 2001, Morato *et al.* 2003, Dolgov 2005).

Pocos trabajos se han enfocado al estudio de la dieta y ecología trófica de los batoideos encontrados en la plataforma continental frente al Pacífico mexicano (i.e., Valadez-González 2000, 2001, 2007; Valadez-González *et al.* 2001, Flores-Ortega *et al.* 2011). En estos trabajos se describe la dieta de varias especies de batoideos de la plataforma continental frente a Jalisco y Colima, México, señalando que los estomatópodos y decápodos son los componentes más importantes en el espectro alimentario de *Rhinobatos glaucostigma*, *Urobatis halleri*, *Urotrygon munda* y *U. rogersi*. Asimismo, los poliquetos han sido documentados como la presa principal de *Narcine entemedor*, mientras que los anomuros, anfípodos, braquiuros y peces hacen parte minoritaria de la dieta de esta especie (Valadez-González 2007). Con respecto a la superposición alimentaria de especies simpátricas, Bizzarro y Cailliet (2004) registran un nivel bajo de similitud entre las dietas de *Rhinobatos productus*, *Dasyatis dipterura* y *Rhinoptera steindachneri* en bahía Almejas, Baja California (México), debido a que cada especie se alimenta principalmente de diferentes especies de crustáceos, moluscos y teleósteos.

Los objetivos del presente estudio fueron describir y analizar los hábitos alimentarios y la similitud alimentaria de seis especies de batoideos presentes en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa (Pacífico central mexicano).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras fueron recolectadas en la pesquería de arrastre comercial de camarón, en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa, México (fig. 1), de septiembre de 2006 a marzo de 2007. La pesquería se realizó entre 2 y 36 km de distancia de la costa, a profundidades de 10 a 76 m. Los batoideos capturados se identificaron, midieron (longitud total y amplitud del disco) y evisceraron; el estómago se conservó congelado para su posterior análisis en el laboratorio. A continuación, cada estómago fue abierto y las presas fueron contadas, pesadas e identificadas al nivel taxonómico más bajo posible.

Se calculó el índice de vacuidad (%V) como el porcentaje de estómagos vacíos dentro de la muestra total de estómagos. Cuando un estómago contenía sólo una pequeña cantidad de materia digerida no identificada, sedimento o parásitos, fue considerado como vacío. La dieta fue cuantificada mediante

weight of all the individuals of prey *i* to the total weight of all of the prey in the stomachs with contents; and (3) percentage frequency of occurrence (%O), relating the number of stomachs with prey *i* to the number of stomachs with contents.

In order to facilitate the comparison, we also calculated the index of relative importance (IRI) to evaluate the importance of each type of prey. The IRI was calculated as the sum of all of the numerical and gravimetric indices for a given prey type, multiplied by its frequency of occurrence (Pinkas *et al.* 1971, Hyslop 1980). This index was standardized as the percentage of the index of relative importance (%IRI). Following the criteria proposed by Cortés (1997), the feeding strategy was analyzed plotting the trophic data in three dimensions in terms of %N, %W, and %O.

The breadth of the trophic niche was calculated using the %IRI values in Levin's standardized index. This index ranges from 0 to 1, where the values closest to 0 indicate a specialized diet and those closest to 1 represent a generalized diet (Krebs 1999).

To determine the similarity between the diets of different species in the study area, we used arcsine transformed %IRI values to calculate a Bray-Curtis similarity index (Wolda 1981). Cluster analysis was performed on the matrix of similarity indices using the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA), which eliminates the biases

la aplicación de tres índices numéricos: 1) porcentaje en número (%N), que relaciona el número de individuos de la presa *i* encontrados en los estómagos con el número total de presas de todos los estómagos con contenido; 2) porcentaje en peso (%P), que relaciona el peso de todos los individuos de la presa *i* con el peso total de todas las presas en los estómagos con contenido; y 3) porcentaje de frecuencia de aparición (%FA), que relaciona el número de estómagos que presentaron la presa *i* con el número de estómagos con contenido estomacal.

Con fines de comparación, se calculó el índice de importancia relativa (IIR) para evaluar la importancia de cada tipo presa. El IIR fue calculado como la suma de los índices numérico y gravimétrico, multiplicándolo por su frecuencia de aparición (Pinkas *et al.* 1971, Hyslop 1980). Este índice fue estandarizado a porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR). Siguiendo el criterio que propone Cortés (1997), la estrategia alimentaria fue analizada graficando la información trófica en términos de %N, %P y % FA en un plano de tres dimensiones.

La amplitud de nicho trófico se calculó con el índice estandarizado de Levin empleando los valores del %IIR. Este índice varía entre 0 y 1, donde valores cercanos a 0 indican una dieta especializada y valores cercanos a 1 representan una dieta generalizada (Krebs 1999).

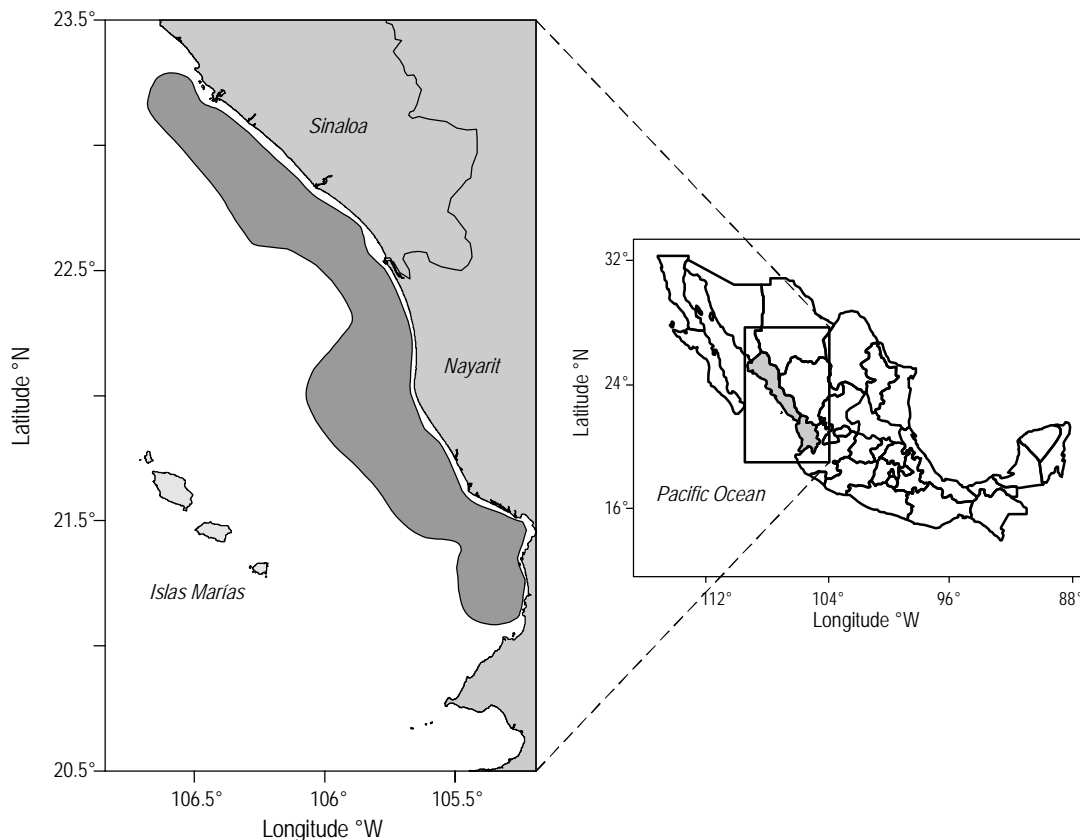


Figure 1. Study area (shaded area) on the continental shelf off Sinaloa and Nayarit (Mexican Pacific).

Figura 1. Área de estudio (área sombreada) sobre la plataforma continental frente a Sinaloa y Nayarit (Pacífico mexicano).

introduced by simple or complete joining methods (Krebs 1999). In order to identify diet similarities and the statistical significance, we used BOOTCLUS (McKenna 2003), a software that produces a re-sampling of the observed similarity values (1000 iterations) for each of the branches of the dendrogram. If the observed similarity values were greater than 95% of the simulated values, they were considered statistically significant (McKenna 2003).

RESULTS

A total of 140 specimens of six batoid species were analyzed: *Rhinobatos glaucostigma*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon nana*, *Urotrygon rogersi*, *Dasyatis dipterura*, and *Rhinoptera steindachneri* (table 1). Of these, 88.6% ($n = 124$) had stomach contents.

Feeding strategy

Rhinoptera steindachneri

A total of 48 individuals were analyzed, of which 71% (38 stomachs) contained food; 31 different prey species were identified from five taxonomic groups (table 2). On the basis of %N, %W, and %O, the ophiuroid *Ophioneris annulata* was the most important prey species (fig. 2), followed by other mollusks and teleosts. For %IRI, *O. annulata* was also the most important alimentary component (table 2).

Rhinobatos glaucostigma

All 24 of the stomachs inspected included stomach contents. A total of 38 prey species were identified (table 2). Crustaceans were the most important food component, followed by mollusks. *Ambidexter* spp. were the most common (%O = 33.3%), and made the greatest contribution in terms of number (%N = 44.9%), weight (%W = 16%), and IRI (%IRI = 47%). *Sycionia* spp. were the second most important in terms of IRI (%IRI = 33.2%), and the percentage values for weight (%W = 30.6%), number (%N = 26.6%), and frequency of occurrence (%O = 25%) (fig. 2).

Para determinar la similitud entre las dietas de las especies en el área de estudio, se empleó el índice de similitud de Bray-Curtis, usando los valores del %IIR transformados a arcoseno (Wolda 1981). El análisis de agrupación se realizó mediante el método de grupos pares con media aritmética (UPGMA, por sus siglas en inglés), que elimina los sesgos introducidos por los métodos de unión simple o completa (Krebs 1999). Con el fin de identificar la similitud entre las dietas y la significación estadística, se usó el software BOOTCLUS (McKenna 2003), que produce un remuestreo de los valores de similitud observados (1000 iteraciones) para cada una de las ramas del dendrograma. Si los valores de similitud observados fueron mayores que el 95% de los valores simulados, se consideraron estadísticamente significativos (McKenna 2003).

RESULTADOS

Se analizaron un total de 140 especímenes pertenecientes a seis especies de batoideos: *Rhinobatos glaucostigma*, *Urotrygon aspidura*, *Urotrygon nana*, *Urotrygon rogersi*, *Dasyatis dipterura* y *Rhinoptera steindachneri* (tabla 1). De estas especies, el 88.6% ($n = 124$) presentaron contenido estomacal.

Estrategia alimentaria

Rhinoptera steindachneri

Se analizaron 48 individuos, de los cuales el 71% (38 estómagos) presentó alimento, identificándose 31 presas diferentes agrupadas en cinco grupos taxonómicos (tabla 2). A partir del %N, %P, y %FA, el ofiuo *Ophioneris annulata* fue la especie presa más importante (fig. 2), seguida por otros moluscos y teleósteos. Para el %IIR, *O. annulata* fue también el componente alimentario más importante (tabla 2).

Rhinobatos glaucostigma

Los 24 estómagos analizados presentaron contenido estomacal. Se identificaron 38 especies presa (tabla 2). Los

Table 1. Number of specimens of each species analyzed, and its maximum (MAX), minimum (MIN) and average (AVG) sizes (DW: disc width, TL: total length, SD: standard deviation).

Tabla 1. Número de especímenes analizados para cada especie, así como su talla máxima (MAX), mínima (MIN) y promedio (AVG) (DW: amplitud de disco, TL: longitud total, SD: desviación estándar).

Species	<i>n</i>	Measure	MAX (mm)	MIN (mm)	AVG ± SD (mm)
<i>Rhinoptera steindachneri</i> Evermann and Jenkins 1891	48	DW	516	285	432 ± 41
<i>Rhinobatos glaucostigma</i> Jordan and Gilbert 1883	24	TL	620	253	334 ± 152
<i>Dasyatis dipterura</i> (Jordan and Gilbert 1880)	9	DW	440	242	312 ± 74
<i>Urotrygon aspidura</i> (Jordan and Gilbert 1882)	13	TL	412	160	259 ± 88
<i>Urotrygon nana</i> Miyake and McEachran 1988	12	TL	205	105	158 ± 42
<i>Urotrygon rogersi</i> (Jordan and Starks 1895)	34	TL	358	303	339 ± 16

Table 2. Percent number (%N), percent weight (%W), percent frequency of occurrence (%O), and percent index of relative importance (%IRI) for prey species from the stomach contents of six batoid species.

Table 2. Porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%W), porcentaje en frecuencia de aparición (%O) y porcentaje del índice de importancia relativa (%IRI) para las especies presa de los contenidos estomacales de las seis especies de batoides.

Prey category	<i>Rhinoptera steindachneri</i>				<i>Rhinobatos glaucostigma</i>				<i>Dasyatis dipterura</i>			
	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI
Annelida	2.12	5.86	42.10	0.75	0.31	0.03	4.17	0.03	22.64	34.00	62.50	22.77
Capitellidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.66	10.00	12.50	4.99
Onuphidae	0.09	0.04	5.26	0.01	0.31	0.03	4.17	0.03	0.94	10.00	12.50	3.49
<i>Diopatra</i> spp.	0.27	0.01	2.63	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	13.21	2.00	12.50	4.84
<i>Hyalinoecia</i> spp.	1.04	5.67	2.63	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Annelida unidentified	0.72	0.14	31.58	0.44	0.00	0.00	0.00	0.00	2.83	12.00	25.00	9.45
Sipuncula	1.13	0.30	15.79	0.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea	3.61	2.63	78.95	1.21	96.57	99.68	250.00	99.50	71.11	64.85	196.88	73.95
Stomatopoda												
Squillidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.05	15.63	0.33
<i>Squilla</i> spp.	0.05	0.01	2.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.83	0.05	12.50	0.92
<i>Squilla bigelowi</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.03	4.17	0.02	20.75	33.50	25.00	34.57
<i>Squilla manioidea</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.55	0.55	25.00	5.16
<i>Meiosquilla dawsoni</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Decapoda												
Penaeidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	3.56	8.33	0.75	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Sicyonia</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	26.64	30.62	25.00	33.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Sicyonia laevigata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	1.25	0.03	4.17	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Sicyonia ingentis</i>	0.05	0.01	2.63	0.00	1.87	0.61	12.50	0.73	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Sicyonia disdorsalis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47	16.78	4.17	1.67	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Sicyonia picta</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.85	4.17	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Solenocera</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	3.58	9.18	20.83	6.16	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Solenocera agassizi</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.78	6.48	4.17	0.70	0.00	0.00	0.00	0.00
Palaemonidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.83	0.50	12.50	1.06
Ogyrididae	0.09	0.01	2.63	0.00	0.31	0.03	4.17	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00
Processidae	0.14	0.01	2.63	0.01	1.25	0.05	12.50	0.39	2.83	0.05	12.50	0.92
<i>Ambidexter</i> spp.	0.14	0.13	5.26	0.02	44.86	15.96	33.33	46.99	5.66	5.50	12.50	3.56
<i>Processa</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.03	4.17	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00

Prey category	<i>Rhinoptera steindachneri</i>				<i>Rhinobatos glaucostigma</i>				<i>Dasyatis dipterura</i>			
	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI
<i>Upogebia</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	14.15	10.00	12.50	7.69
Decapoda unidentified	0.90	1.75	28.95	0.62	3.27	4.08	16.67	1.54	12.26	14.60	50.00	19.34
Brachyura												
<i>Cryptosoma bairdii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Portunidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.29	4.17	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Arenaeus mexicanus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	4.42	4.17	0.46	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Portunus</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.91	8.33	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Portunus xantusii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	1.18	4.17	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Callinectes exasperatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Majidae	0.05	0.01	2.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Brachyura unidentified	0.00	0.00	0.00	0.00	0.93	4.18	12.50	1.48	1.24	0.05	18.75	0.41
Crustacea larvae stage												
Megalops	0.05	0.01	2.63	0.00	0.47	0.06	8.33	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
Zoea	0.05	0.01	2.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mysis	1.81	0.61	13.16	0.52	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacean stages unidentified	0.09	0.02	5.26	0.01	0.16	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Isopoda												
<i>Limnoria</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Amphipoda												
<i>Ampelisca</i> spp.	0.05	0.01	2.63	0.00	7.63	0.18	25.00	4.52	0.00	0.00	0.00	0.00
Corophiidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.03	4.17	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00
Amphipoda unidentified	0.18	0.02	5.26	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mollusca	6.45	20.10	47.37	4.07	2.49	0.18	33.33	0.29	6.25	1.15	75.00	3.28
Bivalvia												
<i>Nuculana (Saccella) elenensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.03	4.17	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Barbatia</i> spp.	0.18	0.01	2.63	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Argopecten ventricosus</i>	0.05	0.59	2.63	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Laevicardium elatum</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Chione</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.62	0.03	4.17	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00
Bivalvia unidentified	0.45	19.32	26.32	3.53	0.31	0.00	8.33	0.06	1.89	1.00	25.00	1.84

Prey category	<i>Rhinoptera steindachneri</i>				<i>Rhinobatos glaucostigma</i>				<i>Dasyatis dipterura</i>			
	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI
Gastropoda												
Turbinidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Cyclostremiscus panamensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.24	0.05	18.75	0.41
Naticidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.78	0.03	4.17	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Fusinus</i> spp.	1.35	0.02	5.26	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	1.24	0.05	18.75	0.41
Olividae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Cancellaria microsoma</i>	0.05	0.01	2.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Terebra iola</i>	4.24	0.13	5.26	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Knefastia tuberculifera</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.89	0.05	12.50	0.62
Gastropoda unidentified	0.14	0.01	2.63	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Echinodermata	84.48	66.87	42.11	90.13	0.16	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Ophiuroidea	0.09	2.02	5.26	0.18	0.16	0.03	4.17	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ophionereis annulata</i>	84.39	64.85	36.84	89.95	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Teleostei	2.21	4.24	36.84	3.47	0.47	0.09	12.50	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Engraulis mordax</i>	0.05	0.24	2.63	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Teleostei unidentified	2.17	4.00	34.21	3.45	0.47	0.09	12.50	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00
Gastropoda												
<i>Squilla bigelowi</i>												
13.16	5.87	15.38	4.75	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Prey category	<i>Urotrygon aspidura</i>				<i>Urotrygon nana</i>				<i>Urotrygon rogersi</i>			
	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI
Annelida	0.00	0.00	0.00	0.00	10.27	9.77	66.67	10.15	46.07	68.91	106.31	67.08
Capitellidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.68	0.57	8.33	0.24	1.46	0.52	13.79	0.60
Onuphidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	15.79	34.12	37.93	41.29
<i>Diopatra</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	19.59	30.57	20.69	22.63
<i>Hyalinoecia</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.97	2.90	10.34	1.78
Lumbrineridae	0.00	0.00	0.00	0.00	2.05	0.57	8.33	0.51	0.29	0.13	3.45	0.03
<i>Lumbrineris</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.29	0.13	3.45	0.03
<i>Lumbrinerides</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.75	0.01	2.86	0.05
Annelida unidentified	0.00	0.00	0.00	0.00	7.53	8.62	50.00	9.39	2.92	0.53	13.79	0.67
Crustacea	100.00	100.00	169.23	100.00	87.67	60.34	233.33	83.66	53.05	30.70	158.62	32.76
Stomatopoda												
<i>Squilla bigelowi</i>												
13.16	5.87	15.38	4.75	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Prey category	<i>Urotrogon aspidura</i>				<i>Urotrogon nana</i>				<i>Urotrogon rogersi</i>			
	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI	%N	%W	%O	%IRI
Decapoda												
<i>Sicyonia</i> spp.	5.26	0.10	7.69	0.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	21.08	3.45	1.63
Solenoceridae	0.00	0.00	0.00	0.00	2.74	0.57	8.33	0.64	0.29	0.13	3.45	0.03
<i>Solenocera mutator</i>	2.63	0.10	7.69	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ogyrididae	0.00	0.00	0.00	0.00	1.37	1.15	16.67	0.98	2.05	0.66	17.24	1.02
Processidae	21.05	1.17	23.08	8.32	2.74	1.15	16.67	1.51	5.56	0.53	13.79	1.83
<i>Ambidexter</i> spp.	5.26	0.10	7.69	0.67	10.27	6.90	25.00	9.98	3.22	0.40	10.34	0.81
<i>Processa</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.29	0.13	3.45	0.03
<i>Upogebia</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	9.59	40.80	25.00	29.30	1.16	0.66	17.24	0.80
Decapoda unidentified	44.74	92.38	84.62	84.22	3.42	2.87	41.67	3.17	2.34	3.56	27.59	1.60
Brachyura												
Portunidae	2.63	0.10	7.69	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Euphyllax dovvii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.68	0.57	8.33	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Parapinnixa</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.29	1.32	3.45	0.12
Brachyura unidentified	2.63	0.10	7.69	0.34	2.05	0.57	8.33	0.51	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacean larvae stage												
Megalops crustacean unidentified	2.63	0.10	7.69	0.34	0.68	0.57	8.33	0.24	4.97	0.40	10.34	1.21
Crustacean stages unidentified	0.00	0.00	0.00	0.00	0.68	0.57	8.33	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00
Isopoda												
<i>Limnoria</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.29	0.13	3.45	0.03
Isopoda unidentified	0.00	0.00	0.00	0.00	0.68	0.57	8.33	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00
Amphipoda												
<i>Ampelisca</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	37.67	2.30	33.33	30.99	28.95	1.32	34.48	22.76
Corophiidae	0.00	0.00	0.00	0.00	10.96	1.15	16.67	4.69	0.00	0.00	0.00	0.00
Amphipoda unidentified	0.00	0.00	0.00	0.00	4.11	0.57	8.33	0.91	3.51	0.40	10.34	0.88
Mollusca	0.00	0.00	0.00	0.00	2.05	29.89	25.00	6.19	0.29	0.13	3.45	0.03
Bivalvia												
Naticidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.29	0.13	3.45	0.03
<i>Sinum debile</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.68	0.57	8.33	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00
Bivalvia unidentified	0.00	0.00	0.00	0.00	1.37	29.31	16.67	5.95	0.00	0.00	0.00	0.00
Teleostei	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.58	0.26	6.90	0.13

Dasyatis dipterura

Nearly all of the stomachs analyzed contained food (89%), with a total of 20 prey types identified, of which the mantis shrimp *Squilla bigelowi* was by far the most important prey on the basis of percentage contributions for the trophic indices considered (%N = 20.8%, %W = 33.5%, %O = 25%, %IRI = 34.6%) (fig. 2). Other crustaceans, mollusks, and annelid worms were present in relatively low proportions (table 2).

Urotrygon aspidura

Each of the 13 stomachs analyzed contained at least one prey species. The diet was composed of crustaceans (table 2). Decapod crustaceans were the most common (%IRI = 94.9%). Other decapods, like shrimp of the family Processidae and the stomatopod *S. bigelowi*, also contributed to their diet (fig. 2).

Urotrygon nana

The species of prey found in the stomach contents of the 12 samples analyzed were principally crustaceans, of which decapods and amphipods were present in most of the stomachs (table 2). The results of the trophic indices employed indicate that the amphipod *Ampelisca* spp. and the decapods *Upogebia* spp. are important in the diet of *U. nana* (fig. 2).

Urotrygon rogersi

Of the 34 stomachs analyzed, 29 contained food (88%), with 25 prey types identified including crustaceans, annelids, teleosts, and mollusks. Based on the indices used, annelids were the principal prey, in particular *Diopatra* spp. (%N = 19.6%, %W = 30.6%) and Onuphidae (%W = 34.1%, %N = 15.8%) (fig. 2). The family Onuphidae was the most important food component (%IRI = 41.3%) (table 2).

Diet breadth and trophic similarity

All the species presented low trophic breadth values ($B_i < 0.5$), with *R. steindachneri*, *R. glaucostigma*, and *U. rogersi* showing the narrowest trophic breadth and *U. aspidura* the broadest diversity prey spectrum based on values from Levin's standardized index (fig. 3).

From the contribution of different prey to the diets of these batoid species, only one functional group was identified based on statistically significant similarities ($P < 0.05$). This group, "cancritrophic", is composed of *R. glaucostigma* and *U. aspidura*, which prey primarily on shrimp, with a diet similarity of 0.93 (fig. 3). The rest of the species showed particular differences: *U. nana* consumes mainly crustaceans (amphipods of the genus *Ampelisca*, krill of the genus *Upogebia*, and shrimp of the genus *Ambidexter*), annelids,

crustáceos fueron el componente alimentario más importante, seguidos de moluscos. *Ambidexter* spp. fueron la presa más frecuente (%FA = 33.3%), así mismo representó las mayores contribuciones en términos de tanto número (%N = 44.9%), como peso (%P = 16%) e IIR (%IIR = 47%). *Sycionia* spp. fueron la segunda presa más importante entre los crustáceos en términos de IIR (%IIR = 33.2%), peso (%P = 30.6%), número (%N = 26.6%) y frecuencia de aparición (%FA = 25%) (fig. 2).

Dasyatis dipterura

La mayoría de los estómagos analizados presentaron alimento (89%), y se encontraron un total de 20 presas, de las cuales el estomatópodo *Squilla bigelowi* fue la presa más importante derivada de las contribuciones porcentuales de los índices tróficos considerados (%N = 20.8%, %P = 33.5%, %FA = 25%, %IIR = 34.6%) (fig. 2). Otros crustáceos, moluscos y gusanos anélidos estuvieron presentes en proporciones relativamente bajas (tabla 2).

Urotrygon aspidura

Cada uno de los 13 estómagos analizados presentó por lo menos un ítem presa. La dieta estuvo conformada por crustáceos (tabla 2). Los crustáceos decápodos fueron los más representativos (%IIR = 94.9%). Otros decápodos, tales como camarones de la familia Processidae y el estomatópodo *S. bigelowi*, también contribuyeron en la dieta (fig. 2).

Urotrygon nana

Las especies presas encontradas en los contenidos estomacales de las 12 muestras analizadas pertenecieron principalmente a crustáceos, de los cuales los decápodos y anfípodos estuvieron presentes en la mayoría de los estómagos (tabla 2). Los resultados de los índices tróficos empleados indicaron que el anfípodo *Ampelisca* spp. y el decápodo *Upogebia* spp. son los más importantes en la dieta de *U. nana* (fig. 2).

Urotrygon rogersi

De los 34 estómagos analizados, 29 presentaron alimento (88%), y se identificaron 25 presas incluyendo crustáceos, anélidos, teleósteos y moluscos. Con base en los índices empleados, los anélidos fueron la presa principal, dentro de los cuales se destacan *Diopatra* spp. (%N = 19.6%, %P = 30.6%) y Onuphidae (%P = 34.1%, %N = 15.8%) (fig. 2). La familia Onuphidae fue el componente alimentario de mayor importancia (%IIR = 41.3%) (tabla 2).

Amplitud de dieta y similitud trófica

Todas las especies presentaron valores de amplitud trófica bajos ($B_i < 0.5$); *R. steindachneri*, *R. glaucostigma* y

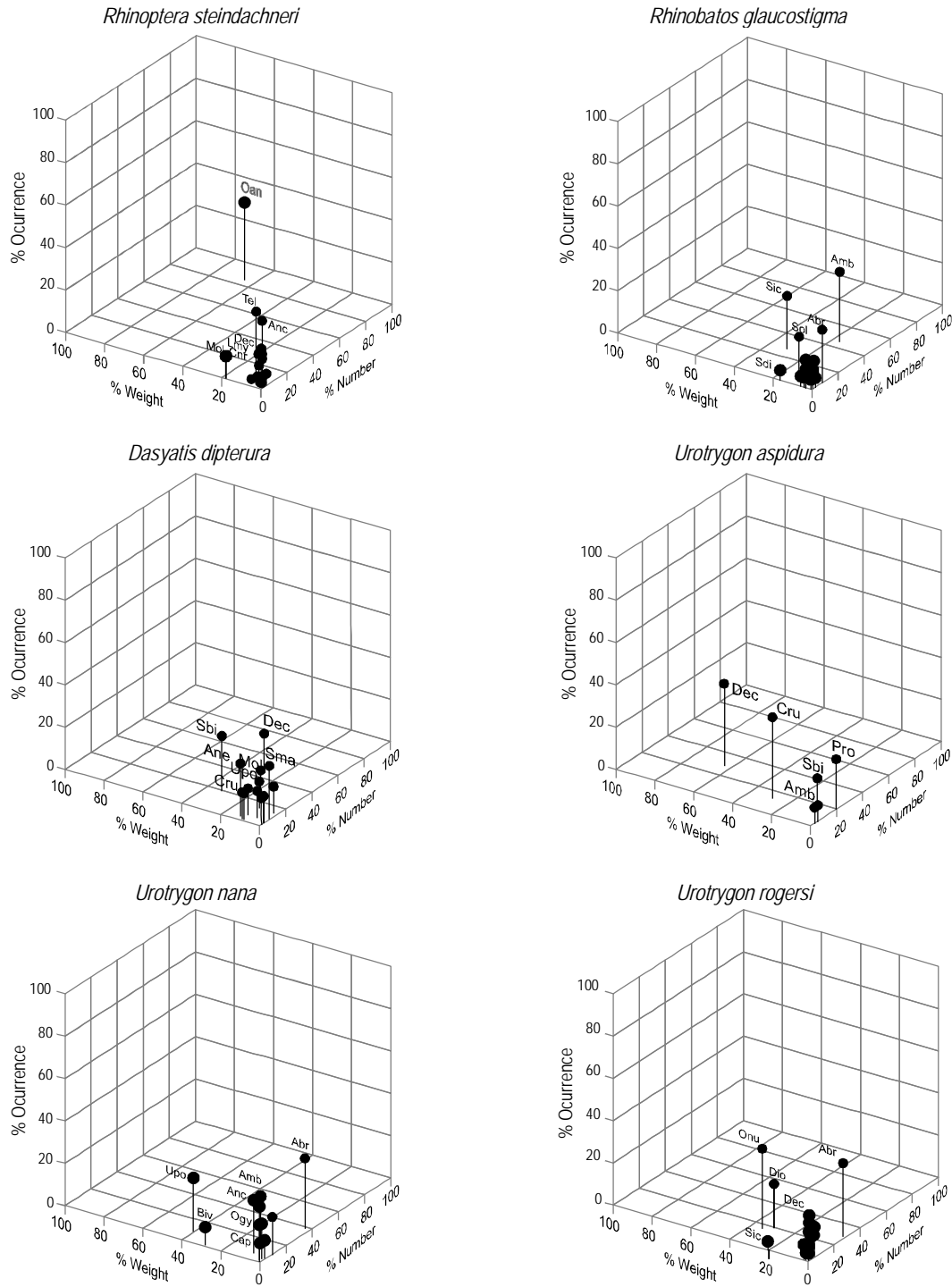


Figure 2. Schematic representation of the feeding strategy of the batoids analyzed based on the weight index (%W), numeric index (%N), and frequency of occurrence index (%O). The most important prey for each species are shown: Oan = *Ophioneis annulata*, Tel = fishes, Ane = annelids (morphotype 1), Dec = shrimp, Biv = bivalves, Cru = crustaceans, Mol = mollusks, Amb = *Ambidexter* spp., Onu = Onuphidae, Dio = *Diopatra* spp., Abr = *Ampelisca* spp., Ogy = Ogyrididae, Pro = Processidae, Cap = Capitellidae, Upo = *Upogebia* spp., Sdi = *Sicyonia disdorsalis*, Sic = *Sicyonia* spp., Sol = *Solenocera* spp., Sbi = *Squilla bigelowi*, and Sma = *Squilla mantoidea*.

Figura 2. Esquemas de la estrategia alimentaria de los batoideos analizados basados en el índice gravimétrico (%W), índice numérico (%N), e índice de frecuencia de aparición (%O). Se muestran las presas más importantes para cada especie: Oan = *Ophioneis annulata*, Tel = peces, Ane = anélidos (morfortipo 1), Dec = camarones, Biv = bivalvos, Cru = crustáceos, Mol = moluscos, Amb = *Ambidexter* spp., Onu = Onuphidae, Dio = *Diopatra* spp., Abr = *Ampelisca* spp., Ogy = Ogyrididae, Pro = Processidae, Cap = Capitellidae, Upo = *Upogebia* spp., Sdi = *Sicyonia disdorsalis*, Sic = *Sicyonia* spp., Sol = *Solenocera* spp., Sbi = *Squilla bigelowi* y Sma = *Squilla mantoidea*.

and bivalves; *D. dipterura* feeds on crustaceans (decapods and stomatopods of the species *S. bigelowi*), annelids, and mollusks; *U. rogersi* consumes annelids (family Onuphidae and genus *Diopatra*) and crustaceans (amphipods of the genus *Ampelisca*); and *R. steindachneri* showed a high incidence for ophiuroids (*O. annulata*), teleosts, annelids, mollusks, and crustaceans (fig. 3).

DISCUSSION

The diversity of feeding strategies employed by batoids allows them to exploit a wide variety of prey that live in different habitat types. According to this study, the species analyzed along the continental shelf off Nayarit and Sinaloa mainly consume epifaunal and infaunal invertebrates living in the soft bottoms; this has been well-documented for other species of batoids in other regions (Wetherbee and Cortés 2004, Scenna *et al.* 2006, Navia *et al.* 2007, Rinewalt *et al.* 2007). In this sense, the prey items are conditioned by the lifestyle of the predator, so batoids with coastal, benthic and demersal habits feed largely on polychaetes (Skjaeraasen and Bergstad 2000, Dolgov 2005), crustaceans, and mollusks (Koen-Alonso *et al.* 2001, Mejía-Falla *et al.* 2006, Navia *et al.* 2011).

Previous information on the diet of *R. steindachneri* indicates that this species feeds primarily on crustaceans and bivalves (Radcliffe 1916, James 1962, Schwartz 1964, Wang and Raney 1971, Bigelow and Schroeder 1953). In contrast, the results of the present study indicate that their primary prey off Nayarit and Sinaloa is the echinoderm *O. annulata*.

Contrary to the results presented by Valadez-González (2007) for the Mexican Pacific, the diet of *R. glaucostigma*

U. rogersi mostraron la amplitud trófica más estrecha y *U. aspidura* presentó la mayor diversidad de presas basada en los valores del índice estandarizado de Levin (fig. 3).

Según la contribución de las presas en la dieta de estas especies de batoideos, sólo un grupo funcional fue identificado con base en las similitudes estadísticamente significativas ($P < 0.05$). Este grupo “cancritrófico” está conformado por *R. glaucostigma* y *U. aspidura*, que depredan principalmente sobre camarones, con una similitud de dieta de 0.93 (fig. 3). El resto de las especies mostró diferencias particulares: *U. nana* consumió principalmente crustáceos (anfípodos del género *Ampelisca*, langostillas del género *Upogebia* y camarones del género *Ambidexter*), anélidos y bivalvos; *D. dipterura* se alimentó de crustáceos (decápodos y estomatópodos de la especie *S. bigelowi*), anélidos y moluscos; *U. rogersi* consumió anélidos (de la familia Onuphidae y del género *Diopatra*) y crustáceos (anfípodos del género *Ampelisca*); y *R. steindachneri* mostró una alta incidencia hacia los ofiuros (*O. annulata*), teleósteos, anélidos, moluscos y crustáceos (fig. 3).

DISCUSIÓN

La gran diversidad de estrategias alimentarias que presentan los batoideos les permite explotar una amplia variedad de presas que habitan en diferentes tipos de hábitat. De acuerdo con este estudio, las especies analizadas en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa consumen principalmente invertebrados de la epifauna e infauna que habitan fondos blandos; esto ha sido ampliamente documentado para otras especies de batoideos en otras regiones (Wetherbee y Cortés 2004, Scenna *et al.* 2006, Navia *et al.* 2007, Rinewalt

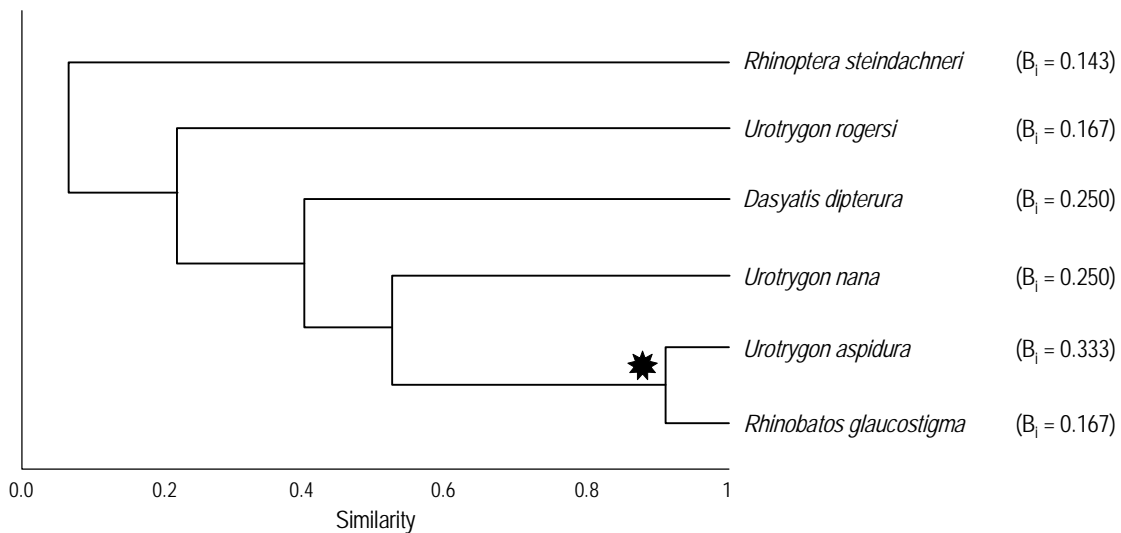


Figure 3. Cluster analysis of batoid species based on the Bray-Curtis similarity index. The asterisk represents the group of species that showed significant similarity. Levin’s standardized index (B_i) is also shown.

Figura 3. Análisis de agrupación de las especies de batoideos basado en el índice de similitud de Bray Curtis. El asterisco representa el grupo de especies que mostró una similitud significativa. También se muestra el índice estandarizado de Levin (B_i).

off Nayarit and Sinaloa is composed primarily of shrimp rather than stomatopods. The high consumption of shrimp has been reported for other species of rhinobatids worldwide (Caveriviere and Rabarison-Andriamirado 1997, White *et al.* 2004, Basusta *et al.* 2007, Ismen *et al.* 2007, Bornatowski *et al.* 2010, Payán *et al.* 2011). We found small differences in the prey item composition of the diets of *Rhinobatus percellens* and *R. glaucostigma*. On the shallow continental shelf off Paraná and Santa Catarina States, Brazil, the diet of *R. percellens* consists mainly of crustaceans and teleosts, including Dendrobranchiata, Pleocyemata, and Brachyura decapods (Bornatowski *et al.* 2010); these results disagree with that found for *R. glaucostigma* in Mexican Pacific waters, where the diet is composed almost completely of decapod crustaceans (~99%).

Similar to the results of the present study, several diet studies of urotrygonid rays have reported diets composed of crustaceans and polychaetes (Almeida *et al.* 2000, Lobato and Da Silva 2003, Flores-Ortega *et al.* 2011, Navia *et al.* 2011). We found that *U. aspidura* fed primarily on shrimp, as has been recorded in the Colombian Pacific (Navia pers. comm.), while *U. nana* fed predominantly on amphipods, as does *Urobatis halleri* in the Mexican Pacific (Valadez-González 2001, Valadez-González *et al.* 2001).

The diet of *U. rogersi* is primarily composed of polychaetes and crustaceans, which are the most common prey in the diets of this species living in the eastern Pacific Ocean (Valadez-González 2007, Navia *et al.* 2011) and of many species of *Urotrygon* in different marine areas (Platell *et al.* 1998, Almeida *et al.* 2000, Lobato and Da Silva 2003, Flores-Ortega *et al.* 2011).

Stomatopods of the genus *Squilla* made up the majority of the diet of *D. dipterura*. Although there are no previous studies regarding the diet of this species in the Mexican Pacific, members of the genus *Squilla* have been described as important prey for *Dasyatis longa* in the Colombian Pacific (Navia *et al.* 2007, López-García *et al.* 2012). Moreover, shrimp, fish, and crab have been identified worldwide in the diets of different species of the genus *Dasyatis* (Ebert and Cowley 2003, Motta *et al.* 2009). In both the present study and that by Navia *et al.* (2007), annelids and mollusks were found to be infrequent food items.

Although teleosts were present in the diet of *R. steindachneri*, the proportions were relatively low. This may be due to the small size of most of the organisms of this species used in this study. Teleosts were also found in low proportions in the diets of *R. glaucostigma* and *U. rogersi*; as even adults occurred in the sample analyzed, this suggests that teleosts are not important prey types for these species (Bornatowski *et al.* 2010, Payán *et al.* 2011). Teleosts have been identified as the principal prey of larger sized batoids such as those belonging to the genera *Amblyraja*, *Bathyrāja*, *Dasyatis*, and *Zearaja* (e.g., Orlov 1998, Koen-Alonso *et al.* 2001, Dolgov 2005).

et al. 2007). En este sentido, las presas son condicionadas por el estilo de vida del depredador, permitiendo que los batoides de hábitos bénticos, costeros y demersales se alimenten en gran parte de poliquetos (Skjaeraasen y Bergstad 2000, Dolgov 2005), crustáceos y moluscos (Koen-Alonso *et al.* 2001, Mejía-Falla *et al.* 2006, Navia *et al.* 2011).

Información previa sobre la dieta de *R. steindachneri*, indica que esta especie se alimenta principalmente de crustáceos y bivalvos (Radcliffe 1916, James 1962, Schwartz 1964, Wang y Raney 1971, Bigelow y Schroeder 1953). En contraste, los resultados del presente estudio indican que su presa principal frente a Nayarit y Sinaloa es el equinodermo *O. annulata*.

Contrario a los resultados documentados por Valadez-González (2007) para el Pacífico mexicano, *R. glaucostigma* frente a Nayarit y Sinaloa basó su dieta principalmente en camarones, y no en estomatópodos. El elevado consumo de camarones ha sido registrado para otras especies de rhinobatidos a nivel mundial (Caveriviere y Rabarison-Andriamirado 1997, White *et al.* 2004, Basusta *et al.* 2007, Ismen *et al.* 2007, Bornatowski *et al.* 2010, Payán *et al.* 2011). Adicionalmente, se encontraron pequeñas diferencias en la composición de presas entre las dietas de *Rhinobatus percellens* y *R. glaucostigma*. En la plataforma continental frente a Paraná y Santa Catarina, Brasil, la dieta de *R. percellens* consiste principalmente de crustáceos y teleostes, incluyendo decápodos: Dendrobranchiata, Pleocyemata y Brachyura (Bornatowski *et al.* 2010); estos resultados difieren con lo encontrado para *R. glaucostigma* en aguas del Pacífico mexicano, donde la dieta está compuesta casi completamente por crustáceos decápodos (~99%).

Similar a lo encontrado en este estudio, varios estudios sobre la dieta de urotrygonidos han mostrado su preferencia por crustáceos y poliquetos (Almeida *et al.* 2000, Lobato y da Silva 2003, Flores-Ortega *et al.* 2011, Navia *et al.* 2011). Se encontró que *U. aspidura* se alimentó principalmente de camarones, tal como ha sido registrado en el Pacífico colombiano (Navia com. pers.), mientras que *U. nana* se alimentó preferencialmente de anfípodos, al igual que *Urobatis halleri* en el Pacífico mexicano (Valadez-González 2001, Valadez-González *et al.* 2001).

La dieta de *U. rogersi* está compuesta principalmente de poliquetos y crustáceos, que son las presas más representativas en la dieta de esta especie dentro del océano Pacífico oriental (Valadez-González 2007, Navia *et al.* 2011) y en la dieta de muchas especies de *Urotrygon* en diferentes áreas marinas (Platell *et al.* 1998, Almeida *et al.* 2000, Lobato y da Silva 2003, Flores-Ortega *et al.* 2011).

Los estomatópodos del género *Squilla* conformaron la mayoría de la dieta de *D. dipterura*. A pesar de no haber estudios sobre la alimentación de esta especie en el Pacífico mexicano, el género *Squilla* ha sido descrito como presa importante en la dieta de *Dasyatis longa* en el Pacífico colombiano (Navia *et al.* 2007, López-García *et al.* 2012). Además, camarones, peces y cangrejos han sido identificados

The niche breadths calculated in this study indicate a tendency to exploit few types of prey (stenophagy), which has been noted for batoids in several studies (Mabragaña *et al.* 2005, Scenna *et al.* 2006, Navia *et al.* 2007). However, *U. aspidura* is closer to the intermediate trophic spectrum, as is the case of other rays (Brickle *et al.* 2003, Mabragaña and Giberto 2007). These high levels of dietary specialization may be the result of either the over abundance of resources or their scarcity (Hajisamaea *et al.* 2003). In either case, they are part of a specialization strategy for the partitioning of trophic resources and thus increasing the probability of coexistence (Ross 1986).

This high specialization of each species is influenced by their morphological traits, which in turn define their feeding and locomotion mechanisms (Wainwright and Barton 1995, Ward *et al.* 2005). For locomotion, most batoids either undulate or oscillate the pectoral fins. The morphology of *R. steindachneri* allows it to fly through the water by oscillating the pectoral fins in broad up and down strokes providing vertical lift. For this species it has been reported that the oscillatory appendage propulsors do not extend the fins below the ventral body axis during swimming, probably in order to use the lateral line canals to detect their prey, while avoiding contact with the substrate (Rosenberger 2001). Thus, this species can feed on prey in the substrate, such as brittle stars and mollusks, and also on prey in the water column, such as teleosts.

While there are some patterns in the locomotion of animals according to their morphology, some rays are able to vary the mechanics of the pectoral fins during locomotion, depending on the habitat (Rosenberger 2001).

For the species examined here, the dietary specialization identified produces low dietary overlap among species; however, *R. glaucostigma* and *U. aspidura* had significant levels of overlap and high dietary specialization. This might generate competition or even competitive exclusion between these species if resources are scarce, as might be the case in marine areas affected by trawl fishing fleets. Thus, it is important to evaluate which niche partitioning strategy these species might employ to facilitate their coexistence in time and space. Navia *et al.* (2007) argue that differences in the bathymetric distribution and periods of feeding activity are mechanisms of coexistence employed by species of sympatric elasmobranchs in the Colombian Pacific. Despite the importance of these factors for marine community stability, few studies have evaluated these hypotheses among elasmobranchs (Platell *et al.* 1998, White *et al.* 2004, Navia *et al.* 2007).

Finally, it has been noted that extractive activities impact the structure and dynamics of marine communities (Blaber *et al.* 2000, Jaureguizar and Milessi 2008). Models suggest that elasmobranchs are predators of high functional and structural value in these communities (Stevens *et al.* 2000, Navia *et al.* 2010). Thus, it is important to conduct further studies with larger sample sizes and different ontogenetic

en la dieta de diferentes especies del género *Dasyatis* a nivel mundial (Ebert y Cowley 2003, Motta *et al.* 2009). Tanto en este estudio como en el de Navia *et al.* (2007), los anélidos y los moluscos fueron poco frecuentes en las dietas.

Aún cuando los teleósteos estuvieron presentes en la dieta de *R. steindachneri*, las proporciones fueron relativamente bajas. Esto puede deberse a las tallas pequeñas de la mayoría de los organismos utilizados para este estudio. También se encontraron teleósteos en bajas proporciones en la dieta de *R. glaucostigma* y *U. rogersi*; dado que también se encontraron adultos en la muestra analizada, se sugiere que los teleósteos no son presas importantes de estas especies (Bornatowski *et al.* 2010, Payán *et al.* 2011). Los teleósteos han sido identificados como las presas principales de batoides de grandes tallas como los de los géneros *Amblyraja*, *Bathyraja*, *Dasyatis* y *Zearaja* (e.g., Orlov 1998, Koen-Alonso *et al.* 2001, Dolgov 2005).

Las amplitudes de nicho calculadas en este trabajo muestran una tendencia a la explotación de un número limitado de presas (estenofagia), lo cual ha sido citado para batoides en varios estudios (Mabragaña *et al.* 2005, Scenna *et al.* 2006, Navia *et al.* 2007). Sin embargo, *U. aspidura* se acerca más a un espectro trófico intermedio como sucede en otras especies de rayas (Brickle *et al.* 2003, Mabragaña y Giberto 2007). Estos altos niveles de especialización alimentaria pueden ser el resultado de una alta abundancia de recursos o, por el contrario, la escasez de los mismos (Hajisamaea *et al.* 2003). En cualquiera de los casos, hacen parte de una estrategia de especialización para la repartición de recursos tróficos y, por ende, de incrementar la probabilidad de coexistencia (Ross 1986).

Este alto grado de especialización de cada especie está influenciado por sus rasgos morfológicos, que a su vez definen sus mecanismos de alimentación y de locomoción (Wainwright y Barton 1995, Ward *et al.* 2005). Para la locomoción, la mayoría de los batoides ondulan u oscilan las aletas pectorales. La morfología de *R. steindachneri* le permite volar a través del agua por medio de oscilaciones de las aletas pectorales que le proporciona una elevación vertical. Para esta especie, se ha documentado que el apéndice propulsor oscilatorio no extiende las aletas por debajo del eje ventral del cuerpo durante la natación, probablemente para usar el canal de la línea lateral en la detección de sus presas, mientras evitan el contacto con el sustrato (Rosenberger 2001). De esta manera, esta especie puede alimentarse de presas encontradas en el sustrato, como ofiuros y moluscos, y también acceder a presas encontradas en la columna del agua, como los peces teleósteos.

A pesar de que hay algunos patrones en la locomoción de los animales según su morfología, algunas rayas son capaces de variar la mecánica de las aletas pectorales durante la locomoción, dependiendo del hábitat (Rosenberger 2001).

Para las especies aquí examinadas, la especialización en la dieta produce una superposición alimentaria baja entre las

stages that will contribute to our understanding of the effects of trawler fishing on marine communities off Nayarit and Sinaloa in the Mexican Pacific.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful for financial support from the following research projects: SEP-CONACYT 49945 ("Spatial and temporal patterns and functional diversity in the demersal communities of Nayarit"), SIP-IPN 20111055 and 20120949. JANG, JBH, and AFN acknowledge receipt of scholarships from CONACYT and PIFI-IPN, and VHCE acknowledges financial support from IPN (COFAA, EDI), CONACYT, and SNI. We thank CICIMAR-IPN, the Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera de la Universidad Nacional Autónoma de Nayarit, M Medina (UABCS), A Tripp and A Hernández (CICIMAR-IPN), J Caraveo (CIBNOR), and D Arizmendi for their assistance in identifying prey items. A Hernández produced the tables and figures. This article was translated from the original Spanish by K Sullivan.

REFERENCES

- Almeida ZS, Nunes JS, Costa CS. 2000. Presencia de *Urotrygon microphthalmum* (Elasmobranchs: Urolophidae) en aguas bajas de Maranhao (Brasil) y notas sobre su biología. Bol. Invest. Mar. Cost. 29: 67–62.
- Basusta N, Demirhan SA, Karalar M, Çekiç M. 2007. Diet of common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos* L. 1758) in Iskenderun Bay (northeastern Mediterranean). 38th CIESM Congress, Istanbul. Rapp. Comm. Int. Mer. Medit. 38: 426.
- Bigelow HB, Schroeder WC. 1953. Fishes of the western North Atlantic. Sawfishes, guitarfishes, skates, rays, and chimaeroids. Mem. Sears Found. Mar. Res. 1(2): 588 pp.
- Bizzarro JJ. 2005. Fishery biology and feeding ecology of rays in Bahía Almejas, Mexico. MSc thesis, California State University, Moss Landing Marine Labs, San Francisco, 468 pp.
- Bizzarro JJ, Cailliet GM. 2004. Diet, feeding ecology, and ecomorphology of the dominant ray species in Bahía Almejas (Baja California Sur, Mexico). 20th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society. 26–31 May. Norman, Oklahoma.
- Blaber SJM, Cyrus DP, Albaret JJ, Ching CV, Day JW, Elliot M. 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystem. ICES J. Mar. Sci. 57: 590–602.
- Bornatowski H, Robert MC, Costa L. 2010. Feeding of guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum 1972) (Elasmobranchs, Rhinobatidae), the target of artisanal fishery in southern Brazil. Braz. J. Oceanogr. 58: 45–52.
- Brickle P, Laptikhovsky V, Pompert J, Bishop A. 2003. Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands shelf. J. Mar. Biol. Assoc. UK 83: 1119–1125.
- Caveriviere A, Rabarison-Andriamirado GA. 1997. Minimal fish predation is found for the pink shrimp *Penaeus notialis* in the open sea front of Senegal (West Africa). Bull. Mar. Sci. 61: 685–695.
- Cortés E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: Application to elasmobranch fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 726–738.
- especies. Sin embargo, *R. glaucostigma* y *U. aspidura* presentaron valores significativos de superposición y alta especialización alimentaria. Esto podría generar competencia o incluso exclusión competitiva entre estas especies si el recurso llegara a ser escaso, como podría ser el caso de las áreas marinas que son impactadas por flotas pesqueras de arrastre. Por ello, es importante evaluar qué medidas de fraccionamiento de nicho podrían usar estas especies para facilitar su coexistencia en el tiempo y el espacio. Navia *et al.* (2007) proponen que diferencias en la distribución batimétrica y en los periodos de actividad alimentaria, son mecanismos de coexistencia entre especies de elasmobranchios simpátricas en el Pacífico colombiano. A pesar de la importancia de estos factores en la estabilidad de las comunidades marinas, pocos estudios han evaluado dichas hipótesis entre los elasmobranchios (Platell *et al.* 1998, White *et al.* 2004, Navia *et al.* 2007).
- Finalmente, ha sido registrado que las actividades extractivas impactan la estructura y dinámica de las comunidades marinas (Blaber *et al.* 2000, Jaureguizar y Milessi 2008). Los modelos sugieren que los elasmobranchios son depredadores de alto valor funcional y estructural en dichas comunidades (Stevens *et al.* 2000, Navia *et al.* 2010). De esta manera, es importante realizar más estudios con muestras de mayores tallas y en diferentes etapas ontogénicas que contribuyan al entendimiento de los efectos de la pesca de arrastre en las comunidades marinas frente a Nayarit y Sinaloa en el Pacífico mexicano.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue cofinanciado por los siguientes proyectos de investigación: SEP-CONACYT 49945 ("Patrones espaciales y temporales y la diversidad funcional en las comunidades demersales de Nayarit"), SIP-IPN 20111055 y 20120949. JANG, JBH y AFN agradecen el apoyo de las becas CONACYT y PIFI-IPN. VHCE fue financiado por IPN (COFAA, EDI), CONACYT y SNI. Los autores agradecen al CICIMAR-IPN, a la Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera de la Universidad Autónoma de Nayarit, a M Medina (UABCS), a A Tripp, A Hernández (CICIMAR-IPN), J Caraveo (CIBNOR), y D Arizmendi por su ayuda en la identificación de algunos grupos presa. A Hernández produjo las tablas y figuras. Este artículo fue traducido del español original por K Sullivan.

De Ruiter PC, Wolters V, Moore JC (eds.). 2005. Dynamic Food Webs. Multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change. Theoretical Ecology Series. Academic Press, pp. 3–10.

Dolgov AV. 2005. Feeding and food consumption by the Barents Sea skates. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 35: 495–503.

Ebert DA, Cowley PD. 2003. Diet, feeding behavior and habitat utilization of the blue stingray, *Dasyatis chrysonota*, from southern Africa waters. Mar. Freshwat. Res. 54: 957–965.

- Ellis JR, Pawson MG, Shackley SE. 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 76: 89–106.
- Flores-Ortega JR, Godínez-Domínguez E, González-Sansón G, Rojo-Vázquez JA, Corgos A, Morales-Jáuregui MY. 2011. Feeding habits of three round stingrays (Rajiformes: Urotrygonidae) in the central Mexican Pacific. *Cienc. Mar.* 37: 279–292.
- Hajisamaea S, Choua LM, Ibrahim S. 2003. Feeding habits and trophic organization of the fish community in shallow waters of an impacted tropical habitat. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 58: 89–98.
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol. Evol.* 23: 202–210.
- Hyslop EJ. 1980. Stomach contents analysis: A review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411–429.
- Ismen A. 2003. Age, growth, reproduction and food of common stingray (*Dasyatis pastinaca* L. 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean. *Fish. Res.* 60: 169–176.
- Ismen S, Yigin C, Ismen P. 2007. Age, growth, reproductive biology and feed of the common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos* Linnaeus 1758) in Iskenderun Bay, the eastern Mediterranean Sea. *Fish. Res.* 84: 263–269.
- James PSBR. 1962. Observations on shoals of the Javanese cownose ray *Rhinoptera javanica* Müller and Henle from the Gulf of Mannar, with additional notes on the species. *J. Mar. Biol. Assoc. India* 4: 217–223.
- Jaureguizar AJ, Milessi AC. 2008. Changes in species composition and trophic level of landing in the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (1989–2003). *Sci. Mar.* 71: 25–36.
- Koen-Alonso M, Crespo EA, García NA, Pedraza SN, Mariotti PA, Verón-Vera B, Mora NJ. 2001. Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 288–297.
- Krebs CJ. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Benjamin Cummings, Menlo Park, California, 620 pp.
- Lobato C, Da Silva Z. 2003. Hábito alimentar de *Urotrygon microphthalmum* Delsman 1941 (Elasmobranchs, Urolophidae) en Tutuía Maranhão. *Bol. Lab. Hidrobiol.* 16: 47–54.
- López-García J, Navia AF, Mejía-Falla PA, Rubio EA. 2012. Feeding habits of *Dasyatis longa* (Elasmobranchs: Myliobatiformes): Sexual, temporal and ontogenetic effects. *J. Fish Biol.* 80: 1563–1579.
- Mabragaña E, Giberto DA. 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran and the smallthorn sand skate *P. rudis* Gunther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 1017–1027.
- Mabragaña E, Giberto D, Bremec C. 2005. Feeding ecology of *Bathyraja macloviana* (Rajiformes: Arhynchobatidae): A polychaete-feeding skate from the south-west Atlantic. *Sci. Mar.* 69: 405–413.
- McKenna JE. 2003. An enhanced cluster analysis program with bootstrap significance testing for ecological community analysis. *Environ. Model. Software* 18: 205–220.
- Mejía-Falla PA, Navia AF, Giraldo A. 2006. Notas biológicas de la raya ocelada *Zapteryx xyster* Jordan y Evermann 1896 (Chondrichthyes: Rhinobatidae) en la zona central de pesca del Pacífico colombiano. *Invest. Mar.* 34: 181–185.
- Morato T, Encarnacion-Solà M, Menezes G. 2003. Diets of thornback ray (*Raja clavata*) and tope shark (*Galeorhinus galeus*) in the bottom longline fishery of the Azores, northeastern Atlantic. *Fish. Bull.* 101: 590–602.
- Motta FS, Moura RL, Francini-Filho RB, Namora RC. 2009. Notas sobre a biologia reprodutiva e alimentar de elasmobrânquios no Parque Estadual Marinho Parcel Manoel Luís, Maranhão, Brasil. *Pan-Am. J. Aquat. Sci.* 4: 593–598.
- Muto EY, Soares LSH, Gotein R. 2001. Food resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Muller and Henle 1841) and *Psammobatis extenta* (Garman 1913) on the continental shelf off Ubatuba, south-eastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 61: 217–238.
- Myers R, Baum JK, Shepered TD, Powers S, Peterson CH. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846–1850.
- Navia AF, Mejía-Falla PA, Giraldo A. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecol.* 7: 8.
- Navia AF, Cortés E, Mejía-Falla PA. 2010. Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecol. Model.* 221: 2918–2926.
- Navia AF, Torres A, Mejía-Falla PA, Giraldo A. 2011. Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the feeding ecology of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchs: Myliobatiformes). *J. Fish Biol.* 78: 1213–1224.
- Orlov AM. 1998. The diet and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands, southeastern Kamchatka. *Alaska Fish. Res. Bull.* 5: 1–17.
- Payán LF, Navia AF, Rubio EA, Mejía-Falla PA. 2011. Biología de *Rhinobatos leucorhynchus* en el Pacífico central de Colombia. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 39: 286–296.
- Pimm SL. 2002. *Food Webs*. Chapman and Hall, London, 219 pp.
- Pinkas L, Oliphant MS, Inverson ILK. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Calif. Fish Game* 152: 1–105.
- Platell ME, Potter IC, Clarke KR. 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoids: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Mar. Biol.* 131: 719–734.
- Radcliffe L. 1916. The sharks and rays of Beaufort, North Carolina. *Bull. US Bur. Fish.* 34: 241–284.
- Rinewalt CS, Ebert DA, Cailliet G. 2007. Food habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman 1908), off central California: Seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. *Environ. Biol. Fishes* 80: 147–163.
- Rosenberger L. 2001. Pectoral fin locomotion in batoid fishes: Undulation versus oscillation. *J. Exp. Biol.* 204: 379–394.
- Ross ST. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia* 2: 352–388.
- Scenna LB, García de la Rosa SB, Díaz de Astarloa JM. 2006. Trophic ecology of Patagonian skate, *Bathyraja macloviana*, on the Argentine continental shelf. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 867–874.
- Schwartz FJ. 1964. Fishes of Isle of Wight and Assawoman Bays near Ocean City, Maryland. *Chesapeake Sci.* 5: 172–193.
- Skjaeraasen JE, Bergstad OA. 2000. Distribution and feeding ecology of *Raja radiata* in the northeastern North Sea and Skagerrak (Norwegian Deep). *ICES J. Mar. Sci.* 57: 1249–1260.
- Smith JW, Merriner JV. 1985. Food habits and feeding behavior of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 8: 305–310.
- Stevens JD, Bonfil R, Dulvy K, Walker PA. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyan) and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 476–494.
- Valadez-González C. 2000. Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Septiembre de 1997 a

- agosto de 1998. MSc thesis, Universidad de Colima, México, 114 pp.
- Valadez-González C. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urotrygon asterias* en la costa de Jalisco y Colima, México. *Biol. Pesq.* 29: 7–14.
- Valadez-González C. 2007. Distribución, abundancia y alimentación de las rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México. PhD thesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, BCS, México, 119 pp.
- Valadez-González C, Aguilar B, Hernández S. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urobatis halleri* (Cooper 1863) (Chondrichthyes: Urolophidae) capturada en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.* 27: 91–104.
- Wainwright P, Barton R. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environ. Biol. Fishes* 44: 97–113.
- Wang JCS, Raney EC. 1971. Distribution and fluctuations in the fish fauna of the Charlotte Harbor Estuary, Florida. *Mote Mar. Lab. Contrib.* 112: 21.
- Ward CB, Beamish R, Kongchaiya C. 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *J. Fish Biol.* 67: 1266–1279.
- Whetherbee B, Cortés E. 2004. Food consumption and feeding habits. In: Carrier JF, Musick JA, Heithaus M (eds.), *Biology of Sharks and their Relatives*. CRC Press, Florida, pp. 223–244.
- White WT, Platell ME, Potter IC. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: Implications for resource partitioning. *Mar. Biol.* 144: 439–448.
- Wolda H. 1981. Similarity indices, simple, size and diversity. *Oecologia* 50: 296–302.

*Received May 2011,
received in revised form December 2011,
accepted January 2012.*