

Feeding habits of three round stingrays (Rajiformes: Urotrygonidae) in the central Mexican Pacific

Hábitos alimentarios de tres especies de raya (Rajiformes: Urotrygonidae) en el Pacífico central mexicano

JR Flores-Ortega*, E Godínez-Domínguez, G González-Sansón, JA Rojo-Vázquez, A Corgos, MY Morales-Jáuregui

Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zonas Costeras, Universidad de Guadalajara, V. Gómez Farías 82, 48980 San Patricio-Melaque, Jalisco, México.

* Corresponding author. E-mail: percebes5@gmail.com, flortega@costera.melaque.udg.mx

ABSTRACT. Stomach contents and dietary overlap of three round stingray species (*Urobatis halleri*, *Urotrygon munda*, and *Urotrygon rogersi*) captured off the central Pacific coast of Mexico were analyzed during the two main hydroclimatic periods (T1 and T2) that characterize the environmental variability in the area. The three round stingray species showed a narrow bathymetric distribution range, and the highest abundances were located at 20 m depth in both seasons. In general, the diets were mainly composed of benthic microcrustaceans (caridean shrimps) and to a lesser extent of fishes, polychaetes, and molluscs. The most abundant prey items in the diets were carideans of the families Processidae and Ogyrididae, and penaeids, followed by brachyuran and stomatopod larvae. All three stingrays exhibited a generalist feeding strategy. The diets showed high overlap values during period T1 in both inter- and intraspecies analyses, but lower values during period T2. There was no evidence of ontogenetic diet changes and sex was not a factor for trophic differences. The slight differences among diets were due to seasonal changes in the soft-bottom macrobenthic invertebrate assemblages in the shallow waters, and relationships like predation and competition were not the main factors influencing the population dynamics of the three stingray species.

Key words: trophic ecology, diet changes, benthic round stingrays, Urotrygonidae, central Mexican Pacific.

RESUMEN. Se realizó el análisis del contenido estomacal y de las interacciones tróficas de tres especies de raya (*Urobatis halleri*, *Urotrygon munda* y *Urotrygon rogersi*) capturadas en la plataforma continental del Pacífico central mexicano durante los dos periodos hidroclimáticos (T1 y T2) que caracterizan la variabilidad ambiental en la zona. Las tres especies de raya presentaron un estrecho intervalo de distribución batimétrica, y su máxima abundancia se presentó a los 20 m en ambos periodos de estudio. En general, las dietas estuvieron compuestas principalmente de microcrustáceos bentónicos (camarones carídeos) y en menor proporción de peces, poliquetos y moluscos. Las categorías de presas de mayor abundancia en las dietas fueron los carídeos de las familias Processidae y Ogyrididae, y peneidos, y en segundo término las larvas de braquiuros y estomatópodos. La estrategia alimentaria exhibida por las tres especies fue generalista. Las dietas mostraron valores altos de superposición durante el periodo T1 tanto en el análisis de intra como de interespecies, mientras que durante el periodo T2 la superposición de las dietas fue menor. No se evidenciaron cambios ontogénicos en las dietas, y el sexo tampoco representó un factor de diferencias tróficas. Se considera que las ligeras diferencias en las dietas son debidas a los cambios estacionales en las asociaciones de macroinvertebrados de fondos blandos de la zona somera, y que las relaciones como competencia y depredación no son los factores más determinantes en la dinámica de las tres especies de raya analizadas.

Palabras clave: ecología trófica, cambios en la dieta, rayas bentónicas, Urotrygonidae, Pacífico central mexicano.

INTRODUCTION

The study of food webs provides essential information for understanding the ecosystem and community structure, and is a tool that helps to integrate population dynamics, species interactions, stability, biodiversity, and ecosystem productivity (Link *et al.* 2006).

Skates and rays (Rajiformes) inhabit most marine habitats, in shallow and deep waters and temperate and tropical climates (Allen and Robertson 1994). In the central Mexican Pacific, the highest abundance and biomass of these species are found in relatively coastal environments (Coronado-Molina and Amezcua-Linares 1988, González-Sansón *et al.*

INTRODUCCIÓN

El estudio de las redes tróficas provee información fundamental para describir la estructura de la comunidad y del ecosistema, y constituye una herramienta que contribuye a integrar la dinámica poblacional, las interacciones entre especies, la estabilidad, la biodiversidad y la productividad del ecosistema (Link *et al.* 2006).

Las rayas (Rajiformes) se encuentran en la mayoría de los hábitats marinos, en aguas someras y profundas, y en climas templados y tropicales (Allen y Robertson 1994). En el Pacífico central mexicano, las mayores abundancias y biomásas de rayas se encuentran en ambientes relativamente

1997). The high abundance values could be related to reproductive or feeding aggregations (Smith *et al.* 2009).

The different species of Rajiformes in the world are important fish and invertebrate predators in demersal systems (Ebert *et al.* 1991, Orlov 1998, Bizarro *et al.* 2007, Collins *et al.* 2007, Navia *et al.* 2007, Follesa *et al.* 2010), and play an important role in the structure of marine food webs. These species can maintain a similar feeding strategy throughout their life history (e.g., Ebert *et al.* 1991, Mabragaña *et al.* 2005, Sampson *et al.* 2010) or present ontogenetic dietary changes (e.g., Koen-Alonso *et al.* 2001, Ebert and Cowley 2003, Braccini and Perez 2005, Collins *et al.* 2007, Treloar *et al.* 2007, Belleggia *et al.* 2008, Saglam and Bascinar 2008, Barbini *et al.* 2010, Schlusser *et al.* 2010, Sommerville *et al.* 2011).

Predation and competition for resources are among the factors that have a major influence on community structure (Gerking 1994), and fish exert strong predation pressure on other populations (Belgrano *et al.* 2006). Nonetheless, it is difficult to demonstrate the competition for trophic resources mainly because there are other synergetic factors that affect the community and whose effect is difficult to identify and assess individually. Studies on dietary composition and overlap of species assemblages showing similar habits and morphology are therefore important. These studies may provide evidence of competition among species for trophic resources or, alternatively, evidence of other mechanisms explaining the coexistence of soft-bottom demersal fish species. Few studies undertaking trophic analyses of ray species have been conducted in the central Mexican Pacific. We know of only those of Valadez-González *et al.* (2000, 2001, 2006) on three ray species caught off the coast of Jalisco and Colima.

This study aimed to determine the spatial distribution pattern, characterize the trophic spectrum, measure niche breadth, examine spatial and temporal changes in the diet, and analyze the dietary overlap of three species of round stingrays of the family Urotrygonidae: *Urobatis halleri* (Cooper 1863), *Urotrygon munda* Gill 1863, and *Urotrygon rogersi* (Jordan and Starks 1895). *Urotrygon munda* has been reported for the study area as *U. asterias* (Aguilar-Palomino *et al.* 1996, 2001; Valadez-González *et al.* 2006), and this name should be considered a synonym of this species.

MATERIAL AND METHODS

The study area is located off the southernmost part of the state of Jalisco, in the central Mexican Pacific (19°10'30" N, 104°42'45" W; 19°21'11" N, 105°01'43" W; fig. 1). Two current systems converge in this region: the California Current (CC) and the North Equatorial Countercurrent (NECC). The alternating predominance of these currents produces changes in hydroclimatic patterns (Pacheco 1991, Filonov *et al.* 2000, Kessler 2006), and determines the seasonal cycles of the zooplankton (Franco-Gordo *et al.* 2001a,

costeros (Coronado-Molina y Amezcua-Linares 1988, González-Sansón *et al.* 1997). Los valores altos de abundancia podrían estar relacionados con agregaciones reproductivas o alimentarias (Smith *et al.* 2009).

Las diferentes especies de raya en el mundo son depredadores importantes de peces e invertebrados en los sistemas demersales (Ebert *et al.* 1991, Orlov 1998, Bizarro *et al.* 2007, Collins *et al.* 2007, Navia *et al.* 2007, Follesa *et al.* 2010), y desempeñan un papel importante en la estructura de las redes tróficas marinas. En cuanto a los hábitos alimentarios, las especies de Rajiformes pueden mantener una estrategia alimentaria similar durante toda su historia de vida (e.g., Ebert *et al.* 1991, Mabragaña *et al.* 2005, Sampson *et al.* 2010) o presentar cambios ontogénicos importantes en la dieta (e.g., Koen-Alonso *et al.* 2001, Ebert y Cowley 2003, Braccini y Perez 2005, Collins *et al.* 2007, Treloar *et al.* 2007, Belleggia *et al.* 2008, Saglam y Bascinar 2008, Barbini *et al.* 2010, Schlusser *et al.* 2010, Sommerville *et al.* 2011).

La depredación y la competencia por los recursos son algunos de los factores de mayor influencia en la estructura de una comunidad (Gerking 1994), y los peces son importantes depredadores que ejercen una fuerte presión sobre el resto de las poblaciones (Belgrano *et al.* 2006). Sin embargo, resulta muy difícil demostrar la competencia por recursos tróficos, debido principalmente a que existen otros factores sinérgicos que afectan a la comunidad y cuyo efecto es difícil de identificar y ponderar de manera aislada. Por tal razón, es muy importante la realización de estudios de composición y superposición de dietas en asociaciones de especies con hábitos y morfologías similares. Estas investigaciones pudieran mostrar evidencias de competencia entre las especies por los recursos tróficos o, en su defecto, evidenciar mecanismos alternativos que expliquen la coexistencia de las especies de peces demersales de fondos blandos. En el Pacífico central mexicano son escasos los trabajos que abordan análisis tróficos de las especies de raya. Sólo se han localizado los estudios de Valadez-González *et al.* (2000, 2001, 2006) sobre tres especies de raya capturadas en la costa de Jalisco y Colima.

Los objetivos de este trabajo fueron determinar el patrón espacial de distribución, caracterizar el espectro trófico, medir la amplitud del nicho, analizar los cambios en la alimentación en relación con factores espaciales y temporales, e investigar las interacciones tróficas de tres especies de raya de la familia Urotrygonidae: *Urobatis halleri* (Cooper 1863), *Urotrygon munda* Gill 1863 y *Urotrygon rogersi* (Jordan y Starks 1895). La especie *U. munda* ha sido reportada anteriormente para el área de estudio como *U. asterias* (Aguilar-Palomino *et al.* 1996, 2001; Valadez-González *et al.* 2006), nombre que debe ser considerado en la sinonimia de esta especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de muestreo está localizada en el extremo sur de la costa del estado de Jalisco, en el Pacífico central mexicano

2001b, 2003), coastal fish (Godínez-Domínguez *et al.* 2000), and soft-bottom benthic macroinvertebrate communities (Godínez-Domínguez *et al.* 2009).

Forty-one trawls were made between October 2007 and October 2008 using shrimp trawl nets (mouth opening of 12 m) at four depths of the soft-bottom habitat: 20 m ($n = 18$), 40 m ($n = 12$), 60 m ($n = 5$), and 80 m ($n = 6$). The trawls of 30-min duration were carried out at night and their position was determined using the Global Positioning System (GPS). All the catch was placed on ice and transported immediately to the laboratory for processing. Abundance was estimated based on the number of individuals captured per unit area (CPUA). To determine the area towed per trawl (hectares), the distance covered was multiplied by the operational mouth opening of both trawl nets (see González-Sansón *et al.* 1997).

The three stingray species were collected during the two hydroclimatic periods that characterize the area: the warm period (T1), influenced by the NECC, extends from July to December, and the cold period (T2), influenced by the CC, extends from January to June. The stingrays were counted and separated from the other organisms captured to determine their total length (centimeters) and total weight (grams).

(19°10'30" N, 104°42'45" W; 19°21'11" N, 105°01'43" W; fig. 1). Esta región presenta una convergencia de dos sistemas de corrientes importantes: la Corriente de California (CC) y la Contracorriente Norecuatorial (CCNE). El predominio alterno de estas corrientes produce cambios en los patrones hidroclimáticos (Pacheco 1991, Filonov *et al.* 2000, Kessler 2006), y determina los ciclos estacionales de las comunidades de zooplancton (Franco-Gordo *et al.* 2001a, 2001b, 2003), peces costeros (Godínez-Domínguez *et al.* 2000) y macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos (Godínez-Domínguez *et al.* 2009).

Se realizaron 41 arrastres entre octubre de 2007 y octubre de 2008 con redes tipo camarero (12 m de boca) en cuatro estratos de profundidad de los fondos blandos: 20 m ($n = 18$), 40 m ($n = 12$), 60 m ($n = 5$) y 80 m ($n = 6$). Los arrastres fueron nocturnos con una duración de 30 min y sus posiciones se determinaron por medio de un Sistema Global de Posicionamiento (GPS). El total de la captura se colocó en hielo y se trasladó inmediatamente a los laboratorios para ser procesado. Para la estimación de la abundancia se utilizó el número de individuos capturados por unidad de área (CPUA). Para determinar el área barrida por cada arrastre (hectáreas), se multiplicó la distancia recorrida por la longitud de operación de la boca de ambas redes de arrastre (ver González-Sansón *et al.* 1997).

Las tres especies de raya se recolectaron durante los dos periodos hidroclimáticos existentes en el área: el periodo cálido o de influencia de la CCNE (T1), que se extiende de julio a diciembre, y el periodo frío o de influencia de la CC (T2), el cual se extiende de enero a junio. Las rayas fueron contadas y separadas del resto de los organismos capturados para determinar su longitud total (centímetros) y peso total (gramos). El sexo se determinó por la presencia o ausencia de pterigopodios (claspers). A cada una de las rayas se le extrajo el estómago para su posterior análisis en el laboratorio. Los estómagos se congelaron (-4°C) hasta su procesamiento en el laboratorio. Los organismos encontrados dentro de cada estómago se identificaron hasta el taxón más bajo posible con la ayuda de claves especializadas para cada grupo (Keen 1971; Brusca 1980; Fischer *et al.* 1995; Hendrickx 1996, 1997a, 1997b; Hendrickx y Estrada-Navarrete 1996; De León-González *et al.* 2009). Los estómagos de las rayas se agruparon por especie, periodo de estudio, clase de talla y sexo. No se consideraron los estómagos vacíos para los análisis.

Para determinar la suficiencia del número de estómagos analizados, se generaron curvas de acumulación de presas para cada especie de raya por periodo de estudio, clase de talla y sexo por medio de un procedimiento de remuestreo con 50 aleatorizaciones usando el programa EstimateS 8.2 (Colwell 2009).

Los componentes alimentarios encontrados en los estómagos se cuantificaron de acuerdo con los siguientes métodos: numérico ($\%N = N_i/N_e$, donde N_i es el número de organismos encontrados de una categoría i y N_e es el número

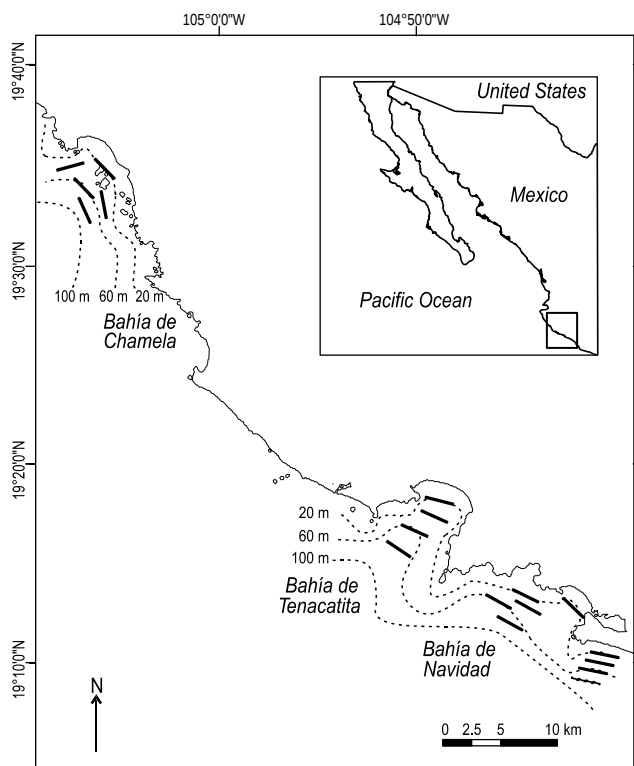


Figure 1. Study area: central Mexican Pacific. The wide, short lines indicate the sampling trawls and the dashed lines the isobaths (m).

Figura 1. Área de estudio: Pacífico central mexicano. Las líneas gruesas y cortas indican los arrastres realizados y las líneas punteadas las isóbatas (m).

Sex was determined based on the presence or absence of claspers. The stomach was extracted from each stingray for subsequent analysis. Stomachs were frozen (-4°C) until processing. The organisms found in each stomach were identified to the lowest taxon possible based on specialized keys for each group (Keen 1971; Brusca 1980; Fischer *et al.* 1995; Hendrickx 1996, 1997a, 1997b; Hendrickx and Estrada-Navarrete 1996; De León-González *et al.* 2009). Stomachs were grouped per species, season, size class, and sex. Empty stomachs were not considered in the analysis.

To determine the adequacy of the number of stomachs analyzed, cumulative prey curves were generated for each stingray species per season, size class, and sex by a bootstrap procedure with 50 replications using the EstimateS 8.2 software (Colwell 2009).

The food components found in the stomachs were quantified according to the following methods: numeric ($\%N = N_i/N_t$, where N_i is the number of organisms in category i and N_t is the total number of organisms found in all categories); gravimetric ($\%W = W_i/W_t$, where W_i is the weight of category i and W_t is the total weight of all the categories found); frequency of occurrence ($\%FO = N_o/N_s$, where N_o is the number of occurrences of category i and N_s is the total number of stomachs analyzed); and index of relative importance ($IRI = (\%N + \%W) \times \%FO$) (Pinkas *et al.* 1971), used to calculate the percent contribution of each food category to the diet (Cortés 1997).

Smith's (1982) index was used to determine the trophic subniche breadth and Pianka's (1973) index was used to calculate the dietary overlap, both following the procedures described by Krebs (1999). Estimates were made using Software for Ecological Methodology 7.0. These indices were estimated using the weight percent values ($\%W$) contributed by each of the prey groups.

The distance-transformed values of Pianka's index ($1 - \text{Pianka}$) were used to analyze the trophic interactions as a function of the diets of the stingray species per season, size class, and sex. Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) and agglomerative hierarchical clustering (unweighted pair-group method with arithmetic mean, UPGMA) were performed. Analyses were made using STATISTICA 7.0.

Similarity and dissimilarity percentages (SIMPER) were calculated to identify the contribution of the prey groups to the diet of each stingray species in each season (similarity) and between seasons (dissimilarity). Analyses were carried out using PRIMER 5.2.2 (Clarke and Gorley 2004).

RESULTS

Bathymetric distribution of the abundance of stingrays

The three stingray species analyzed showed a similar distribution pattern for CPUA relative to depth (fig. 2). The bathymetric distribution showed a marked preference by all three species for 20 m depth in both hydroclimatic periods

total de organismos encontrados de todas las categorías); gravimétrico ($\%P = P_i/P_t$, donde P_i es el peso de la categoría i y P_t es el peso total de todas las categorías encontradas); frecuencia de ocurrencia ($\%FO = N_o/N_s$, donde N_o es el número de ocurrencias de la categoría i y N_s es el número total de estómagos analizados); y el índice de importancia relativa ($IIR = (\%N + \%P) \times \%FO$) (Pinkas *et al.* 1971), que permite valorar la importancia de cada categoría alimentaria en la dieta y es expresado en porcentaje (Cortés 1997).

Se estimó el índice de Smith (1982) para conocer la amplitud del subnicho trófico y se calculó el índice de Pianka (1973) para conocer la superposición de las dietas, ambos según los procedimientos de Krebs (1999). Los cálculos se realizaron con el programa Ecological Methodology 7.0. Estos índices se estimaron con los valores porcentuales de peso ($\%P$) que contribuyen cada uno de los grupos de presas.

Se utilizaron los valores del índice de Pianka transformados a distancia ($1 - \text{Pianka}$) para analizar las asociaciones en función de las dietas de las especies de raya por periodo de estudio, clase de talla y sexo. Se empleó el método de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) y el análisis de clasificación numérica jerárquica aglomerativa (promedio aritmético de grupos de pares no ponderados, UPGMA). Los análisis se hicieron con el programa STATISTICA 7.0.

Se calcularon porcentajes de similitud y disimilitud (SIMPER) para identificar la importancia de los grupos de presas en la dieta de las especies de raya en cada periodo (similitud) y entre periodos (disimilitud). Los análisis se hicieron con el programa PRIMER versión 5.2.2 (Clarke y Gorley 2004).

RESULTADOS

Distribución batimétrica de la abundancia de rayas

Se observó un patrón similar de la distribución de la CPUA con respecto a la profundidad para las tres especies de raya estudiadas (fig. 2). La distribución batimétrica mostró una marcada predilección de las tres especies por los 20 m de profundidad en ambos periodos hidroclimáticos (T1 y T2). Los valores bajos de CPUA a 40 m de profundidad y la práctica ausencia de valores a los 60 y 80 m indican un intervalo estrecho de distribución costera de estas especies.

Descripción general de las dietas

Se examinaron un total de 579 estómagos de las tres especies de raya, pero sólo se consideraron 471 (81.3%), ya que los demás se encontraban vacíos; 204 estómagos se analizaron en el periodo T1 y 267 en el periodo T2 (tabla 1). Las presas encontradas se agruparon en 26 categorías (18 crustáceos, 2 poliquetos, 4 peces y 2 moluscos) para posibilitar la comparación (tabla 2).

Se analizaron 175 estómagos de *U. halleri*, de los cuales 32 estaban vacíos. La dieta de esta especie estuvo compuesta

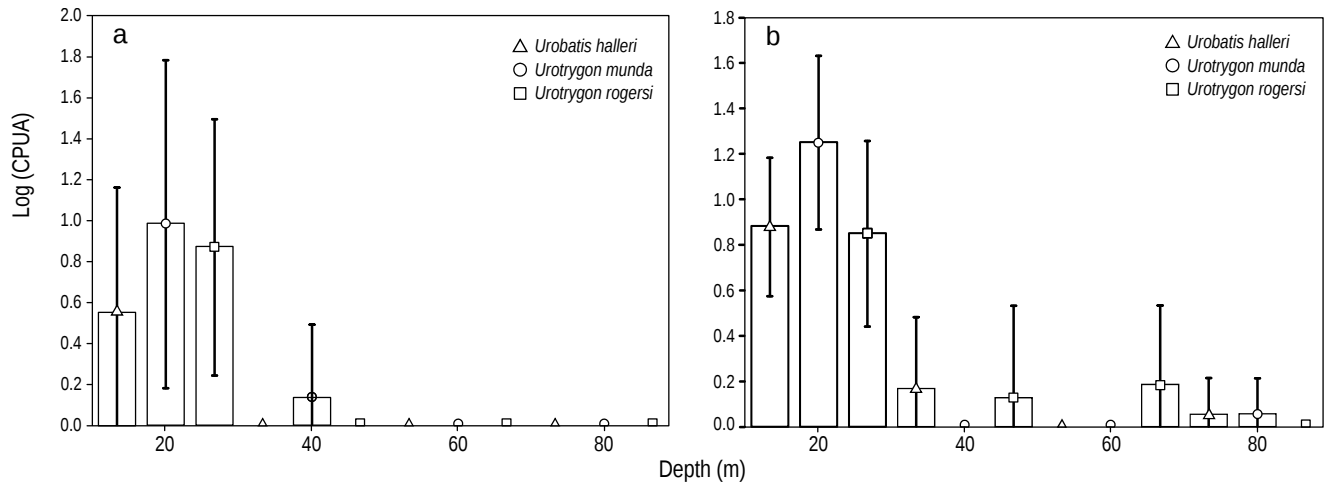


Figure 2. Bathymetric distribution of the mean catch per unit area (CPUA) of the three round stingray species (symbols) analyzed during (a) the period influenced by the North Equatorial Countercurrent (T1) and (b) the period influenced by the California Current (T2). Vertical lines show the 95% confidence interval.

Figura 2. Distribución batimétrica del promedio de la captura por unidad de área (CPUA) de las tres especies de raya (símbolos) durante (a) el periodo de influencia de la Contracorriente Norecuatorial (T1) y (b) el periodo de influencia de la Corriente de California (T2). Las líneas verticales representan el intervalo de confianza de 95%.

(T1 and T2). The low CPUA values for 40 m and practically null values for 60 and 80 m depths indicate that these species have a narrow range of coastal distribution.

General description of the diets

A total of 579 stingray stomachs were analyzed but only 471 (81.3%) were considered since the rest were empty; 204 stomachs were analyzed in period T1 and 267 in period T2 (table 1). Prey items found were grouped into 26 categories (18 crustaceans, 2 polychaetes, 4 fishes, and 2 molluscs) to enable the comparison (table 2).

In regard to *U. halleri*, 175 stomachs were analyzed of which 32 were empty. The diet of this species was mainly composed of microcrustaceans, such as caridean shrimp and brachyuran and stomatopod larvae (>80% IRI), and differed significantly between seasons (table 2). During period T1 three main categories were identified: Processidae, stomatopod larvae, and brachyuran larvae (>96% IRI). During period T2 the diet consisted primarily of amphipods, carideans

principalmente de microcrustáceos, como carídeos y larvas de estomatópodos y braquiuros (>80% IIR), y presentó cambios importantes entre los periodos de estudio (tabla 2). Durante el periodo T1 la dieta estuvo compuesta principalmente de tres categorías: Processidae, larvas de estomatópodos y larvas de braquiuros (>96% IIR). Durante el periodo T2, las categorías de mayor importancia en la dieta fueron amfípodos, carídeos (Ogyriididae y Processidae), *Portunus asper* y peneidos (>93% IIR).

Se analizaron 268 estómagos de *U. munda*, de los cuales 53 se encontraron vacíos. Los crustáceos fueron el alimento principal para esta especie. En el periodo T1 se identificaron dos categorías como principales componentes en la dieta: Processidae (77.68% IIR) y Ogyriididae (18.85% IIR). Para el periodo T2 se identificaron estas dos mismas categorías, pero con diferentes proporciones: Processidae con el 52.38% IIR y Ogyriididae con el 44.52% IIR (tabla 2).

Se examinaron 136 estómagos de *U. rogersi*, de los cuales 23 resultaron vacíos. Esta especie se alimentó principalmente de microcrustáceos, Processidae (89.6% IIR) y Ogyriididae

Table 1. Number of stomachs analyzed per species, size class (total length), and season (T1, period influenced by the North Equatorial Countercurrent; and T2, period influenced by the California Current).

Tabla 1. Número de estómagos analizados por especie, clase de talla (longitud total) y temporada de estudio (T1, periodo de influencia de la Contracorriente Norecuatorial; y T2, periodo de influencia de la Corriente de California).

Size class (cm)	<i>Urobatis halleri</i>		<i>Urotrygon munda</i>		<i>Urotrygon rogersi</i>	
	T1	T2	T1	T2	T1	T2
<25 (1)	18	44	27	25	4	9
26–38 (2)	28	23	22	63	34	26
>39 (3)	23	7	37	41	11	29

Table 2. Diet composition of three round stingray species in percent contribution of the numeric (%N), weight (%W), and relative importance (%IRI) indices of food categories for each season (T1, period influenced by the North Equatorial Countercurrent; and T2, period influenced by the California Current).**Tabla 2.** Composición de la dieta de las tres especies de raya en porcentajes de contribución de los índices numérico (%N), peso (%W) e importancia relativa (%IRI) de las categorías alimenticias en cada periodo de estudio (T1, periodo de influencia de la Contracorriente Norecuatorial; y T2, periodo de influencia de la Corriente de California).

	T1						T2					
	<i>Urobatis halleri</i>			<i>Urotrygon munda</i>			<i>Urobatis halleri</i>			<i>Urotrygon munda</i>		
	%N	%W	%IRI	%N	%W	%IRI	%N	%W	%IRI	%N	%W	%IRI
Amphipoda	0.69	1.63	0.31	0.15	0.02	0.00	0.08	0.04	0.00	0.00	0.13	0.03
Anomura							24.49	19.62	33.13	0.50	0.13	0.03
Calappidae				0.04	0.02	0.00				0.05	0.25	0.00
Caridea (unidentifiable)	0.01	0.02	0.00									
Euphausiidae	0.55	1.08	0.06									
Isopoda	0.05	0.29	0.03	0.37	0.11	0.04	0.31	0.17	0.02	0.01		
Leucosiidae												
Brachyura (larvae)	3.06	7.92	5.48	0.41	0.48	0.07	1.14	1.89	0.61	0.03	0.20	0.00
Ogyriiidae	0.23	0.81	0.22	19.03	13.59	18.85	7.89	5.45	4.62	10.47	2.64	2.24
Penaeidae	0.04	0.15	0.01	0.37	0.23	0.02	0.08	6.54	0.15	34.63	9.40	22.55
Portunidae	0.44	2.48	0.70	0.49	1.45	0.17	0.47	0.96	0.08	3.21	32.17	12.08
Processidae	55.42	43.06	64.24	75.15	62.46	77.68	85.70	58.16	89.62	12.84	9.17	15.03
Raninidae										0.86	13.85	2.26
Squillidae	1.15	3.40	1.57	0.45	1.92	0.29	0.47	0.29	0.09	0.70	1.06	0.16
Stomatopoda (larvae)	38.03	35.55	26.82	1.87	0.63	0.50	0.47	0.42	0.08	52.41	36.05	52.38
Xanthidae	0.07	0.11	0.00							0.13	1.09	0.05
Polychaeta (unidentifiable)							0.08	0.42	0.01	0.39	1.42	0.20
Serpullidae	0.05	0.95	0.08	0.07	0.16	0.01	2.11	10.48	2.61	0.03	0.01	0.00
Mollusca (unidentifiable)	0.02	0.03	0.00	0.04	0.02	0.00				0.13	0.66	0.01
Loliginidae							0.51	0.26	0.05	0.10	0.23	0.01
Bothidae	0.02	0.53	0.01	0.90	9.27	0.68	0.51	4.22	0.16	0.03	2.23	0.02
Congridae				0.04	0.72	0.01	0.17	1.00	0.04	0.08	0.50	0.01
Netastomatidae								2.35	0.09			
Fishes (unidentifiable)	0.18	1.99	0.46	0.63	8.93	1.67	0.34	1.28	0.11	0.21	3.21	0.21
										0.26	3.10	0.27
										0.64	3.06	0.59

(Ogyriididae and Processidae), *Portunus asper*, and penaeids (>93% IRI).

In the case of *U. munda*, 268 stomachs were analyzed, 53 of which were empty. Crustaceans were the main food item of this species. During period T1, two main categories were identified: Processidae (77.68% IRI) and Ogyriididae (18.85% IRI). These same two categories were also identified during period T2 but with different proportions: Processidae with 52.38% and Ogyriididae with 44.52% IRI (table 2).

In the case of *U. rogersi*, 136 stomachs were analyzed of which 23 were empty. The diet of this species consisted mainly of microcrustaceans: Processidae (89.6% IRI) and Ogyriididae (4.62% IRI). During period T2, both these

(4.62% IIR). Durante el periodo T2 se presentaron estas dos categorías en la dieta (54.4% y 34.7% IIR, respectivamente), así como Penaeidae (6.9% IIR) (tabla 2).

Se considera que el número de estómagos analizados es el adecuado para describir la dieta de las tres especies de raya en este estudio, ya que las curvas muestran una tendencia hacia la asíntota, con excepción de la comparación entre clases de talla de *U. rogersi* para T1, en la cual hubiera sido deseable un tamaño de muestra mayor (fig. 3).

Amplitud del subnicho trófico

Los valores del índice de Smith para *U. halleri* indican un cambio del periodo T1, cuando los valores promedio para las

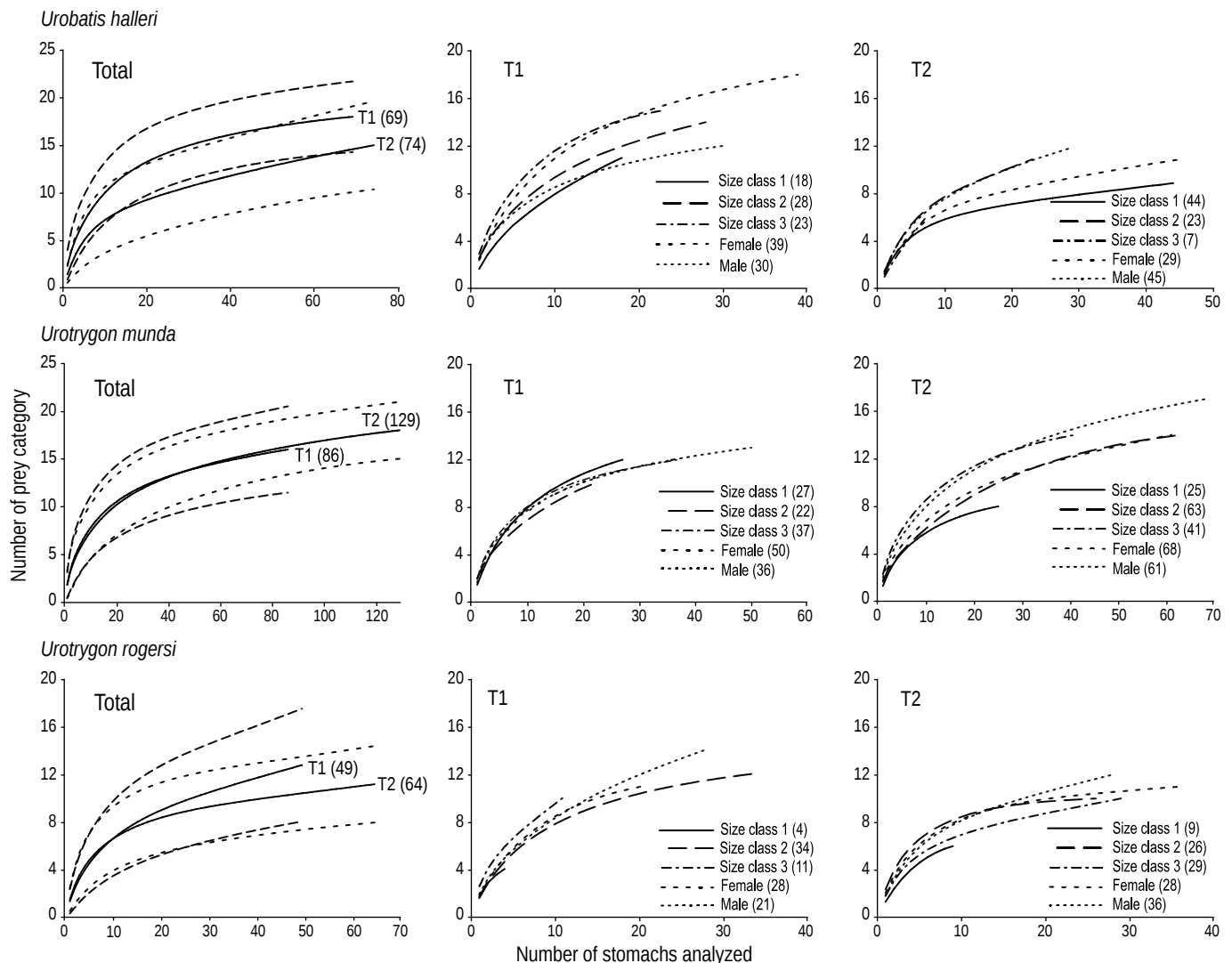


Figure 3. Cumulative prey curves randomly generated with 50 resamplings for each each round stingray species and season (periods T1 and T2). In the total plot for each species, the 95% confidence interval is added to the curve for each period. Size classes (1, 2, and 3; see table 1) and sex (female and male) are plotted for each period. In parentheses the number of stomachs analyzed.

Figura 3. Curvas acumuladas de presas generadas al azar con 50 remuestreos para cada especie de raya y periodo de estudio (T1 y T2). En el gráfico total para cada especie, se agrega el intervalo de confianza (95%) a la curva de cada periodo. Para cada periodo se grafican las clases de talla (1, 2 y 3; ver tabla 1) y el sexo (hembras y machos). Entre paréntesis, el número de estómagos analizados.

categories were identified (54.4% and 34.7%, respectively), as well as Penaeidae (6.9% IRI) (table 2).

The number of stomachs analyzed was considered sufficient to describe the diet of the three stingray species under study since the curves showed an asymptotic trend, except in the case of the comparison of *U. rogersi* size classes in T1, when a larger sample would have been preferable (fig. 3).

Trophic subniche breadth

The values of Smith's index for *U. halleri* indicate a change from period T1, when the mean values for the three size classes ranged from 0.51 to 0.62, to period T2, when the mean values ranged from 0.82 to 0.92 (fig. 4a). Regarding the sexes, higher values were also recorded during T2 (fig. 4b). Differences were not observed among sizes and between sexes in each period.

In the case of *U. munda* and *U. rogersi*, the values of Smith's index did not show any differences between periods or present a pattern within the periods in relation to size or sex (fig. 4a, b).

Dietary overlap and trophic interactions

There was a clear difference in the overlapping of diets based on Pianka's index for all three stingray species between the two hydroclimatic periods (fig. 5). The main clustering factor was seasonality, while size- and sex-related patterns were not observed for the three species.

The similarity analysis of the diets of the three stingray species showed that the typifying prey items in period T1 were Processidae, with a similarity percentage range of 32.5–51.3%, distantly followed by fishes (6.4–12.4%) and brachyuran larvae, which were important for *U. rogersi* (8.6%) and *U. halleri* (19.86%). Ogyriididae was important for *U. munda* (22.7%) and *U. rogersi* (13.9%) (table 3). In period T2, the typifying prey items were Processidae (18.8–28.7%), Ogyriididae (11.4–36.2%), and *Portunus asper* (8.3–20.4%). The items that typified the dissimilarity between periods for all three stingray species were Penaeidae, Processidae, *Portunus asper*, fishes, and Squillidae.

DISCUSSION

Species of the order Rajiformes are characterized by having a mouth on the ventral side of the body. This is a morphological restriction that directly affects their feeding habits since they consume organisms found on the ocean floor (benthos). Trophic studies of these species worldwide describe the strategies employed by them to obtain food. In general, different authors indicate that temporal and ontogenetic patterns govern the feeding behaviour of these species, as prey abundance at certain times of the year and predator-prey size relationships play a fundamental role in

tres clases de talla variaron entre 0.51 y 0.62, al periodo T2, cuando los valores promedio variaron de 0.82 a 0.92 (fig. 4a). En relación con los sexos, también se encontraron los valores más altos durante el periodo T2 (fig. 4b). No se observaron diferencias entre las tallas ni entre los sexos dentro de cada periodo.

Los valores del índice de Smith para *U. munda* y *U. rogersi* no mostraron diferencias entre periodos; tampoco presentaron ningún patrón dentro de los periodos relacionado con la talla o el sexo (fig. 4a, b).

Superposición de dietas e interacciones tróficas

Existe una clara diferenciación en la superposición de las dietas, con base en el índice de Pianka, para las tres especies

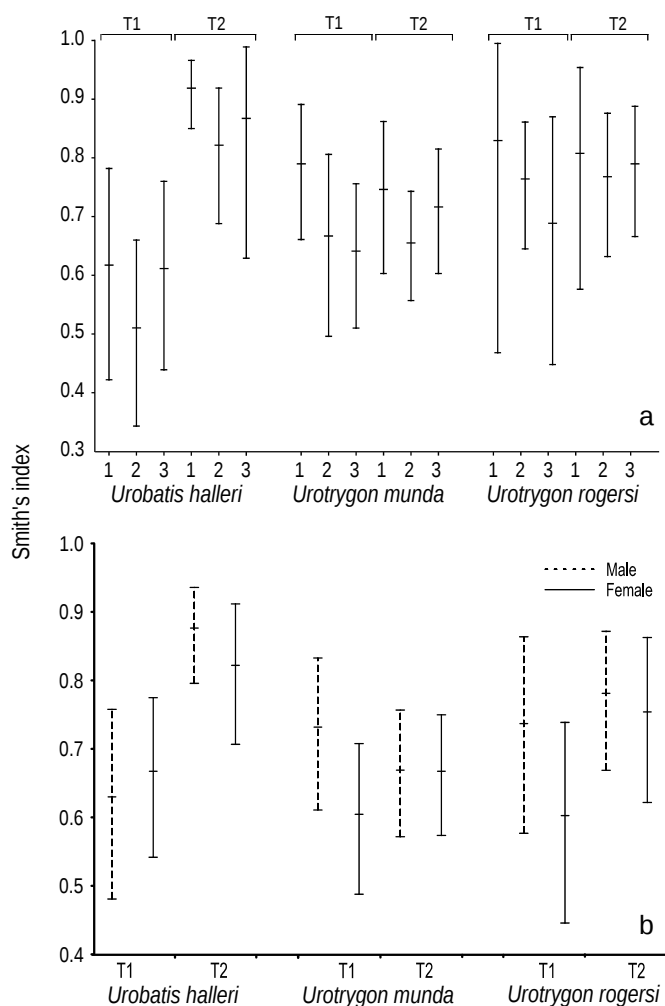


Figure 4. Smith's index average values ($\pm 95\%$ confidence interval) for each round stingray species and season (T1 and T2) analyzed according to (a) size class (1, 2, and 3; see table 1) and (b) sex (male and female).

Figura 4. Valores promedio del índice de Smith ($\pm 95\%$ intervalo de confianza) para cada especie de raya y periodo de muestreo (T1 y T2) según (a) la clase de tallas (1, 2 y 3; ver tabla 1) y (b) el sexo (machos y hembras).

defining the diet of species. In turn, sex is not an important factor affecting the trophic behaviour of stingray species in their habitats (Treloar *et al.* 2007, San Martin *et al.* 2007, Belleggia *et al.* 2008, Saglam and Bascinar 2008, Barbini *et al.* 2010). They feed mainly on crustaceans and small

de raya entre los dos periodos de muestreo (fig. 5). El principal factor de agrupación fue la estacionalidad y no se evidenciaron patrones relacionados con la talla y el sexo de las tres especies de raya.

Según el análisis de similitud de las dietas de las tres especies de raya, las categorías que tipificaron las asociaciones de presas durante T1 fueron principalmente Processidae, con un intervalo del porcentaje de similitud de 32.5% a 51.3%, seguidos de lejos por los peces (6.4% a 12.4%) y las larvas de braquiuros, que fueron importantes para *U. rogersi* (8.6%) y *U. halleri* (19.86%). Ogyriidae resultó importante para *U. munda* (22.7%) y *U. rogersi* (13.9%) (tabla 3). Las categorías de presas que tipificaron la dieta de las rayas en T2 fueron Processidae (18.8% a 28.7%), Ogyriidae (11.4% a 36.2%) y *Portunus asper* (8.3% a 20.4%). El grupo de presas que tipificaron la disimilitud entre las temporadas para las tres especies de raya fueron Penaeidae, Processidae, *Portunus asper*, peces y Squillidae.

DISCUSIÓN

Las especies del orden Rajiformes se caracterizan por tener la boca en la parte ventral del cuerpo. Ésta es una restricción morfológica que influye directamente en los hábitos alimentarios de estos organismos, los cuales consumen organismos que se encuentran sobre el fondo marino (bentos). En los estudios tróficos sobre las especies del orden Rajiformes alrededor del mundo, se describen las estrategias alimentarias de estas especies para conseguir su alimento. En general, los diferentes autores señalan a los patrones temporales y ontogénicos como determinantes en el comportamiento trófico de estas especies, ya que la abundancia de las presas durante ciertas temporadas del año y la relación entre la talla del depredador y las presas son fundamentales para definir la dieta de las especies. En cambio, el sexo no es un factor importante que influya en el comportamiento trófico de las especies de raya en sus hábitats (Treloar *et al.* 2007, San Martin *et al.* 2007, Belleggia *et al.* 2008, Saglam y Bascinar 2008, Barbini *et al.* 2010). Su alimentación se basa principalmente en crustáceos y peces pequeños de hábitos bentónicos, y con menor importancia en moluscos (Schlussel *et al.* 2010), poliquetos (Ebert y Cowley 2003) y zooplancton (Sampson *et al.* 2010).

En la mayoría de las comparaciones realizadas de los hábitos alimentarios, la curva acumulada de presas indica un comportamiento asintótico, con excepción de la comparación por tallas para *U. rogersi*. En este último caso, los resultados podrían estar sujetos a una nueva interpretación con un número de estómagos adicional; sin embargo, dado que los índices utilizados para analizar la superposición de la dieta y la amplitud del subnicho trófico están basados en la proporción del peso de las presas, el criterio de suficiencia de las muestras basado sólo en el número de presas pudiera resultar demasiado conservador.

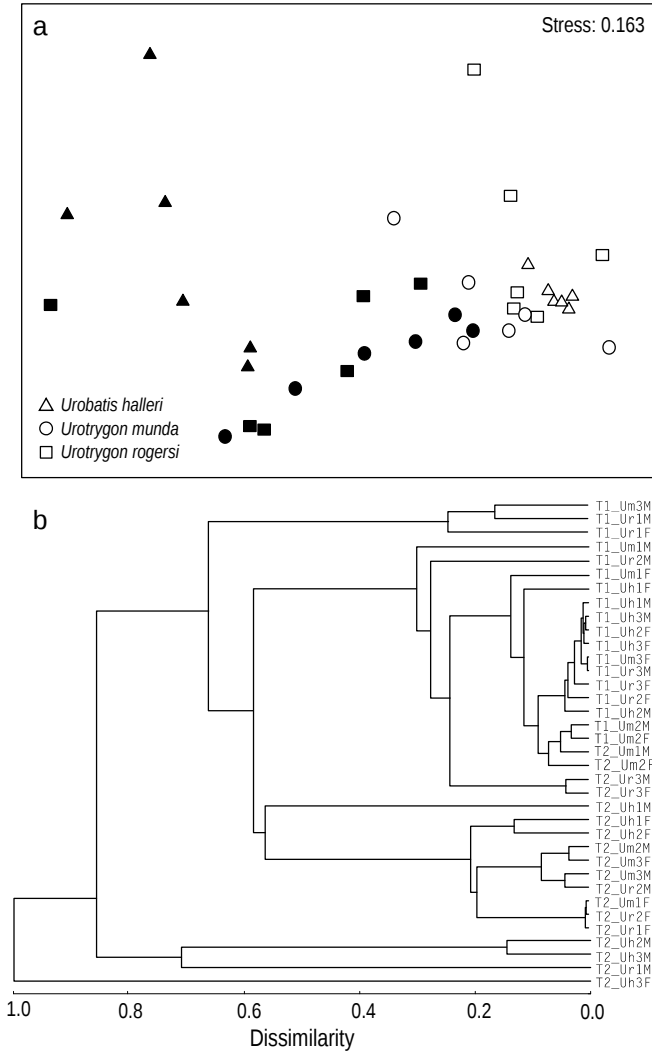


Figure 5. (a) Nonmetric multidimensional scaling: filled symbols represent period T1 and empty symbols period T2. (b) Dendrogram of the cluster analysis of the dissimilarity in diet overlap (1 - Pianka) of the three round stingray species analyzed. Dendrogram nomenclature: period (T1, T2), species (Uh, *Urobatis halleri*; Um, *Urotrygon munda*; Ur, *Urotrygon rogersi*), size class (1, <26 cm; 2, 26.1–38.7 cm; 3, >38.8 cm), and sex (F, female; M, male).

Figura 5. (a) Escalado multidimensional no métrico: los símbolos llenos representan el periodo T1 y los símbolos vacíos el periodo T2. (b) Dendrograma del análisis de agrupamiento de la disimilitud en el traslape de la dieta (1 - Pianka) de las tres especies de raya analizadas. La nomenclatura del dendrograma es la siguiente: periodo (T1, T2), especie (Uh, *Urobatis halleri*; Um, *Urotrygon munda*; Ur, *Urotrygon rogersi*), clase de talla (1, <26 cm; 2, 26.1–38.7 cm; 3, >38.8 cm) y sexo (F, hembra; M, macho).

Table 3. SIMPER analysis of preys found in the stomach contents of three round stingray species analyzed per season (T1, period influenced by the North Equatorial Countercurrent; and T2, period influenced by the California Current).**Tabla 3.** Análisis SIMPER de las presas encontradas en el contenido estomacal de las tres especies de raya analizadas para cada periodo (T1, periodo de influencia de la Contracorriente Norecuatorial; y T2, periodo de influencia de la Corriente de California).

Item category	<i>Urobatis halleri</i>		<i>Urotrygon munda</i>		<i>Urotrygon rogersi</i>	
Similarity	T1	T2	T1	T2	T1	T2
Processidae	41.52	18.80	32.50	25.74	51.31	28.67
Brachyura (larvae)	19.86				8.61	
Portunidae	10.89	14.20		8.33		20.45
Fishes (unidentifiable)	6.39		9.43		12.38	
Amphipoda	5.47	18.99				
Squillidae	4.36	22.37	5.69			
Ogyriididae		11.40	22.73	31.94	13.89	36.20
Bothidae			10.17			
Stomatopoda (larvae)			9.25			
Nettastomatidae				10.47		
Penaeidae				9.00		
Dissimilarity	T1 vs T2		T1 vs T2		T1 vs T2	
Penaeidae	10.68		9.95		9.63	
Processidae	9.76		4.69		7.41	
Portunidae	9.48		4.77		10.60	
Ogyriididae	8.67		5.40		10.73	
Squillidae	8.44		6.18		7.68	
Brachyura (larvae)	8.14		4.90		6.85	
Amphipoda	7.24		3.17		5.17	
Fishes (unidentifiable)	5.86		8.81		10.42	
Serpullidae	4.43				7.74	
Loliginidae	3.45					
Isopoda	2.56		2.66			
Bothidae			10.79			
Nettastomatidae			8.79		4.04	
Stomatopoda (larvae)			6.75		4.06	
Raninidae			3.61			
Polychaeta (unidentifiable)					3.70	

benthic fish, and to a lesser extent on molluscs (Schlussel *et al.* 2010), polychaetes (Ebert and Cowley 2003), and zooplankton (Sampson *et al.* 2010).

In most of our comparisons of the feeding habits, the cumulative prey curve indicated an asymptotic behaviour, except in the size comparison for *U. rogersi*. In this last case, the results could be subject to a new interpretation with an additional number of stomachs; however, as the indices used to analyze the dietary overlap and trophic subniche breadth are based on the proportion of prey weight, the sufficiency criterion for the samples based solely on the number of prey may be too conservative.

The diet of the stingray species considered in this study was dominated by crustaceans and fishes during period T1. During period T2, the consumption of fishes decreased and

Durante el periodo T1, los crustáceos y peces fueron los grupos de mayor importancia en la dieta de las especies de raya consideradas en este estudio, mientras que durante el periodo T2 disminuyó el consumo de peces y el de crustáceos se elevó. Estos resultados difieren con lo reportado por Valadez-González *et al.* (2001, 2006), quienes no encontraron variabilidad estacional en las dietas de estas especies en años anteriores. El incremento de crustáceos en la dieta y el detrimento de los peces durante el periodo T2 podría estar determinado por un incremento en la disponibilidad de crustáceos, ya que en esta zona está documentado el desplazamiento estacional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos hacia aguas someras (20 m) durante los periodos de influencia de la CC (T2) (Godínez-Domínguez y González-Sansón 1998).

that of crustaceans increased. These results differ from that reported by Valadez-González *et al.* (2001, 2006), who did not find any seasonal variability in the diets of these species in previous years. The increase of crustaceans and decrease of fishes in the diet during period T2 may be determined by an increase in the availability of crustaceans. It has been documented that in this area there is a seasonal displacement of the benthic macroinvertebrate community to shallow waters (20 m) during the period influenced by the CC (T2) (Godínez-Domínguez and González-Sansón 1998).

The prey items that typified the similarity of the diet in each period were basically the same as those that typified the dissimilarity between seasons for the three stingray species, which can be explained by the fact that those prey appear in both periods and only vary in the percentage of importance. The same argument can be used to explain the change observed in the trophic subniche breadth for *U. halleri*. This variation can for the most part be attributed to subtle changes in the number and contribution of some species from one period to the other. Seasonal changes in diet based on changes in prey availability have been reported for several ray species worldwide (Muto *et al.* 2001, Collins *et al.* 2007, San Martín *et al.* 2007, Moura *et al.* 2008, Sommerville *et al.* 2011). Braccini and Perez (2005) and Saglam and Bascinar (2008) observed that dietary changes occur as a result of the versatility of species of Rajiformes to change their diet in response to the abundance of prey in the environment, rather than based on food preference or selectivity (Rinewalt *et al.* 2007).

Ontogenetic dietary changes have been recorded for several species of Rajiformes throughout the world, and a pattern that has emerged for rays is that as juveniles they feed on crustaceans, but on reaching larger sizes, fishes constitute an important part of their diet (Koen-Alonso *et al.* 2001, Valadez-González *et al.* 2006, Bizarro *et al.* 2007, Belleggia *et al.* 2008, Moura *et al.* 2008, Sommerville *et al.* 2011). These species incorporate fishes and other organisms into their diets as they develop their capacity and ability to capture them (Sommerville *et al.* 2011), since major dietary changes are related to predator size (Ebert and Cowley 2003, Bizarro *et al.* 2007, Barbini *et al.* 2010, Schlusser *et al.* 2010) and mouth morphology (Smith and Merriner 1985, Fariasa *et al.* 2006, Collins *et al.* 2007, Treloar *et al.* 2007, Marshall *et al.* 2008, Barbini *et al.* 2010). Other factors exist that interact with the previous ones and that are related to changes in diet across bathymetric gradients and habitats, which can be explained by changes in prey distribution along the gradient (Ebert and Cowley 2003, Bizarro *et al.* 2007). Our results show that there were no ontogenetic changes in the diets of *U. halleri*, *U. munda*, and *U. rogersi*, concurring with that reported by Valadez-González *et al.* (2001, 2006), who found no trophic differences in relation to the size of these species in the study area.

Though most rays are generalist feeders with broad trophic subniches, some species are specialist feeders and

Las categorías de presas que tipificaron la similitud de la dieta en cada periodo fueron básicamente las mismas especies que tipificaron la disimilitud entre las temporadas para las tres especies de raya, lo cual se explica por el hecho de que dichas presas aparecen durante ambos periodos y sólo varían en el porcentaje de importancia. El mismo argumento sirve para explicar el cambio observado en la amplitud del subnicho trófico de *U. halleri*. Dicha variación se debió, principalmente, a cambios sutiles en el número y contribución de algunas especies de un periodo a otro. Los cambios estacionales en la dieta basados en cambios en la disponibilidad de las presas se han documentados para varias especies de raya en el mundo (Muto *et al.* 2001, Collins *et al.* 2007, San Martín *et al.* 2007, Moura *et al.* 2008, Sommerville *et al.* 2011). Braccini y Perez (2005) y Saglam y Bascinar (2008) indican que los cambios en las dietas son producto de la versatilidad que tienen los Rajiformes de cambiar su alimentación en respuesta a la abundancia de las presas en el medio, más que a la preferencia o selectividad de alimento (Rinewalt *et al.* 2007).

Para varias especies de Rajiformes, se han documentado cambios ontogénicos en la dieta. Un patrón de cambio de dieta durante el crecimiento de varias especies de raya alrededor del mundo podría resumirse como: depredadores de crustáceos cuando jóvenes y, al alcanzar tallas mayores, los peces constituyen una parte importante de su dieta (Koen-Alonso *et al.* 2001, Valadez-González *et al.* 2006, Bizarro *et al.* 2007, Belleggia *et al.* 2008, Moura *et al.* 2008, Sommerville *et al.* 2011). Estas especies incorporan a los peces y otros organismos a la dieta conforme desarrollan su capacidad y habilidad para capturarlos (Sommerville *et al.* 2011), ya que los principales cambios en la dieta están en función del tamaño del depredador (Ebert y Cowley 2003, Bizarro *et al.* 2007, Barbini *et al.* 2010, Schlusser *et al.* 2010) y de la morfología de la boca (Smith y Merriner 1985, Fariasa *et al.* 2006, Collins *et al.* 2007, Treloar *et al.* 2007, Marshall *et al.* 2008, Barbini *et al.* 2010). Existen otros factores que interactúan con los anteriores y que están relacionados con cambios en la dieta a lo largo de gradientes batimétricos o hábitats, los cuales podrían explicarse por los cambios en la distribución de las presas en el gradiente (Ebert y Cowley 2003, Bizarro *et al.* 2007). Los resultados del presente estudio muestran que no existen cambios ontogénicos en la dieta de *U. halleri*, *U. munda* y *U. rogersi*, lo cual concuerda con lo reportado por Valadez-González *et al.* (2001, 2006), quienes no encuentran una diferenciación trófica con relación a la talla de estas especies en el área de estudio.

Si bien la mayoría de las rayas responden a estrategias alimentarias de tipo generalista con amplios subnichos tróficos, existen algunos ejemplos de estrategias especialistas cuya dieta se basa en un espectro de presas reducido (Smith y Merriner 1985, Bruno *et al.* 2000, Mabragaña *et al.* 2005, Sampson *et al.* 2010). También es frecuente encontrar reportes sobre los cambios en la amplitud del subnicho trófico relacionados con la talla y la época del año (Brickle *et al.*

base their diet on a reduced spectrum of prey (Smith and Merriner 1985, Bruno *et al.* 2000, Mabragaña *et al.* 2005, Sampson *et al.* 2010). Size- and season-related changes in trophic subniche breadth have also been documented (Brickle *et al.* 2003, Braccini and Perez 2005, Treloar *et al.* 2007, Marshall *et al.* 2008, Moura *et al.* 2008, Schlussek *et al.* 2010, Sommerville *et al.* 2011), further indicating the high adaptability of these species in terms of their generalist-opportunistic feeding strategy (Brickle *et al.* 2003, Collins *et al.* 2007). According to Colloca (2010), specialization increases the potential for competition among demersal fish species, including skates and rays.

The three stingray species analyzed here showed a similar pattern of habitat use, characterized by being a narrow bathymetric range of shallow soft bottoms, where the organisms occur without any spatial pattern in relation to size or sex. In the absence of differences in the abundance of the three stingray species studied, of a defined pattern of spatial or seasonal occurrence, of apparent migrations, and of differences in the size ranges between species, one would expect a marked dominance by one of them according to the competitive exclusion principle, if competition were an important factor among the species. In conclusion, relationships such as competition and predation had little influence on the structure and function of the stingray populations analyzed, as also found by González-Sansón and Aguilar-Palomino (unpublished data) for the soft-bottom demersal fish assemblages in the central Mexican Pacific. Resource partitioning is considered one of the main strategies for avoiding competition among species and among individuals of the same population; however, there are several examples showing that a large diversity and abundance of crustaceans allow the exploitation of such prey by a large number of predators, avoiding competitive interactions among predator species (Platell *et al.* 1998, Marshall *et al.* 2008). The coexistence of species with similar diets and a narrow trophic subniche is possible because the populations of these species can remain below the environmental carrying capacity, so the resources would not be a limiting factor (Colwell and Futuyma 1971).

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Aguilar-Palomino B, Mariscal-Romero J, González-Sansón G, Rodríguez-Ibarra LE. 1996. Ictiofauna demersal de fondos blandos de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México, en la primavera de 1995. *Cienc. Mar.* 22: 469–481.
- Aguilar-Palomino B, Pérez-Reyes C, Galván-Magaña F, Abitia-Cárdenas LA. 2001. Ictiofauna de la Bahía de Navidad, Jalisco, México. *Rev. Biol. Trop.* 49: 173–190.
- Allen GR, Robertson DR. 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. Hawaii Univ. Press, Hawaii, 332 pp.
- Barbini SA, Scenna LB, Figueroa DE, Cousseau MB, Díaz de Astarloa JM. 2010. Feeding habits of the Magellan skate: Effects of sex, maturity stage, and body size on diet. *Hydrobiologia* 641: 275–286.
- 2003, Braccini y Perez 2005, Treloar *et al.* 2007, Marshall *et al.* 2008, Moura *et al.* 2008, Schlussek *et al.* 2010, Sommerville *et al.* 2011), lo cual refuerza la idea de que las rayas tienen la capacidad de adaptarse como parte de la estrategia generalista oportunista (Brickle *et al.* 2003, Collins *et al.* 2007). De acuerdo con Colloca (2010), la especialización incrementa el potencial de la competencia entre especies de peces de sistemas demersales, lo cual incluye a las rayas.
- Las tres especies de raya estudiadas mostraron un patrón similar de uso de hábitat, el cual se caracteriza por ser un intervalo batimétrico estrecho de fondos blandos someros, donde los organismos se distribuyen sin ninguna pauta espacial relacionada con la talla o sexo. Al no existir diferencias en las abundancias de las tres especies de raya estudiadas, ni un patrón de ocurrencia espacial o estacional diferenciado, ni migraciones aparentes, ni diferencias en los intervalos de tallas entre las tres especies, cabría esperar una dominancia marcada de alguna de éstas por el principio de exclusión competitiva, en caso de ser la competencia un factor importante entre las especies estudiadas. En conclusión, las relaciones como competencia y depredación tuvieron poca influencia sobre la estructura y funcionamiento de las poblaciones de las rayas estudiadas, lo cual coincide con lo propuesto por González-Sansón y Aguilar-Palomino (datos no publicados) para la asociación de peces demersales de fondo blando en el Pacífico central mexicano. Se ha aceptado el argumento de que la partición de recursos es una de las estrategias principales para eludir la competencia entre especies y entre los individuos de una población; sin embargo, existen diversos ejemplos en los que una gran diversidad y abundancia de crustáceos permiten la explotación de éstos por un gran número de depredadores, evitando relaciones competitivas entre las especies de depredadores (Platell *et al.* 1998, Marshall *et al.* 2008). La coexistencia entre especies con dietas similares y un subnicho trófico estrecho puede ser posible por el hecho de que las poblaciones de dichas especies puedan permanecer por debajo de la capacidad de carga, por lo que los recursos no serían un factor limitante (Colwell y Futuyma 1971).
- Belgrano A, Scharler UM, Dunne J, Ulanowicz RE. 2006. *Aquatic Food Webs. An Ecosystem Approach*. Oxford Univ. Press, Oxford, 262 pp.
- Belleggia M, Mabragaña E, Figueroa DE, Scenna LB, Barbini SA, Díaz de Astarloa JM. 2008. Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *Sci. Mar.* 72: 701–710.
- Bizarro JJ, Robinson HJ, Rinewalt CS, Ebert DA. 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environ. Biol. Fish.* 80: 197–220.
- Braccini JM, Perez JE. 2005. Feeding habits of the sand skate *Psammobatis extenta* (Garman 1913): Sources of variation in dietary composition. *Mar. Freshwat. Res.* 56: 395–403.

- Brickle P, Laptikhovsky V, Pomper P, 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.
- Bruno C, Cousseau MB, Bremec C. 2000. Contribution of the polychaete annelids to the diet of *Cheilodactylus bergi* (Pisces, Cheilodactylidae) in Argentina. *Bull. Mar. Sci.* 67: 277–286.
- Brusca RC. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2nd ed. University of Arizona Press, Tucson, 513 pp.
- Clarke KR, Gorley RN. 2004. PRIMER v5: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Collins AB, Heupel MR, Hueter RE, Motta PJ. 2007. Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Mar. Freshwat. Res.* 58: 135–144.
- Colloca F, Carpentieri P, Balestri E, Ardizzone G. 2010. Food resource partitioning in a Mediterranean demersal fish assemblage: The effect of body size and niche width. *Mar. Biol.* 157: 565–574.
- Colwell RK. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and Application published at <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell RK, Futuyma DJ. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567–576.
- Coronado-Molina C, Amezcua-Linares F. 1988. Distribución y abundancia de los peces demersales de la costa de Guerrero, en el Pacífico de México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. México* 15: 67–93.
- 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.
- De León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss (eds.). 2009. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y America Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737 pp.
- Ebert DA, Cowley PD. 2003. Diet, feeding behaviour and habitat utilisation of the blue stingray *Dasyatis chrysonota* (Smith, 1828) in South African waters. *Mar. Freshwat. Res.* 54(8): 957–965.
- Ebert DA, Cowley PD, Compagno LJV. 1991. A preliminary investigation of the feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the west coast of southern Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 10: 71–81.
- Fariasi I, Figueiredo I, Moura T, Serrano-Gordo L, Neves ABS-P. 2006. Diet comparison of four ray species (*Raja clavata*, *Raja brachyura*, *Raja montagui* and *Leucoraja naevus*) caught along the Portuguese continental shelf. *Aquat. Living Resour.* 19: 105–114.
- Filonov AE, Tereshchenko IE, Monzón CO, González-Ruelas ME, Godínez-Domínguez E. 2000. Variabilidad estacional de los campos de temperatura y salinidad en la zona costera de los estados de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.* 26: 303–321.
- Fischer W, Krupp F, Scheinder W, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH (eds.). 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. FAO, Rome (Vols. I-II-III).
- Follas MC, Mulas A, Cabiddu S, Portu C, Deiana AM, Cau A. 2010. Diet and feeding habits of two skate species, *Raja brachyura* and *Raja miraletus* (Chondrichthyes, Rajidae), in Sardinian waters (central-western Mediterranean). *Ital. J. Zool.* 77: 53–60.
- Franco-Gordo C, Godínez-Domínguez E, Suárez-Morales E. 2001a. Zooplankton biomass variability in the Mexican eastern tropical Pacific. *Pac. Sci.* 55: 191–202.
- Franco-Gordo C, Suárez-Morales E, Godínez-Domínguez E, Flores-Vargas R. 2001b. A seasonal survey of the fish larvae community of the central Pacific coast of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 68: 383–396.
- Franco-Gordo C, Godínez-Domínguez E, Suárez-Morales E. 2003. Zooplankton diversity in the central Mexican Pacific. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57: 111–121.
- Gerking SD. 1994. Feeding Ecology of Fish. Academic Press, San Diego, California, 416 pp.
- Godínez-Domínguez E, González-Sansón G. 1998. Variación de los patrones de distribución batimétrica de la fauna macrobentónica en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.* 24: 337–351.
- Godínez-Domínguez E, Rojo-Vázquez JA, Galván-Piña VH, Aguilar-Palomino B. 2000. Changes in the structure of a coastal fish assemblage exploited by a small scale gillnet fishery during an El Niño-La Niña event. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 51: 773–787.
- Godínez-Domínguez E, Freire J, Franco-Gordo C, González-Sansón G. 2009. Decomposing diversity patterns of a soft-bottom macroinvertebrate community in the tropical eastern Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 89: 31–38.
- González-Sansón G, Aguilar-Palomino B, Arciniega-Flores J, García de Quevedo-Machain R, Godínez-Domínguez E, Landa-Jaime V, Mariscal-Romero J, Michel-Morfin JE, Saucedo-Lozano M. 1997. Variación espacial de la abundancia de la fauna de fondos blandos en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México (primavera 1995). *Cienc. Mar.* 23: 93–110.
- Hendrickx ME. 1996. Los Camarones Penaeoidea Bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacífico Mexicano. CONABIO. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 147 pp.
- Hendrickx ME. 1997a. Los Cangrejos Braquiuros (Crustacea: Brachyura: Dromiidae hasta Leucosiidae) del Pacífico Mexicano. CONABIO. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 178 pp.
- Hendrickx ME. 1997b. Los Cangrejos Braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano. CONABIO. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 274 pp.
- Hendrickx ME, Estrada-Navarrete FD. 1996. Los Camarones Pelágicos (Crustacea: Dendrobranchiata y Caridea) del Pacífico Mexicano. CONABIO. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 157 pp.
- Keen MA. 1971. Sea Shells of Tropical West America. Marine Molluscs from Baja California to Peru. Stanford Univ. Press, Stanford, California, 104 pp.
- Kessler WS. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 181–217.
- Koen-Alonso M, Crespo EA, García NA, Pedraza SN, Mariotti PA, Berón-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. Addison-Wesley, California, 620 pp.
- Link JS, Stockhausen WT, Methratta ET. 2006. Food-web theory in marine ecosystems. In: Belgrano A, Scharler UM, Dunne J, Ulanowicz RE (eds.), Aquatic Food Webs. An Ecosystem Approach. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 98–113.
- Mabragaña E, Giberto DA, Bremec CS. 2005. Feeding ecology of *Bathyraja macloviana* (Rajiformes: Arhynchobatidae): A polychaete-feeding skate from the southwest Atlantic. *Sci. Mar.* 69: 405–413.
- Marshall AD, Kyne PM, Bennett MB. 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last):

- Evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *J. Fish Biol.* 72: 883–898.
- Moura T, Figueiredo I, Farias I, Serra-Pereira B, Neves A, Borges M, Serrano L. 2008. Ontogenetic dietary shift and feeding strategy of *Raja undulata* Lacepède, 1802 (Chondrichthyes: Rajidae) on the Portuguese continental shelf. *Sci. Mar.* 72: 311–318.
- Muto EY, Soares LSH, Goitein R. 2001. Food resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Müller and Henle 1841) and *Psammobatis extenta* (Garman 1913) on the continental shelf off Ubatuba, southeastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 61: 217–238.
- Navia AF, Mejía-Falla PA, Giraldo A. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian eastern tropical Pacific. *BMC Ecology* 7: 8.
- Orlov AM. 1998. The diet and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka. *Alaska Fish. Res. Bull.* 5: 1–17.
- Pacheco SP. 1991. Oceanografía física. In: De la Lanza G (ed.), *Oceanografía de los Mares Mexicanos*. AGT, México, pp. 151–159.
- Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53–74.
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson LK. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in Californian waters. *Calif. Dept. Fish. Game Fish Bull.* 152: 1–105.
- Platell ME, Potter IC, Clarke KR. 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Mar. Biol.* 131: 719–734.
- Rinewalt CS, Ebert DA, Cailliet GM. 2007. The feeding habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman 1908), in central California: Seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. *Environ. Biol. Fish.* 80: 147–163.
- Saglam H, Bascinar NS. 2008. Feeding ecology of thornback ray (*Raja clavata* Linnaeus 1758) on the Turkish coast of the south-eastern Black Sea. *Mar. Biol. Res.* 451–457.
- Sampson L, Galván-Magaña F, De Silva-Dávila R, Aguñiga-García S, O'Sullivan JB. 2010. Diet and trophic position of the devil rays *Mobula thurstoni* and *Mobula japanica* as inferred from stable isotope analysis. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 90: 969–976.
- San Martin MJ, Braccini JM, Tamini LL, Chiaramonte GE, Perez JE. 2007. Temporal and sexual effects in the feeding ecology of the marbled sand skate *Psammobatis bergi* Marini 1932. *Mar. Biol.* 151: 505–513.
- Schlüssel V, Bennett MB, Collin SP. 2010. Diet and reproduction in the white-spotted eagle ray *Aetobatus narinari* from Queensland, Australia and the Penghu Islands, Taiwan. *Mar. Freshwat. Res.* 61: 1278–1289.
- Smith EP. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63: 1675–1681.
- Smith JW, Merriner JV. 1985. Food habits and feeding behaviour of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 8: 305–310.
- Smith WD, Bizzarro JJ, Cailliet GM. 2009. The artisanal elasmobranch fishery on the east coast of Baja California, Mexico: Characteristics and management considerations. *Cienc. Mar.* 35: 209–236.
- Sommerville E, Platell ME, White WT, Jones AA, Potter IC. 2011. Partitioning of food resources by four abundant, co-occurring elasmobranch species: Relationships between diet and both body size and season. *Mar. Freshwat. Res.* 62: 54–65.
- Treloar MA, Laurenson LJB, Stevens JD. 2007. Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in southeastern Australian waters. *Environ Biol. Fish.* 80: 181–196.
- Valadez-González C, Aguilar B, Hernández S. 2000. Dieta de la raya (*Narcine entemedor*) en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Bol. Cent. Invest. Biol.* 34: 1–20.
- Valadez-González C, Aguilar-Palomino B, 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. *Cienc. Mar.* 27: 91–104.
- Valadez-González MC, Saucedo-Lozano M, Raymundo-Huizar AR. 2006. Aspectos tróficos de las rayas bentónicas de Jalisco y Colima. In: Jiménez-Quiroz MC, Elaine Espino-Barr E (eds.), *Los Recursos Marinos y Acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. INP-SAGARPA, México, pp. 235–249.

Received September 2010;
accepted March 2011.